

**MISE EN PLACE DES GONODUCTES  
CHEZ *PISIDIA LONGICORNIS* (LINNÉ)  
(DÉCAPODE ANOMOURE)  
ET *PALAEEMONETES VARIANS* (LEACH)  
(DÉCAPODE NATANTIA) \***

par

**Auguste Le Roux**

Station de biologie marine de Bailleron, 56860 Séné.

**Résumé**

La mise en place des gonoductes chez *Pisidia longicornis* (Linné) et *Palaemonetes varians* (Leach) ne se réalise pas de manière rigoureusement identique dans les deux espèces, elle y présente cependant d'importantes similitudes :

- Les gonoductes apparaissent précocement, leur tracé est identifiable, totalement ou en grande partie, à la fin de la vie larvaire.
- La différenciation des gonoductes s'effectue *in situ*, à partir de **tissus** pré-existants (épithélium du septum péricardique et de ses prolongements vers les faces latérales du corps). La portion distale des gonoductes (identifiable dès les stades zoé II - III chez *Palaemonetes*) paraît avoir une origine mésodermique particulière, peut-être de type néphridien (coelomoducte de Goodrich). La participation des tissus d'origine ectodermique est limitée à la zone de contact des gonoductes avec la cuticule.
- Le plan d'organisation initial de l'appareil génital est hermaphrodite. L'ébauche de l'oviducte toutefois est souvent difficile à identifier. La partie distale du spermiducte est toujours nette, elle subsiste chez les femelles, au moins durant la phase juvénile.
- L'ébauche de la glande androgène peut être discernable au cours de la vie larvaire. Elle est présente dans les deux sexes chez *Palaemonetes*.
- Les caractéristiques de l'organogenèse sexuelle dans ces deux espèces diffèrent notablement de celles déjà connues chez certains Brachyours et Astacours.

**Introduction**

La mise en place de l'appareil génital de Crustacés Décapodes Brachyours et Astacours a fait l'objet de travaux de Payen (1973, 1974) qui mettent en évidence une organogenèse relativement tardive, essentiellement pos-larvaire chez les Brachyours. La genèse des gonoductes dans les espèces étudiées repose sur la progression, à partir de la gonade d'une seule paire de bourgeons mésodermiques qui se dirigent vers l'emplacement des orifices génitaux (ou la partie ectodermique du conduit génital, chez les femelles de Brachyours).

Le présent travail a fait l'objet d'une présentation sur panneau aux « Journées de la Société Zoologique de France », Paris, 5-7 juillet 1982 et d'une communication à la 8<sup>e</sup> Réunion des Carcinologistes de Langue Française, 29-08 - 02-9-1983 (cf. Le Roux, A., Ann. Soc. R. Belg., 1984, suppl. 114, (1), p. 174.

La description de Payen est en désaccord avec l'opinion de Dawydoff (1928) selon laquelle « la plus grande partie des gonoductes tire son origine de la paroi coelomique ».

Contrairement à Veillet et Graf (1965) qui décrivent une situation hermaphrodite (présence d'un spermiducte avec glande androgène en même temps que l'oviducte) au stade crabe I de *Carcinus maenas*, Payen (1974) n'y décèle qu'une seule paire de gonoductes.

Le Roux (1976) décrit chez deux Anomoures (*Pisidia longicornis* principalement et *Pagurus bernhardus*) la présence simultanée des voies déférentes mâles et femelles chez des individus juvéniles.

Chez *Processa edulis* (Noël, 1978) aucun gonoducte n'est décelable chez les individus d'une taille inférieure à 13 mm, qui n'ont pas les caractères sexuels apparents. La glande androgène n'est nettement différenciée que chez les mâles, vers 13-14 mm. Dans cette espèce hermaphrodite protandre (pour une partie des sujets), certains individus possèdent simultanément des oviductes et des canaux déférents. Noël ne fournit pas de données sur le mode de différenciation des gonoductes.

Dans *Penaeus Japonicus*, Laubier, Chim et Payen (1985) ne détectent les voies déférentes que chez les juvéniles atteignant 0,25 cm de longueur céphalothoracique. La glande androgène apparaît à un stade un peu plus tardif (longueur céphalothoracique = 0,8 cm).

A titre de comparaison avec les Décapodes, il est intéressant de passer en revue les travaux, généralement détaillés, consacrés à l'organogenèse génitale des Péracarides des Phyllocarides.

Selon Manton (1928), la paroi ventrale des espaces coelomiques dorsaux s'épaissit et forme une paire de crêtes longitudinales en arrière des gonades. Ces épaissements s'étendent latéralement dans le septum péricardique, jusqu'à la base des appendices, au niveau du sixième métanère thoracique chez la femelle et du huitième chez le mâle. Les parois des gonoductes sont en continuité avec le mésoderme recouvrant les cellules germinales et sont doublées d'une gaine conjonctive.

Manton précise d'autre part que les gonoductes sont formés à partir de la paroi ventrale des sacs coelomiques dans le septum péricardique. Les épaissements mentionnés ci-dessus proviennent donc d'une hypertrophie ou d'une hyperplasie de l'épithélium coelomique en place et non de la progression d'un bourgeon issu du mésoderme gonadique, malgré la continuité observée entre ce mésoderme et l'épaissement. L'origine de la section terminale des gonoductes n'a pas pu être définie.

Chez le Phyllocaride *Nebalia bipes*, Manton (1934) note que l'enveloppe mésodermique des ovaires s'épaissit du côté externe et forme une excroissance qui s'étend d'abord latéralement sous le septum péricardique, puis s'y enfonce, dans sa portion descendante. Il semblerait dans ce cas que la partie horizontale de l'excroissance soit produite par le développement du mésoderme gonadique, mais Manton n'est pas parfaitement clair à ce sujet. Le mécanisme de mise en place de l'oviducte serait alors identique à celui décrit par Payen.

Graf (1958) observe que dès la sortie du marsupium, l'Amphipode *Orchestici cavimana* possède un appareil génital de structure hermaphrodite. Cet auteur pense que l'oviducte se différencierait de manière centrifuge alors que le spermiducte progresserait en direction centripète à partir de l'amas mésenchymateux qui contient les initiales de la glande androgène.

Chez *Orchestici gammarella*, Charniaux-Cotton (1959) constate également la présence des gonades et des ébauches des gonoductes mâles et femelles à l'éclosion. Ces ébauches sont extrêmement ténues et une partie du spermiducte, très peu nucléée, n'apparaît nettement que sur les montages *in toto*.

Zerbib (1964) confirme la structure hermaphrodite de l'appareil génital d'*O. gammarella*. Il montre que les spermiductes persistent toute la vie chez la femelle sous forme d'ébauches. Sur les femelles masculinisées par implantation de glandes androgènes, il observe que la prolifération cellulaire n'est pas forcément synchrone sur toute la longueur du spermiducte ce qui entraîne des variations du diamètre de ce canal.

En ce qui concerne les Isopodes, Legrand et Vandel (1948) trouvent chez *Porcellio laevis* et *P. dilatatus* une ébauche complète de spermiducte et un oviducte qui peut se suivre jusqu'à proximité de l'orifice génital. On a donc affaire ici encore à une situation hermaphrodite qui semble en outre liée à une disposition métamérique des tractus gonadiques.

Juchault (1966) confirme cette métamérisation chez *P. dilatatus* et *Helleria brevicornis* et il montre que les glandes androgènes, dont les ébauches existent dans les deux sexes, se développent sur plusieurs tractus.

En résumé, il semble que primitivement chez les Malacostracés, les différents éléments de l'appareil génital aient eu une disposition métamérique. Mais en ce qui concerne les gonoductes, en dehors des ébauches observées chez les Isopodes, seule une structure hermaphrodite chez les Isopodes et certains Décapodes rappelle cette situation initiale. L'état unisexué se rencontre chez des Phyllocarides, des Mysidacés, des Décapodes.

La mise en place des gonoductes n'est réellement observée que par Manton (1928, 1934) et Payen (1973, 1974). Ces deux auteurs sont en désaccord au moins partiel en ce qui concerne la dynamique du phénomène. Seul Payen décrit et illustre clairement la progression centrifuge d'un bourgeon produit par le mésoderme gonadique. Le mode de développement des épaisissements observés par Manton n'est pas expliqué de manière précise, toutefois, d'après cet auteur, les gonoductes tirent leur origine de l'épithélium coelomique chez *Hemimysis*.

Les présentes observations ont été faites en partie à l'occasion de l'étude des effets de l'ablation des pédoncules oculaires sur le développement larvaire des espèces concernées (Le Roux, 1980, 1984), elles reposent essentiellement sur des sujets normaux, mais les sujets expérimentaux ont également fourni d'utiles indications du fait de l'accélération des phénomènes de morphogenèse qui s'y manifeste.

### Matériel et technique

La plupart de nos observations ont été réalisées sur des animaux élevés au laboratoire à partir de l'éclosion, des zoés de *Pisidia* et des juvéniles de *Palaemonetes* ont également été récoltés dans la nature. Nous n'avons pas observé de différences fondamentales en fonction de la provenance du matériel. Cependant, les zoés de *Pisidia* capturées dans le plancton ont une organogenèse génitale légèrement en avance par rapport aux larves d'élevage. Leurs tissus sont aussi plus colorables et leur anatomie plus facile à interpréter.

#### PLANCHE 1

Gonoductes de *Pisidia longicornis* et de *Palaemonetes varians*.

1/ *Pisidia*, zoé II, jour N° 1. Coupe frontale, tangentielle au septum péricardique. Le tracé de la section hermaphrodite, puis du spermiducte seul, est matérialisé par des noyaux allongés antéro-postérieurement (flèches horizontales). La discontinuité de leur arrangement est due à la présence des fibres musculaires transversales du septum péricardique. L'ébauche de l'oviducte est indiquée par la flèche verticale Ov.

2/ *Pisidia*, zoé II, fin de stade. Coupe frontale, située légèrement au-dessous du plan du péricarde. A gauche la coupe montre le spermiducte. A droite, l'oviducte seul est visible. Les flèches indiquent des figures de caryolyse dans l'oviducte (à gauche et à droite).

3/ *Pisidia*, mégalope. Coupe transversale dans le dernier métanère thoracique. La portion terminale, « descendante », du spermiducte apparaît avec l'épaississement androgène.

4/ *Palaemonetes varians*, zoé III, jour X» 1. Coupe transversale au niveau de la base de la dernière patte thoracique montrant la bandelette de cellules à disposition transversale qui donnera la portion terminale du spermiducte (l'épaississement à l'extrémité du trait Sp., contient probablement les initiales de la glande androgène).

5/ *Palaemonetes*, zoé III, jour N° 1. Coupe transversale à la base de la patte thoracique N° 3 (péréionite 6) montrant l'ébauche de la portion terminale de l'oviducte.

6/ *Palaemonetes*, zoé I, jour N° 1. Coupe transversale du septum péricardique, en arrière des ébauches de gonades. Les flèches indiquent les deux bandelettes postérieures entre lesquelles on observe la nappe unistratifiée de cellules à noyaux aplatis et plus pauvres en cytoplasme qui ne participent pas à l'édification de l'appareil génital.

7/ *Palaemonetes*, juvénile âgé d'un mois environ. Animal de sexe indéterminé. Aspect du spermiducte se différenciant à partir du septum péricardique (paroi du sinus efférent branchial).

8/ *Palaemonetes*, juvénile de stade I. Coupe transversale au niveau de la base de la dernière patte thoracique. L'ébauche de la glande androgène est particulièrement nette, légèrement en avant du spermiducte.

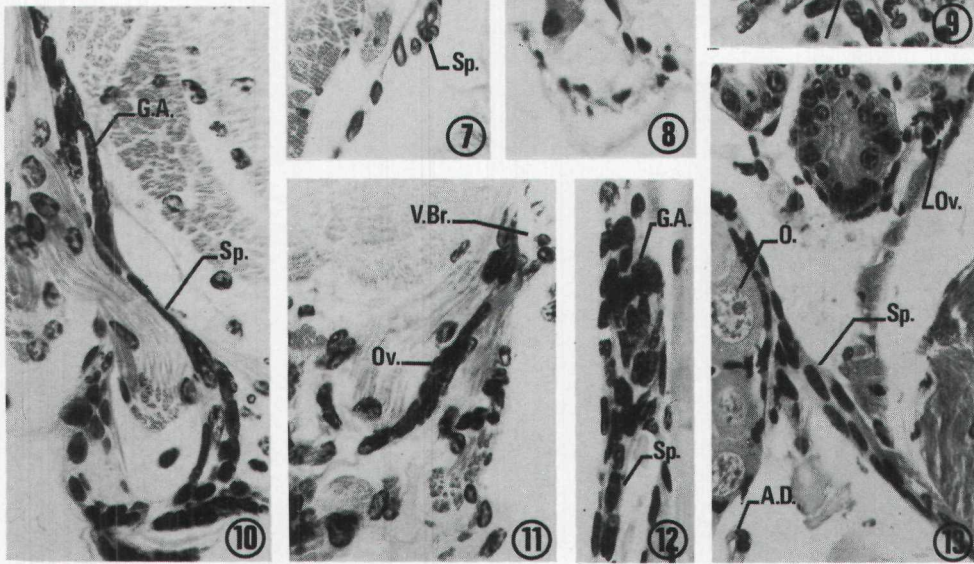
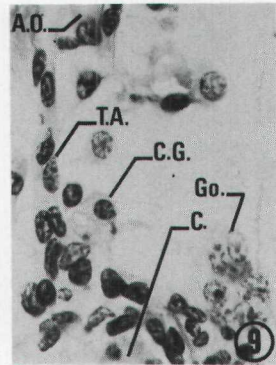
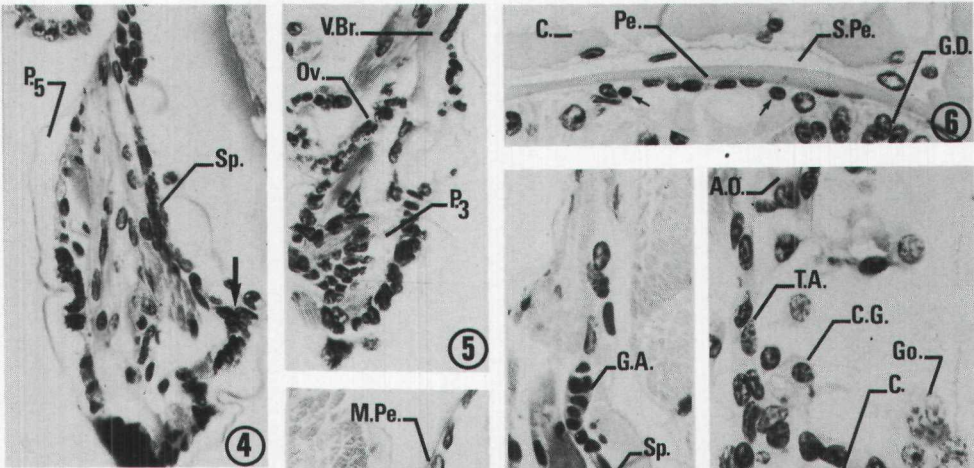
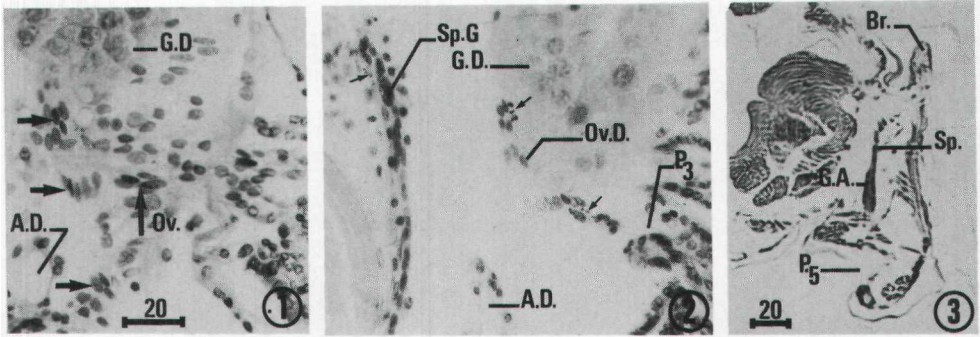
9/ *Palaemonetes*, zoé II. Coupe frontale, en avant du cœur. Le tractus antérieur (deux rangées de cellules) est visible du côté gauche.

10/ *Palaemonetes*, juvénile de stade I. Coupe transversale au niveau de la base de la dernière patte thoracique. L'ébauche de la partie descendante du spermiducte présente un épaississement androgène.

11/ *Palaemonetes*, juvénile du stade I (même animal que 10). Coupe transversale au niveau de la base de la patte thoracique N° 3 montrant l'ébauche de la partie distale de l'oviducte.

12/ *Palaemonetes*, jeune femelle (longueur céphalothoracique, 3 mm environ). Portion de la partie descendante du spermiducte avec massif androgène vestigial.

13/ *Palaemonetes*, jeune femelle (longueur céphalothoracique 3 mm environ). Coupe frontale montrant l'arrivée du spermiducte au niveau de l'ovaire et l'oviducte (coupé transversalement) disposé en fer à cheval sur la paroi de la veine efférente branchiale.



A. LE ROUX

Nous avons eu recours à deux techniques d'observation : les coupes histologiques et les montages *in toto*. Dans les deux cas, les animaux ont été fixés dans le liquide de Duboscq-Brasil.

Les coupes d'une épaisseur de 5  $\mu\text{m}$  ont été colorées à l'azan de Heidenhain et plus généralement selon la technique de Huber (réaction nucléale de Feulgen + bleu de Heidenhain).

Les préparations *in toto* ont été effectuées uniquement chez *Palaeomonetes*. Les animaux sont coupés transversalement à la jonction du thorax et de l'abdomen, le céphalothorax est ouvert sur toute sa longueur suivant la ligne médioventrale. Le ganglion ventral, le tube digestif et les muscles longitudinaux sont retirés avec précaution. Ceci permet la mise à nu du septum péricardique (du splanchnopleure d'une manière générale). Les deux côtés du céphalothorax sont ensuite écartés dans le fixateur. Bien que la préparation ait tendance à se refermer, cette opération facilite ultérieurement le montage.

Les noyaux sont colorés au Feulgen et les céphalothorax montés dans du baume, entre lame et lamelle, la face interne tournée vers cette dernière. Ces opérations provoquent un certain étirement des structures, mais n'entraînent généralement pas de rupture ou de modifications sensibles dans les rapports anatomiques entre les pièces.

Les gonoductes se développent au cours des intermues et subissent une élongation, d'où il résulte un amincissement parfois considérable, lors des mues. A cela s'ajoutent les inévitables écarts interindividuels et les dimensions que nous donnons n'ont donc qu'une valeur indicative.

## RÉSULTATS

### I — *PISIDIA LONGICORNIS*

Le développement larvaire de cette espèce comporte deux stades zoé et un stade mégatope (Le Roux, 1966).

#### a) Le stade zoé I :

A l'éclosion (stade prézoé fugace) et au cours des deux premiers jours du stade zoé I (élevage à 20 °C), l'appareil génital est constitué par deux gonades subsphériques (diamètre de 20-30  $\mu\text{m}$  environ) comportant en coupe transversale 4 à 6 gonies entre lesquelles se trouvent quelques cellules somatiques (Fig. 1). Un pont mésodermique relie ces deux masses en avant du cœur.

Les gonades sont prolongées vers l'avant par un tractus somatique de 60-80  $\mu\text{m}$  de long, parallèle, au départ, à l'artère ophtalmique et supporté par une bride antérieure du péricarde insérée sur la carapace au niveau des muscles adducteurs internes des mandibules.

Vers l'arrière, une courte pointe mésodermique relie chaque gonade à la face ventrale du septum péricardique.

A la face inférieure du septum péricardique, les coupes tangen-

tielles horizontales font apparaître une population de noyaux ovoïdes ( $5 \times 2,2 \mu\text{m}$  environ) à allongement essentiellement transversal. Leur densité est régulièrement plus grande au niveau du départ de l'artère descendante (artère sternale). Aucune structure ne préfigure nettement le tracé des gonoductes si ce n'est un cordon transversal, d'apparence plus épaisse, logé entre les faisceaux des muscles extenseurs du péricarde (« alary muscles » des auteurs anglo-saxons) et aboutissant à l'arrière de l'orifice de la troisième paire de pattes : il représenterait l'ébauche de la partie « horizontale », transverse de l'oviducte (cf. Ov. Fig. 1 et pl. I, photo 1).

Accolées à la face inférieure (ventrale) du péricarde, on note par ailleurs la présence, en plus ou moins grande abondance, de cellules subpolyédriques de  $12 \mu\text{m}$  de diamètre environ, à noyau sphérique de  $3-4 \mu\text{m}$  de diamètre et dont le cytoplasme contient de grosses vacuoles. Ces cellules mésodermiques, homologues probables des cellules adipeuses (fat body) de Manton (1934), pourraient avoir une fonction trophique. Elles semblent parfois alignées sur deux files longitudinales en arrière des gonades, selon un tracé comparable à celui des ébauches des gonoductes.

Au troisième jour du stade, les larves sont en  $D_0$  (étape lue à l'apex du telson), la disposition des noyaux se précise, en particulier à l'avant du sinus de la cinquième patte thoracique (cf. Sp. Fig. 2 A) et, en  $D_1$ , le tracé « horizontal » des gonoductes est nettement apparent (Fig. 1). Il comporte une section hermaphrodite (très ténue à l'avant) qui se prolonge vers l'arrière en spermiducte et reçoit latéralement la partie « horizontale » de l'oviducte.

La réalisation de ce tracé, partant de l'état observé à l'éclosion, ne requiert que quelques événements mineurs : quelques divisions cellulaires (5-10 maximum) et une orientation de l'étirement des noyaux selon l'axe des gonoductes.

A la fin du stade I, la section « horizontale » et transverse de l'oviducte (Ov., Fig. 1) est séparée de la membrane péricardique.

Compte tenu de l'abondance des noyaux de cellules indifférenciées (myoblastes surtout) ou peu différenciées, situées au niveau de l'insertion des bourgeons des péréiopodes sur le corps et à l'intérieur de ces bourgeons, le trajet dorso-ventral (« vertical » ou « descendant ») des gonoductes est peu apparent au stade I. Cependant, un prolongement du septum péricardique constitue une lame verticale tendue en face de la partie dorsale de l'orifice de la patte N° 5. L'orientation dorso-ventrale des noyaux de la face interne de cette cloison visualise le trajet du spermiducte. Celui-ci naît de cette membrane limitant le sinus de la patte (cf. Sp et Sp 5, Fig. 2 A), descend obliquement vers l'arrière jusqu'à tangenter le pli épidermique qui marque l'insertion postérieure de l'appendice sur le corps. Il pénètre ensuite dans la base du bourgeon du péréiopode, mais son trajet n'est généralement pas identifiable dans cette région du fait de l'abondance des noyaux qui s'y trouvent.

#### **b) Le stade zoé II :**

Après la mue, au début du stade zoé II, l'anatomie devient plus facile à interpréter, mais les diverses parties de l'appareil génital

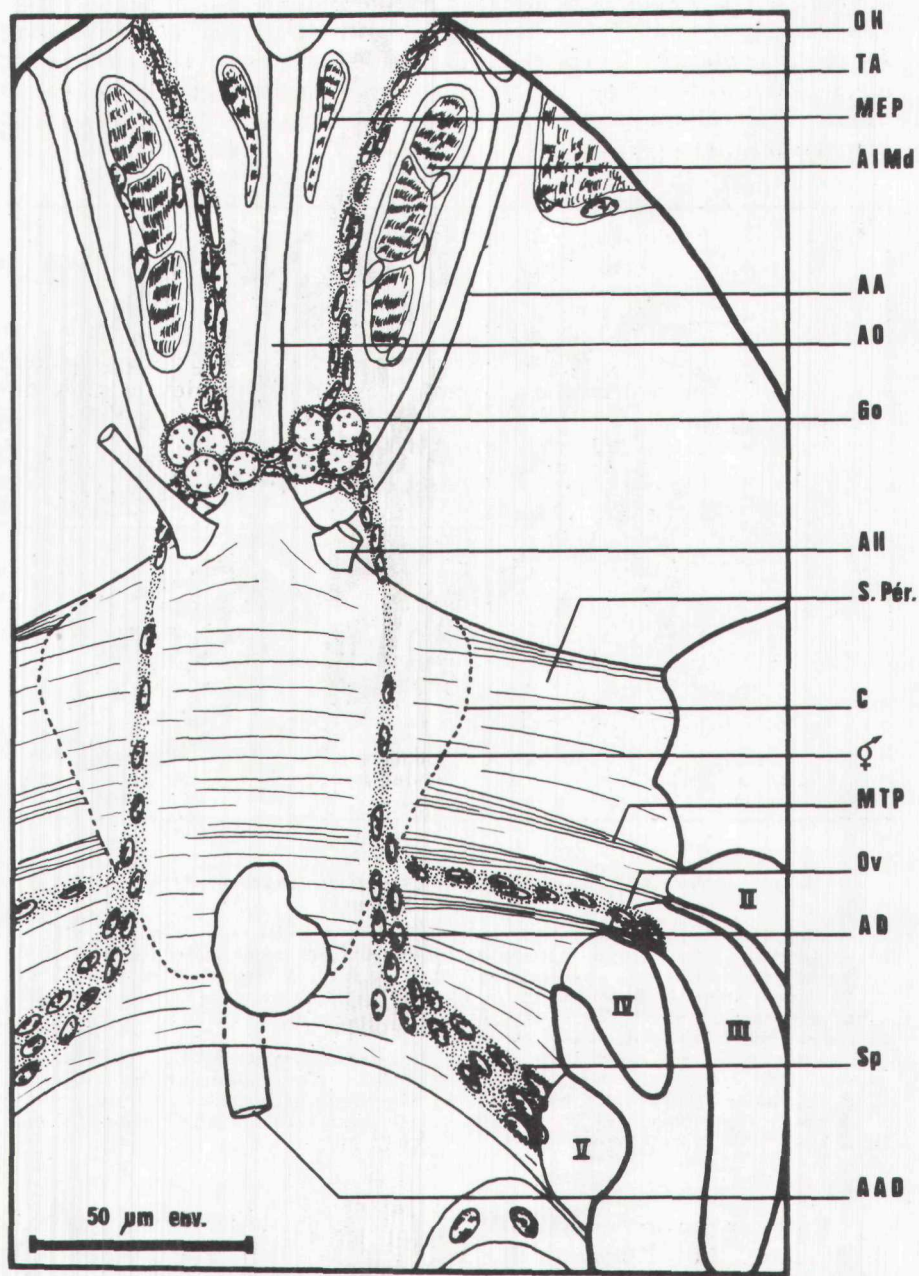


FIG 1

*Pisidia longicornis.*, trace de l'ébauche « horizontale » de l'appareil génital à la fin du stade zoé I,

AA, artère antenne; AAD, artère abdominale dorsale (aorte postérieure); AD, artère descendante (artère sternale); AH, artère hépatique; AIMd, muscle adducteur interne de la mandibule; AO, artère ophtalmique (aorte antérieure); C, cœur; Go, gonade; MEP, muscle éleveur du pylore; MTP, muscles transverses du péricarde; OH, organe héniatopoiétique; Ov, oviducte; Sp, spermiducte; S.Pér., septum péri-cardique; TA, tractus antérieur; ♀, partie hermaphrodite du gonoducte. Les chiffres romains indiquent le numéro des bourgeons des pattes thoraciques.

s'étant étirées du fait de la croissance réalisée lors de l'exuviation, le tracé des gonoductes demeure difficile à suivre en certains points. Généralement, à partir de l'étape D<sub>0</sub> l'ensemble du tracé est identifiable. La photo 1, planche I, représente la disposition des noyaux au-dessous du septum péricardique au premier jour du stade II. La figure 2 montre les sections peu ou pas apparentes au stade I qui deviennent bien visibles au stade II.

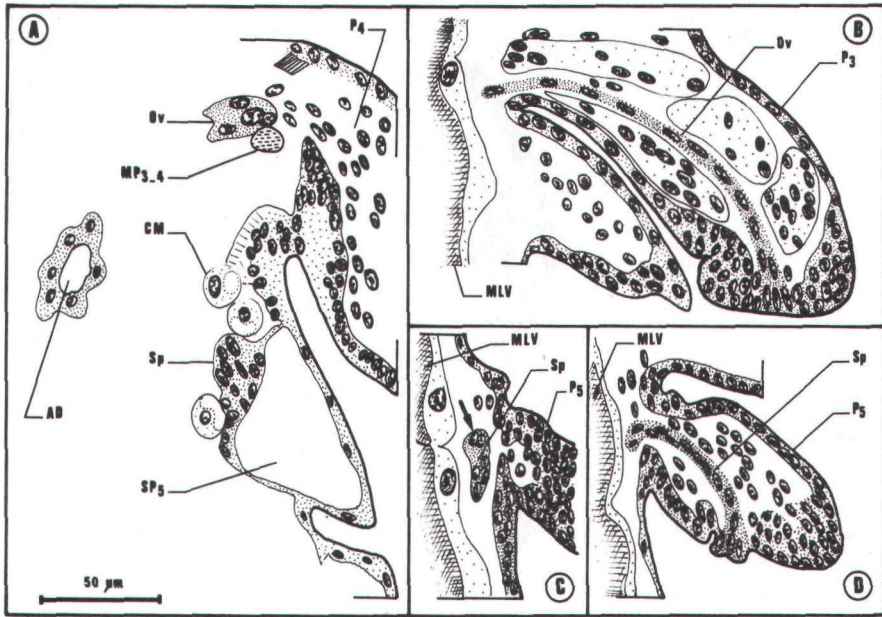


FIG. 2

*Isidia longicornis*, éléments des gonoductes au stade zoé II (étape D<sub>0</sub>).

Coupes frontales.

A/ Coupe située à un niveau légèrement inférieur à celui de la figure 1. Arrivée des gonoductes au-dessus de l'entrée des bourgeons des péripodes (la disposition de ces bourgeons fait que l'oviducte se trouve en face de la patte N° 4); B/ Entrée de l'oviducte dans la base (coxa) de P<sub>3</sub>; C/ Partie descendante du spermiducte, avant son entrée dans P<sub>5</sub>, la flèche indique l'ébauche de la glande androgène; IV Entrée du spermiducte dans la base (coxa) de P<sub>5</sub>.

CM, cellule mésodermique; MLV, muscle longitudinal ventral; M<sub>3-4</sub> petit muscle dorso-ventral situé entre les pattes N° 3 et 4 (base d'un extenseur du péricarde), P<sub>3-4</sub> P<sub>4-5</sub> pattes thoraciques N° 3, 4 et 5; SP<sub>5</sub> sinus délimité en face de la patte N° 5 par un prolongement du septum péricardique. Autres abréviations comme fig. 1.

Entre sa portion dorsale (Ov., 2 A) et sa partie terminale à la base de P<sub>3</sub> (Ov., 2 B) l'ébauche de l'oviducte suit sur une longueur de 10-20 µm un petit muscle dorso-ventral extenseur du péricarde (MP 3-4, 2 A), puis atteint le pli séparant les territoires de P<sub>3</sub> et P<sub>4</sub> (Fig. 2 B et pl. I, photo 2) avant de pénétrer dans le coxa, dont la disposition chez la larve est très différente de celle qui existe chez l'adulte (la base de l'appendice est tournée d'environ 90° vers l'arrière du corps).

Le spermiducte descend, comme indiqué plus haut, le long de la face interne du prolongement de la membrane péricardique qui cons-

titue la limite du sinus de  $P_5$ , puis il pénètre dans la base de la patte selon le trajet figuré en 2 D. A la partie inférieure de son parcours descendant, un épaississement de sa limite antérieure (C, flèche) est perceptible chez certains individus : cet épaississement représente l'ébauche de la glande androgène, laquelle est bien visible chez les mégalopes mâles (pl. I, photo 3).

En fin de stade II, les rapports positionnels entre la partie descendante du spermiducte, la pleurobranchie du dernier somite thoracique et le sinus péricardique sont bien apparents (Fig. 3), ils permettent de comprendre la disposition définitive des différents éléments telle qu'elle apparaît chez les mégalopes (pl. I, photo 3) et chez les individus pubères.

Le tractus antérieur atteint à la fin du stade zoé II le développement représenté Fig. 4 et les gonies commencent à y migrer.

Le plan hermaphrodite de l'organisation de l'appareil génital est bien apparent en  $D_0$ -D, sur les coupes horizontales qui comportent l'épithélium de la face inférieure du septum péricardique. La portion hermaphrodite est structurée en gouttière, parfois même en tube de 10-15  $\mu$ m de diamètre. L'oviducte et le spermiducte sont composés de 2-3 rangées de cellules (largeur 6-8  $\mu$ m environ).

Mais dès l'étape  $D_3$ , et jusqu'à la fin du stade, certains individus présentent dans la partie sub-horizontale des oviductes (entre le canal hermaphrodite et le petit muscle dorso-ventral situé entre  $P_3$  et  $P_4$ ) des figures de caryolyse (pl. I, photo 2). Ce phénomène est probablement responsable de la disparition de ce tronçon d'oviducte, ou du moins d'une très forte atrophie. Il constitue la première manifestation d'une sexualisation dans le sens mâle.

Ces figures de caryolyse n'ont pas été observées sur la partie restante de l'ébauche de l'oviducte. Chez les femelles, un spermiducte vestigial persiste, au moins dans sa portion descendante (Le Roux, 1976).

A aucun moment, la mise en place des différentes parties des voies déférentes mâles et femelles n'apparaît comme étant le résultat de la progression d'un bourgeon à partir de la gonade ou d'un autre point. Le long du septum péricardique et de son prolongement en face de l'orifice de  $P_5$ , la différenciation des gonoductes s'effectue à partir de l'épithélium en place. La question de l'origine de la section dorso-ventrale et coxale de l'oviducte n'a pas été clairement résolue : l'abondance des éléments indifférenciés dans le bourgeon de la patte et la minceur du tractus, limité à une seule file de cellules, empêchent son repérage. Le même problème se pose au stade I pour l'extrémité distale du spermiducte.

A défaut d'observations contraires, nous formulons l'hypothèse que des éléments mésodermiques, disposés en série continue, jalonnent le parcours de ces fractions de gonoductes qui deviennent apparents à la suite de quelques divisions cellulaires et d'un allongement orienté des noyaux.

Les tissus d'origine ectodermique n'entrent que pour une part tout à fait mineure dans l'élaboration des ébauches des conduits génitaux : au départ, seul le groupe de cellules situé au point d'impact gonoductes sur la cuticule appartient à cette catégorie.

Comme nous l'avons rapporté plus haut, au stade zoé I, de grosses cellules mésodermiques jalonnent le parcours des gonoductes, en particulier sous la membrane péricardique. Ultérieurement, surtout au stade II, de très nombreux hémocytes s'accolent le long du tractus génital : ces cellules pourraient jouer un rôle trophique, il ne semble pas qu'elles puissent s'incorporer au tractus.

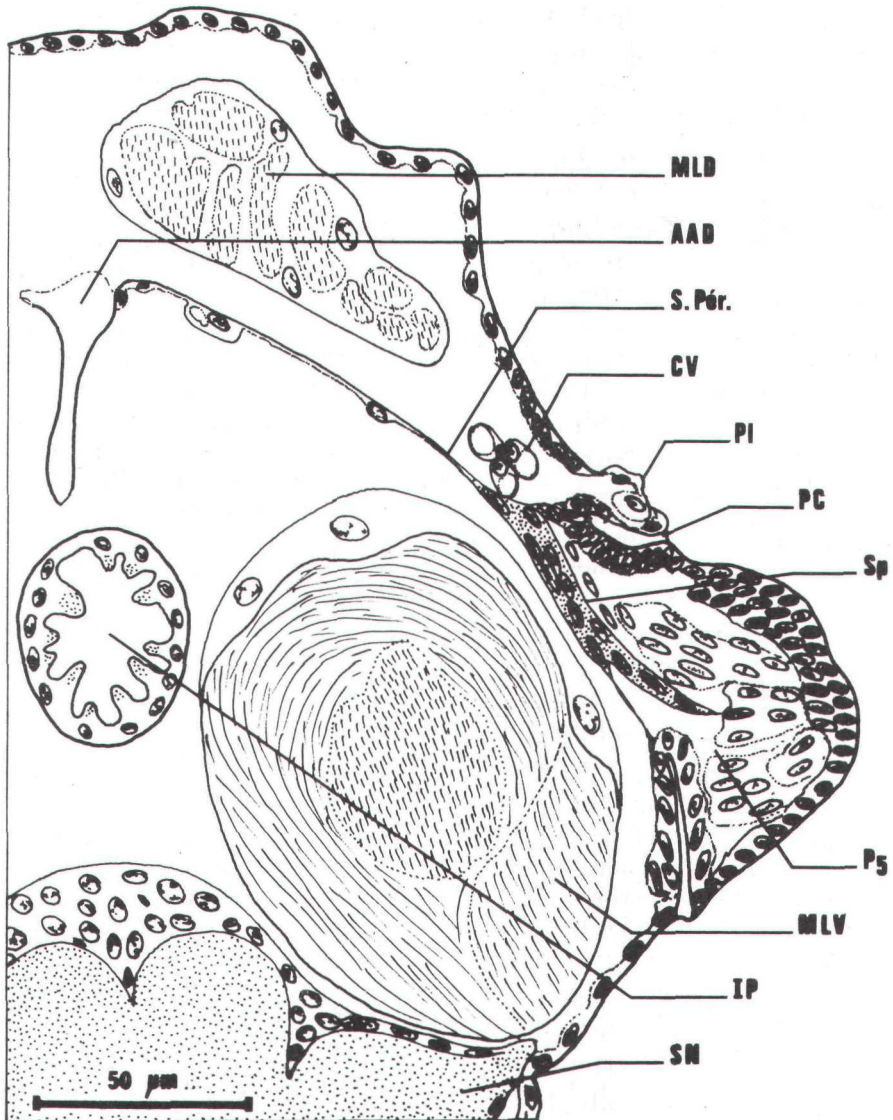


FIG. 3

*Pisidia longicornis*, partie descendante du spermiducte à l'entrée de P<sub>5</sub>, à la fin du stade zoé II.

Lors de la mue, la disparition du pont de cuticule PC permettra aux différents éléments de prendre leur place définitive (cf. pl. I, photo N° 3).

CV, groupe de cellules à grosse vacuole; IP, intestin postérieur; MLD, muscle longitudinal dorsal; PC, pont cuticulaire; PI, pleurobranchie; SX, système nerveux. Autres abréviations comme figures 1 et 2.

## c) Stade mégaloïpe et phase juvénile :

Chez les femelles, les gonies commencent à migrer vers l'arrière, à partir des deux massifs primitifs, au stade mégaloïpe.

Au stade juvénile I, les gonies sont situées essentiellement **au-dessous** du cordon des 3-4 cellules mésodermiques, en avant du pont. Elles sont accompagnées de cellules interstitielles disposées entre les cellules germinales ou sur leur bordure (Fig. 5 C).

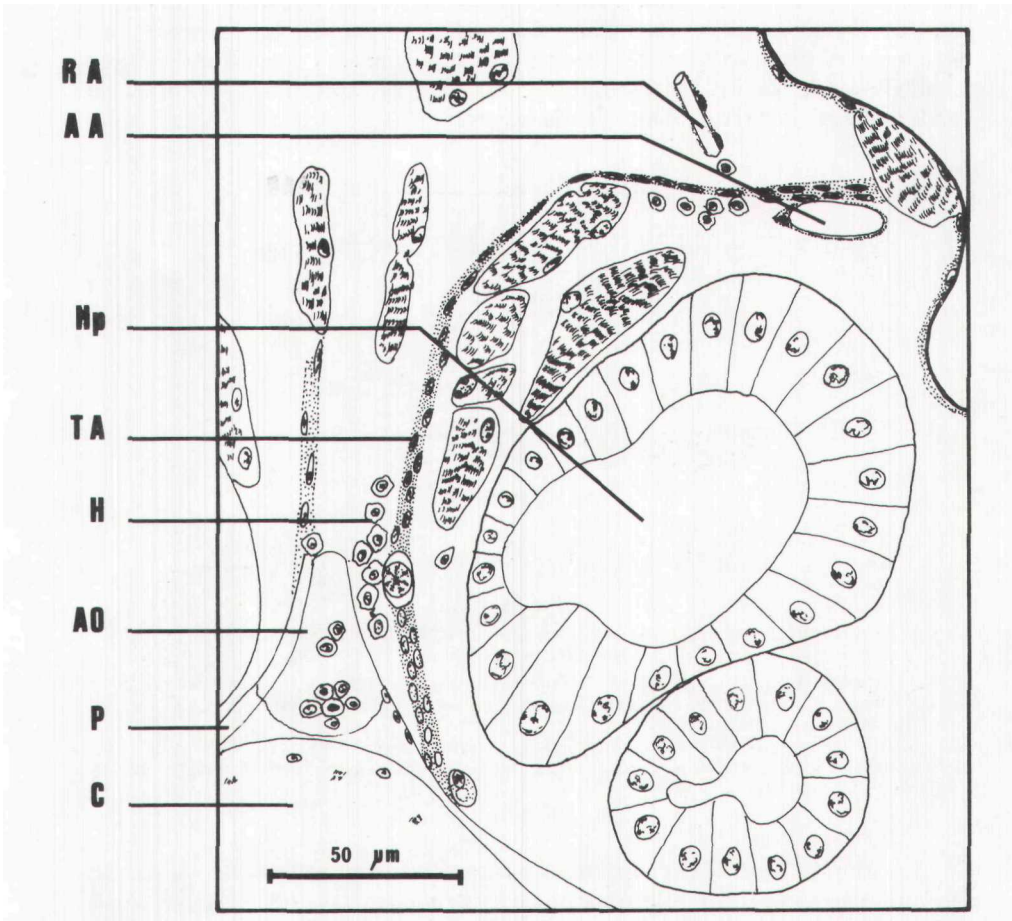


FIG. 4

*Pisidia longicornis*, état du développement du tractus antérieur à la fin du stade zoé II. Coupe frontale en avant du cœur.

H, hémocytes; Hp, hépatopancréas (glande digestive); P, péricarde; RA, ramification de l'artère antennaire. Autres abréviations comme figures 1, 2 et 3.

Vers l'arrière, les gonies migrent en laissant l'essentiel du ruban mésodermique du côté externe (Fig. 5 A), elles sont également accompagnées de cellules interstitielles. Toute la portion comprise entre le pont mésodermique et ce que nous avons appelé partie horizontale ou transverse de l'oviducte est occupée par les gonies et devient donc élément de l'ovaire.

La jonction ovaire-oviducte-spermiducte est souvent marquée par un amas de noyaux qui a'établissent la bifurcation entre les gonoductes (Fig. 5 B). Plus en arrière, le diamètre du spermiducte diminue rapidement.

Chez les mâles, les gonies suivent le tractus mésodermique vers l'avant, mais ne migrent pratiquement pas vers l'arrière. Hormis une courte portion en arrière du pont, tout le tractus postérieur devient un spermiducte. Au stade juvénile I, celui-ci est constitué en tube à l'avant, sous le cœur (diamètre extérieur : 20  $\mu\text{m}$ , lumière : 2-6  $\mu\text{m}$ ). Plus en arrière, c'est un ruban d'environ 10  $\mu\text{m}$  de large accolé au péricarde et plus en arrière encore, avant la partie descendante située au-dessous de la branchie, il se sépare du septum pour former un cordon plein d'environ 8  $\mu\text{m}$  de diamètre.

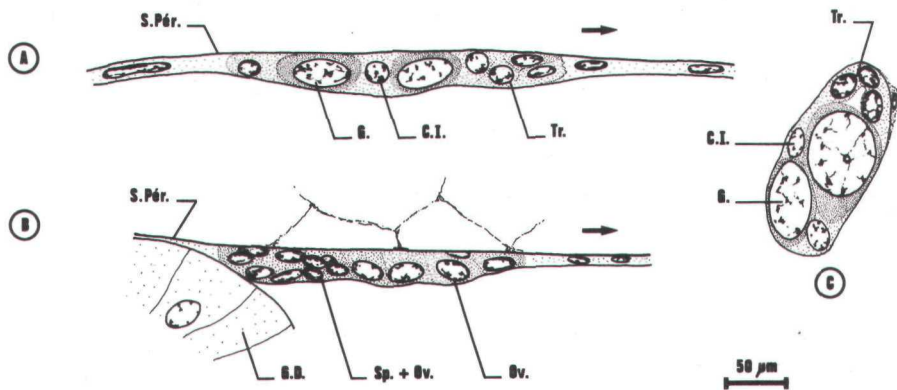


FIG. 5

*Pisidia longicornis*, stade juvénile I, femelle, coupes transversales à trois niveaux du tractus génital.

kl Au-dessous du cœur, en avant de l'oviducte *sensu stricto* (partie transverse); B/ Au niveau du départ de la partie transverse de l'oviducte (oviducte s.s.); C/ En avant du cœur (tractus antérieur).

CI., cellule interstitielle; G., gonie; G.D., glande digestive; Ov., oviducte; Sp., spermiducte; S.Pér., septum péricardique; Tr., tractus. Les flèches indiquent la direction du plan sagittal.

La glande androgène apparaît comme un renflement de la partie descendante située entre le niveau de la branchie du dernier péréionite et l'orifice génital (cf. photo 3, pl. I).

Chez les mâles comme chez les femelles, la gonade possède initialement sur son pourtour quelques rares cellules conjonctives. Le mésoderme gonadique lui-même est constitué de deux types d'éléments :

- les cellules du tractus, à noyaux sombres, très proches les uns des autres et étirés parallèlement à l'axe de la gonade.
- ce que nous avons appelé cellules interstitielles. Leurs noyaux sont clairs, ovales et diversement disposés par rapport aux gonies.

Deux hypothèses sont possibles en ce qui concerne le deuxième type de cellules : ou bien elles proviennent des cellules mésodermiques

présentes dans le massif primitif de gonies et elles migrent en même temps que les cellules germinales ou bien elles se différencient à partir des cellules du tractus.

Nous retiendrons cette dernière hypothèse, d'une part parce qu'il existe des états intermédiaires entre les cellules du tractus et les cellules interstitielles et d'autre part parce que chez une femelle pédonculectomisée, la région comprise entre le pont et l'oviducte possède des cellules interstitielles (très hypertrophiées à la suite de l'opération), alors que les gonies n'y sont pas encore présentes. La même remarque s'applique pour le tractus antérieur d'une mégalope opérée.

## II — PALAEMONETES VARIANS

Le développement larvaire de cette espèce comporte normalement 4 stades zoé sous nos conditions d'élevage. Une cinquième zoé et éventuellement d'autres stades surnuméraires apparaissent dans des conditions sub-optimales : alimentation insuffisante, température inférieure à 20 °C (Le Roux, 1970).

### a) Stade zoé I :

Les préparations *in toto* montrent que la face inférieure du septum péricardique (Fig. 6) possède un revêtement comportant deux massifs situés au milieu d'une population cellulaire à noyaux épars.

Le massif antérieur représente les gonades qui dessinent deux ensembles réunis par un isthme, le pont mésodermique, situé en avant des deux artères hépatiques.

Le massif postérieur est constitué par les cellules disposées autour de la base des artères descendante et abdominale dorsale (aorte postérieure). La portion de ces vaisseaux qui subsiste sur les préparations *in toto* se dispose de manière variable, l'ensemble constitue une masse peu transparente dans laquelle il est difficile d'identifier les différents éléments.

Deux cordons encore mal individualisés et formant un relief faible par rapport à l'épithélium coelomique banal réunissent les deux gonades au massif postérieur. Ces cordons, dans lesquels on observe fréquemment des mitoses, représentent la partie mésodermique des gonades disposées sous le cœur. Les gonies y migreront ultérieurement.

Deux filets mésodermiques, à noyaux étirés s'observent en avant des gonades, il s'agit des ébauches des cordons antérieurs.

De chaque côté des structures ci-dessus, l'épithélium coelomique est constitué de cellules à noyaux présentant en général un étirement transversal. Bien que des files distinctes n'y apparaissent pas de manière évidente, il est possible, à la lumière de l'évolution ultérieure, d'y reconnaître des éléments du futur oviducte et du spermiducte (Ov. et Sp., Fig. 6).

Les coupes histologiques confirment dans l'ensemble cet agencement des cellules. Les ébauches des gonades apparaissent sous forme de deux massifs (diamètre 20-30  $\mu\text{m}$ ), contenant 6 à 8 gonies environ en coupe transversale (cf. Fig. 7) et quelques cellules mésodermiques superficielles à noyaux clairs.

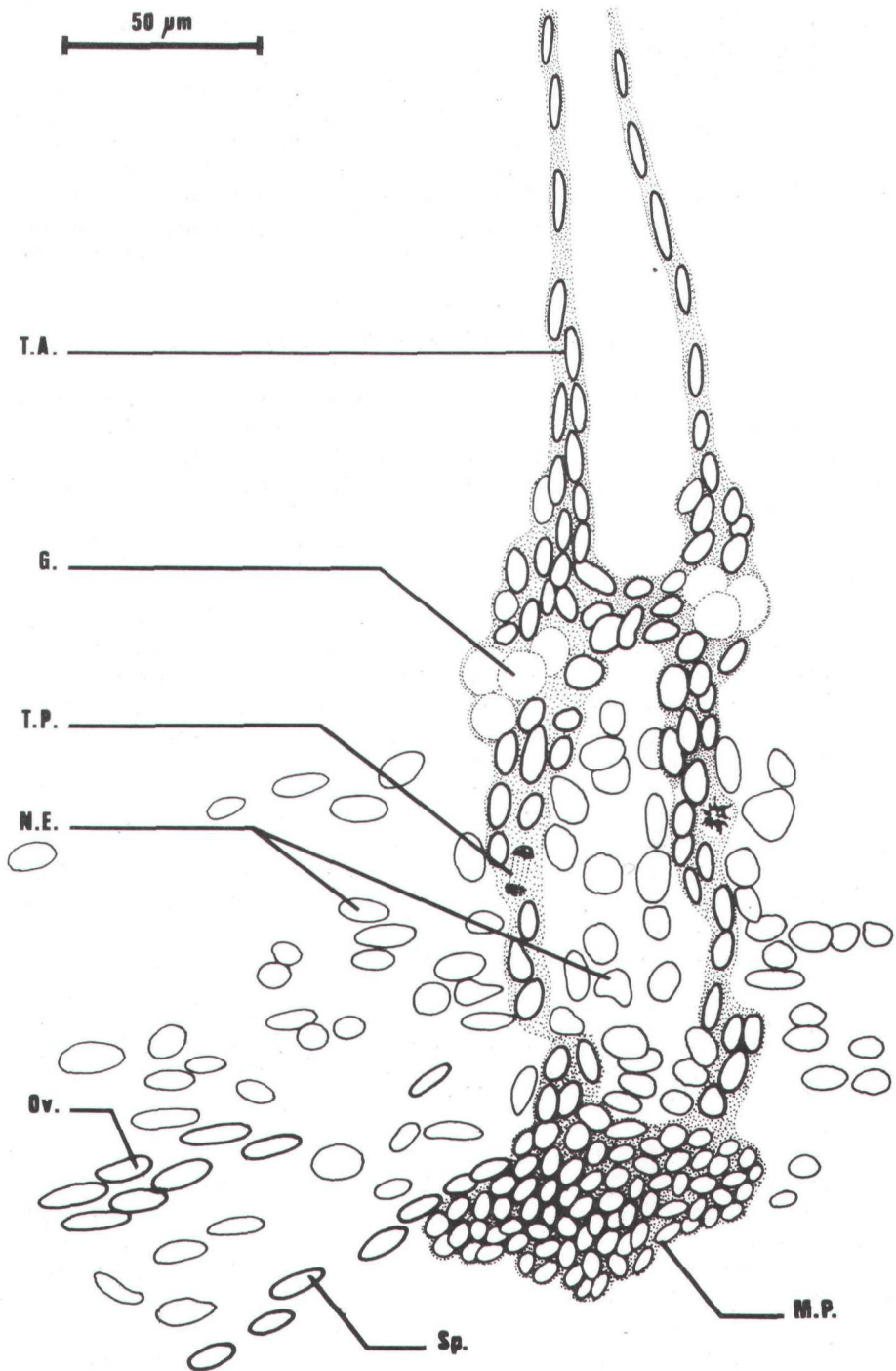


FIG. 6

*Palaemonetes varians*, préparation *in toto* de l'appareil génital au stade zoé I. G., gonie; M.P., massif postérieur; N.E., noyaux de l'épithélium coelomique; Ov., oviducte; Sp., spermiducte; T.A., tractus antérieur; T.P., tractus postérieur.

Des cellules « adipeuses » sont appliquées contre les éléments génitaux ainsi que des cellules à cytoplasme abondant, granuleux, souvent muni d'une grande vacuole (C. G., pl. I, photo 9), dont l'origine est probablement hémocytaire.

Les cordons postérieurs se distinguent de l'épithélium coelomique banal par leur cytoplasme abondant et granuleux, ainsi que par leurs

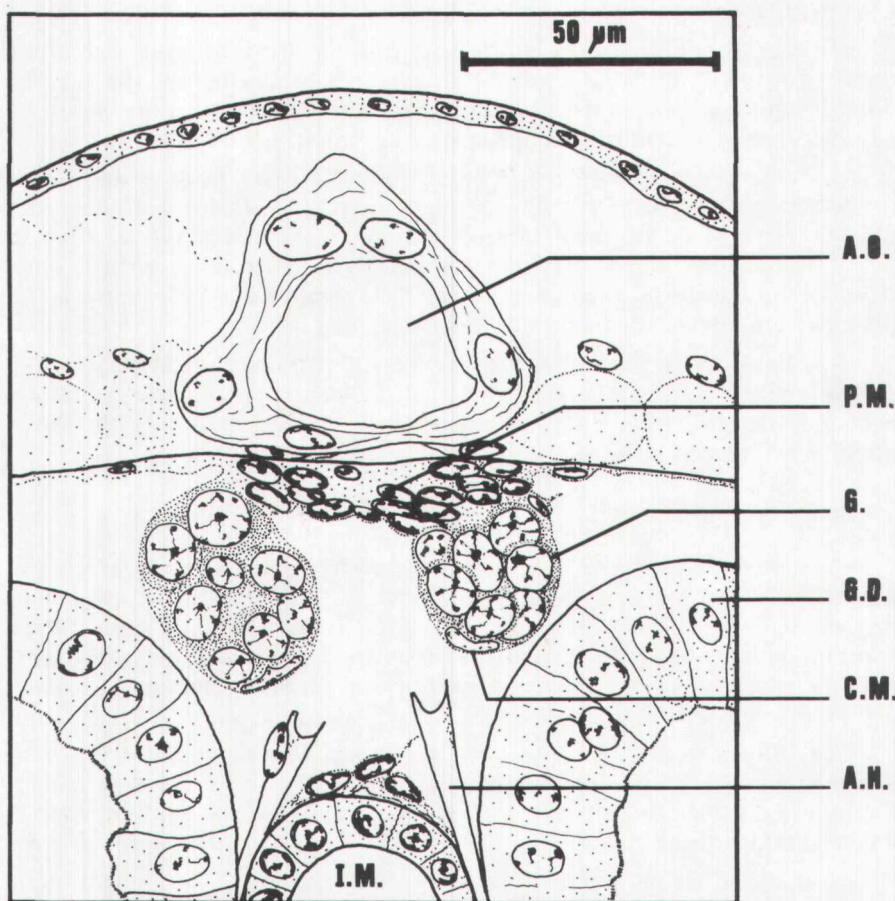


FIG. 7

*Palaemonetes varians*, coupe transversale en avant du cœur au stade zoé I. A.H., artère hépatique; A.O., artère ophtalmique; C.M., cellule mésodermique de la gonade; G., gonies; G.D., glande digestive; P.M., pont mésodernique.

noyaux ovoïdes ( $\phi = 6 \mu\text{m}$  env.), presque circulaire en coupe transversale (pl. I, photo 6, flèches). Les noyaux des autres cellules épithéliales sont allongés transversalement et très aplatis (épaisseur =  $3-4 \mu\text{m}$  env.).

L'examen des tissus à la base des pattes N° 3 et 5 ne révèle aucune structure bien individualisée susceptible de représenter la partie terminale des gonoductes.

**b) Stade zoé II :**

Les deux cordons postérieurs, larges d'environ 10  $\mu\text{m}$  (2 rangs de cellules) se distinguent très nettement sur les préparations *in toto*. Ils apparaissent en relief par rapport au septum; leurs noyaux, plus ou moins étirés antéropostérieurement ont des mottes de chromatine relativement grosses et sont plus colorables que ceux des cellules environnantes. Leurs dimensions sont très variables, surtout en fonction de leur plus ou moins grand étirement, mais inférieures à celles des noyaux épithéliaux.

L'alignement des noyaux du spermiducte devient plus net ainsi que le groupe de noyaux représentant l'oviducte au-dessous du muscle dorsal longitudinal, mais dans l'espace situé entre le muscle et la gonade, aucune structure n'apparaît nettement.

L'examen des coupes transversales pratiquées à la base de la cinquième paire de pattes révèle un alignement de cellules à disposition oblique partant de la paroi latérale du corps et se rendant au niveau de l'articulation interne de la patte sur le sternite. Ce tractus constitue l'ébauche de la partie terminale du spermiducte, elle apparaîtra plus nettement au cours des stades ultérieurs.

La base de la patte N° 3 présente un niveau de différenciation moins avancé que celui de la patte N° 5, la structure homologue de celle décrite ci-dessus et qui deviendra la partie terminale de l'oviducte n'est pas identifiable.

**c) Stade zoé III :**

Les cordons antérieurs s'étant épaissis, leur tracé devient aisément identifiable sur les coupes. Ces deux tractus se rejoignent en avant des muscles releveurs du pylore (cf Fig. 8). Cet état provient vraisemblablement du renforcement de structures préexistantes : les deux tractus antérieurs sont très convergents et probablement coalescents à leur extrémité dès le stade zoé I.

Les alignements de noyaux représentant le spermiducte et l'oviducte apparaissent parfois nettement (cf Fig. 9), toutefois le tracé de l'oviducte n'est distinct, comme au stade précédent, que sous le muscle dorsal longitudinal.

L'ébauche de la partie terminale (descendante) du spermiducte est parfaitement identifiable chez tous les individus (cf. pl. I, photo 4). Cette ébauche comporte un renflement médian formé par les initiales de la glande androgène.

Dans le péréionite 6, la situation est généralement moins claire. Cependant, chez certains individus, on détecte un cordon cellulaire, situé entre la limite inférieure de la veine branchio-péricardique et l'articulation interne de la patte sur le métamère (pl. I, photo 5). Cette structure donnera ultérieurement la partie distale de l'oviducte.

Au stade zoé III, le tracé des gonoductes est donc identifiable en deux points : à la base des pattes et à la face ventrale du septum péricardique. Les techniques mises en œuvre ne permettent pas, compte tenu de la complexité anatomique des régions étudiées et de la finesse des structures recherchées, d'affirmer que des éléments

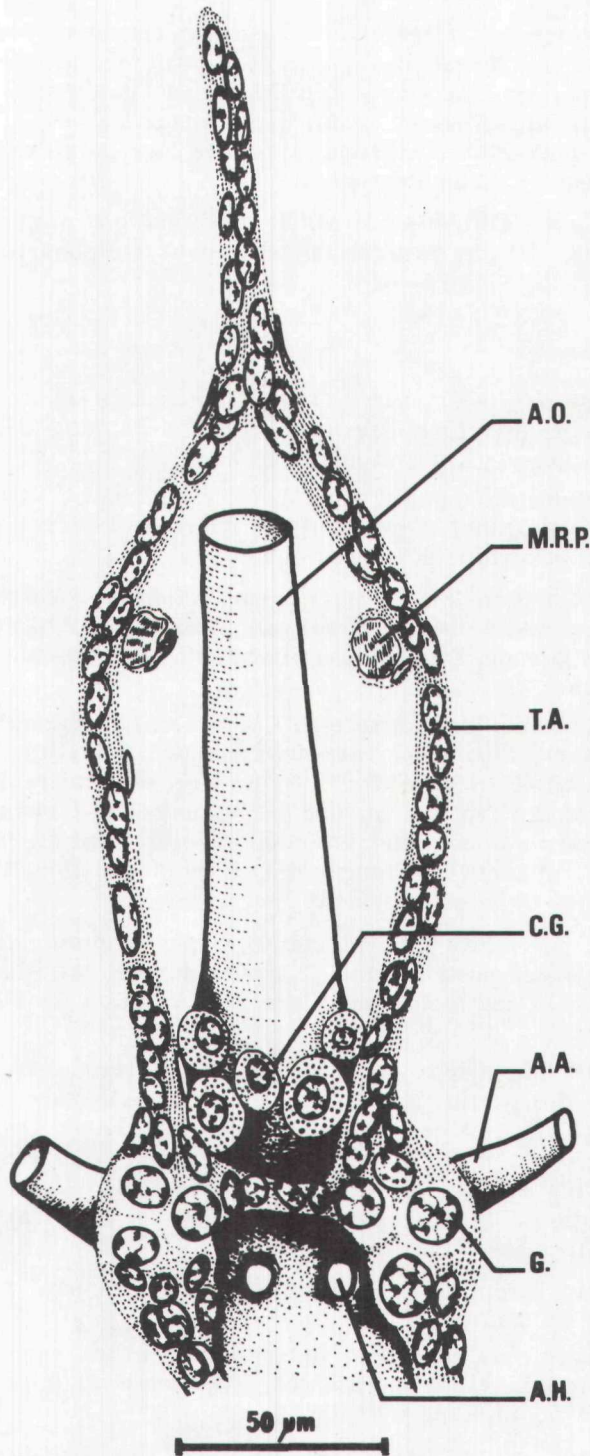


FIG. 8

*Palaemonetes varians*, stade zoé III, aspect du tractus antérieur, vue ventrale. A.A., artère antenne; C.G., cellules à cytoplasme granuleux (hémocytes probablement); M.R.P., muscle releveur du pylore. Autres abréviations comme fig. 6 et 7.

morphologiquement différenciés réunissent ces deux parties. Cependant, comme au niveau du septum péricardique, le tracé des gonoductes se met en place dans l'épithélium coelomique, il est logique d'admettre qu'au niveau de ce dernier et jusqu'à l'endroit où il le raccorde aux portions terminales, il existe une continuité cellulaire discrète entre les éléments visibles.

Le stade zoé IV n'apporte pas de modifications majeures par rapport au stade III, les structures deviennent simplement plus apparentes.

#### d) Période juvénile :

— *Tracé des gonoductes* : La métamorphose ayant eu lieu, les animaux ont acquis, pour l'essentiel, leur morphologie définitive, hormis les caractères sexuels secondaires.

Au niveau de l'appareil génital, cet événement n'introduit aucun changement marquant. Cependant, au cours de l'intermue, les gonies commencent à envahir le tractus postérieur.

Le gonoducte mâle est généralement net dans sa partie proximale. L'oviducte se distingue au niveau du muscle longitudinal. Entre ce muscle et la gonade, l'orientation oblique de quelques noyaux suggère son futur tracé.

Sur les coupes transversales, dans le dernier péréionite, la partie distale du spermiducte présente deux rangées de cellules, amorce de la constitution d'un tube dont la lumière est encore très réduite. Généralement, un renflement bien individualisé (3-4 noyaux) se situe près du coude du futur canal, en avant et légèrement du côté externe : il s'agit de l'ébauche androgène (pl. I, photos 8-10). L'ébauche du bulbe éjaculateur peut également être visible.

Dans le péréionite 6, l'oviducte est disposé comme dans les stades antérieurs. Il comporte parfois 2 rangs de cellules (diamètre 4  $\mu\text{m}$  environ, cf pl. I, photo 11), mais son identification peut être difficile et incertaine.

Bien que leur disposition à la base des pattes soit très semblable, les rapports des parties terminales des gonoductes avec la paroi latérale du corps ne sont pas rigoureusement identiques. L'oviducte s'insère à la base du vaisseau branchio-péricardique correspondant à la pleurobranchie du sixième somite, le spermiducte atteint un pli cuticulaire oblique, disposé à l'arrière du péréion. Son trajet passe au-dessus de l'insertion branchiale.

Au stade juvénile II, les tractus postérieurs sont généralement occupés par les gonies.

L'existence d'un cordon mésodermique continu, reliant la gonade à la partie terminale du spermiducte a été observée pour la première fois sur coupes, au stade juvénile III.

Ce cordon, d'une largeur de 1 à 3 cellules (éventuellement 5-6 dans les parties les plus larges) se distingue essentiellement par :

- une relative richesse des cellules en cytoplasme (leur hauteur atteint 12  $\mu\text{m}$ , cf pl. I, photo 7).

- la proximité des noyaux, presque contigus en coupe transversale.
- la taille des noyaux : leur diamètre, perpendiculaire à la membrane péricardique atteint environ 6  $\mu\text{m}$ , soit le double des noyaux épithéliaux ordinaires.
- l'allongement des noyaux selon l'axe du futur gonoducte.

Le tracé de l'oviducte est moins apparent. La population de cellules qui le constitue se suit bien en remontant le long de la cloison de la veine efférente branchiale du sixième somite (à l' « angle » antérieur de la veine principalement), jusqu'à sa confluence avec celle du septième somite. Entre ce point et la gonade, l'arrangement des cellules est difficile, voire impossible à identifier. Les préparations *in toto* ne font pas apparaître de cordon de cellules bien structuré, mais seulement des noyaux étirés alignés perpendiculairement, puis obliquement par rapport à la gonade lorsqu'on s'en rapproche.

Cette disposition peut se retrouver chez des individus ayant accompli trois ou quatre mues de plus (longueur céphalothoracique : 1,5 mm environ) comme représenté Fig. 9 B. A cette taille, l'oviducte peut être plus nettement dessiné, mais c'est seulement chez les juvéniles de 2,5 mm de longueur céphalothoracique, capturés dans la nature, qu'il apparaît de manière tout à fait distincte et presque parfaitement continu, jusqu'au contact de la gonade (Fig. 9 C).

L'ébauche de l'appendix masculina devient visible chez les mâles un mois environ après la métamorphose sous nos conditions d'élevage (20 °C), la longueur céphalothoracique atteint alors 3,7 à 2,8 mm; sur les coupes la partie proximale du spermiducte est alors bien apparente, mais imparfaite : elle se présente sous la forme d'une gouttière appliquée contre le péricarde. Plus en arrière, cette gouttière se referme et constitue un tube bien individualisé. La partie descendante est plus développée, elle est revêtue d'une tunique musculaire, son diamètre extérieur atteint 50  $\mu\text{m}$  environ (lumière = 5  $\mu\text{m}$ ). La portion terminale de l'oviducte est encore distincte et représentée par une double file de noyaux étirés. Son diamètre ne dépasse guère 5  $\mu\text{m}$ . La figure 10, établie à partir d'un animal ayant subi l'ablation des pédoncules oculaires, illustre cette situation.

Les individus de 3 à 3,5 mm de longueur céphalothoracique et dépourvus d'appendix masculina, sont des femelles, leurs ovocytes sont en cours de vitellogenèse primaire.

Ces femelles possèdent un tractus mâle (cf pl. I, photo 13), parfaitement identifiable sur tout son parcours. Il est appliqué contre la membrane conjonctive de l'ovaire dans laquelle il s'incorpore à sa partie antérieure. Dans sa partie distale, le spermiducte a un diamètre de 15-20  $\mu\text{m}$ . La glande androgène a des dimensions très variables (20 X 50 à 200  $\mu\text{m}$ ), ses cellules sont pauvres en cytoplasme et, histologiquement, elles diffèrent peu des cellules du gonoducte lui-même (pl. I, photo 12). Chez certains individus, on note de nombreuses figures de caryolyse, montrant que cet organe est en pleine involution.

Chez ces jeunes femelles, l'oviducte n'est tubulaire (diamètre 25  $\mu\text{m}$ , lumière 4  $\mu\text{m}$  environ) que dans sa partie distale. Sous le péricarde, ce n'est encore qu'une gouttière large de 30 à 60  $\mu\text{m}$  (pl. I,

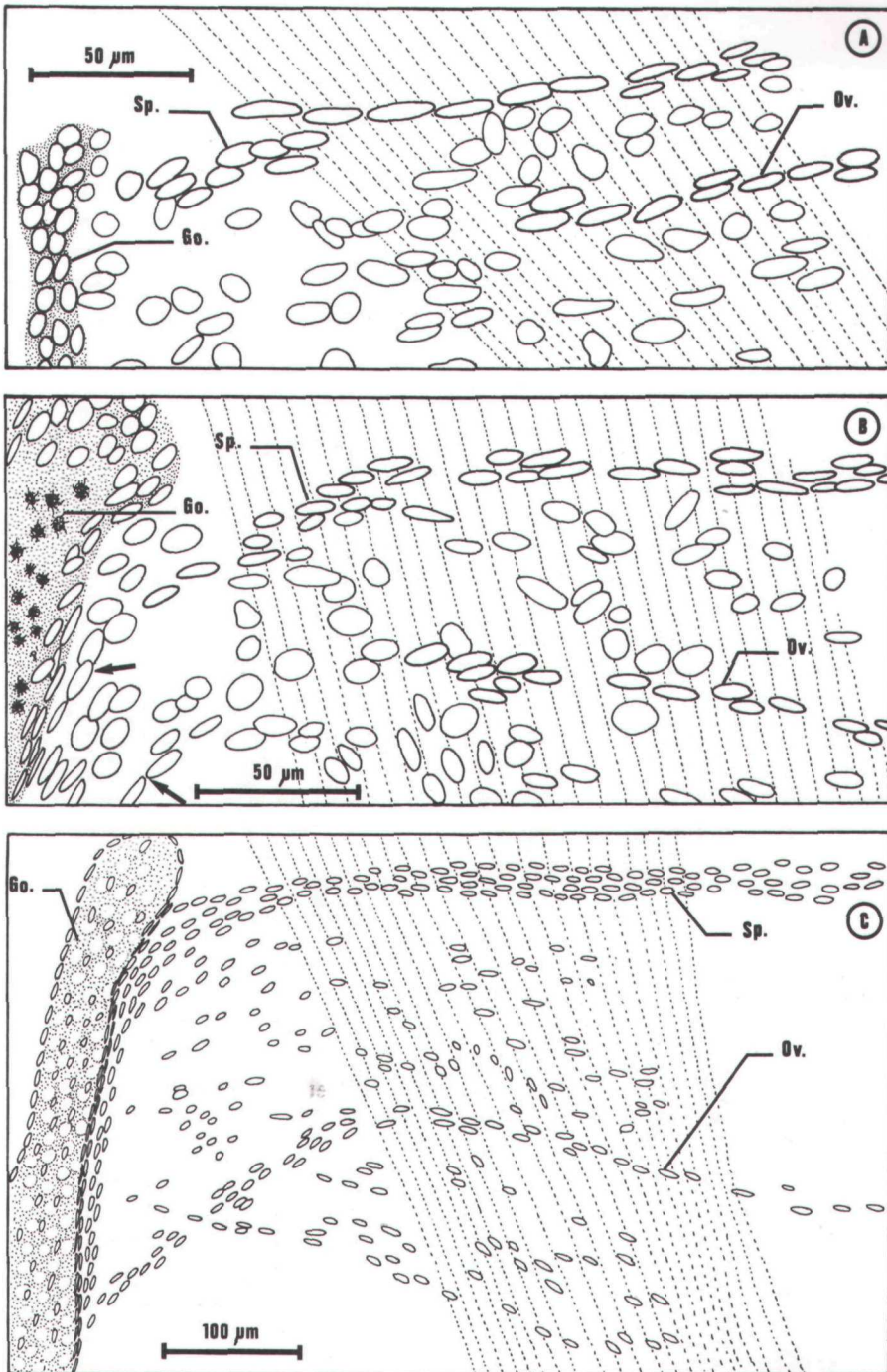


FIG. 9

*Palaemonetes varians*, disposition des noyaux à la face inférieure du septum péricardique (montages *in toto*).

A/ Stade zoé III; B/ Juvénile, longueur céphalothoracique, 1,3 mm; C/ Juvénile, longueur céphalothoracique 2,5 mm, Go., gonade, Ov., oviducte; Sp., spermiducte.

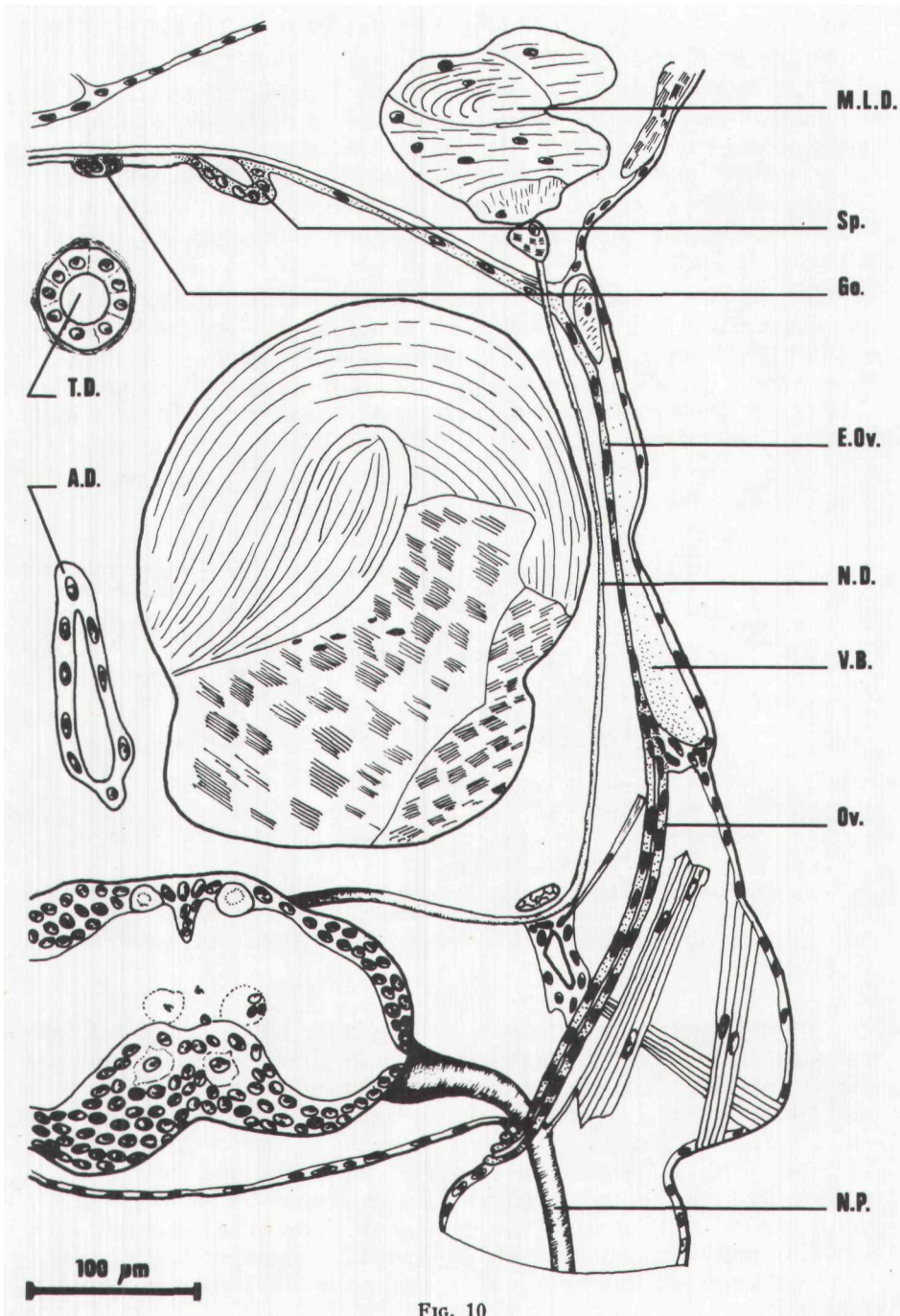


FIG. 10

*Palaemonetes varians*, coupe transversale dans le péréonite N° 6. Disposition de la gonade, du spermiducte et de l'oviducte en période indifférenciée (animal ayant subi l'ablation des pédoncules oculaires).

Les nerfs figurés se situent en avant et en arrière du plan de coupe.

A.D., artère descendante; E.Ov., ébauche de l'oviducte (épithélium de la veine branchio-péricardique); Go., gonade; M.L.D., muscle longitudinal dorsal; N.D., nerf dorsal; N.P., nerf de la patte; Ov., oviducte (section distale); Sp., spermiducte; T.D., tube digestif; V.B., veine branchio-péricardique.

photo 13) qui, descendant le long du sinus branchial, peut se réduire à une ou deux cellules seulement.

Les femelles de 4-5 mm de longueur céphalothoracique ont des oviductes tubulaires. Le spermiducte, dans sa partie descendante, est réduit à une file de une ou deux cellules très étirées (largeur inférieure à 10  $\mu\text{m}$ ). La glande androgène a, semble-t-il, complètement disparu. Sur la bordure externe de la gonade, le reste du spermiducte, intégré dans l'enveloppe conjonctive, ne se reconnaît guère qu'à la partie postérieure de l'organe.

— *Liaison gonoductes-gonade* : Le ruban de cellules qui donnera naissance aux gonoductes est initialement appliqué contre le septum et la paroi des veines branchio-péricardiques (pl. I, photo 7). Les mitoses qui s'y produisent ont pour effet de le soulever en arche. Les bords de la gouttière ainsi formée se rapprochent, fusionnent et donnent naissance à un tube.

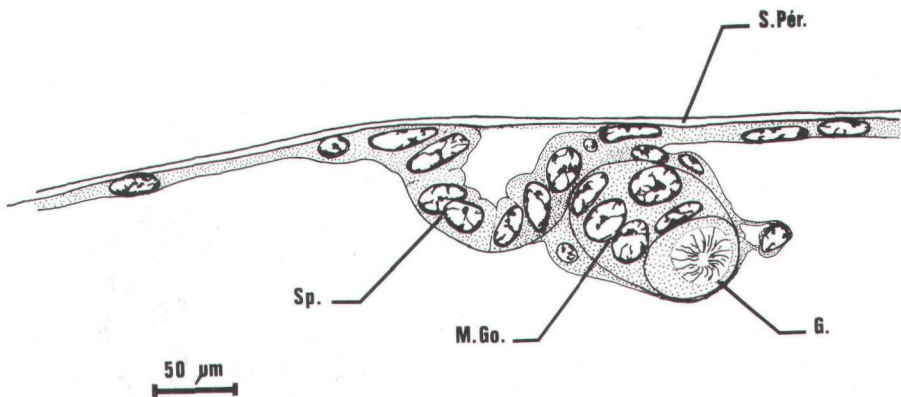


FIG. 11

*Palaemonetes varians*, disposition de l'ébauche du spermiducte au contact de la gonade (animal pédonculectomisé).

G., gonie; M.Go., mésoderme de la gonade; Sp., spermiducte; S.Pér., septum péricardique.

Dans sa partie proximale, le tractus mâle entre en contact latéralement avec l'extrémité postérieure de la gonade. Dès les premiers stades juvéniles, des noyaux de l'épithélium péricardique s'étirent le long de la gonade dans le prolongement de l'extrémité du spermiducte (Fig. 9 B et C). Ce groupe de cellules se déprime en gouttière qui s'appuie (Fig. 11) contre le bourrelet mésodermique latéral de la gonade. Lorsque le canal déférent devient tubulaire, il subsiste une petite zone de contact au niveau de laquelle s'établit la communication entre la lumière du spermiducte et la cavité gonadique. Cette communication implique une solution de continuité du bourrelet mésodermique latéral.

En ce qui concerne l'oviducte, son ébauche forme, dans sa région proximale, un angle plus ouvert avec la gonade (Fig. 9 C). La figure 12 représente deux étapes de leur jonction. A droite, le tube fermé de l'oviducte joute le bourrelet mésodermique de la gonade; à gauche, la paroi externe du gonoducte subsiste seule et ses lèvres bordent le bourrelet mésodermique. Ultérieurement, on constate que l'oviducte

se raccorde à la gonade par un massif cellulaire plein ou à lumière mal définie. Ses cellules hautes, à gros noyaux, se distinguent nettement de la partie principale de l'oviducte (Fig. 13). Il est en bonne continuité avec le mésoderme propre de l'ovaire (bourrelet latéral),

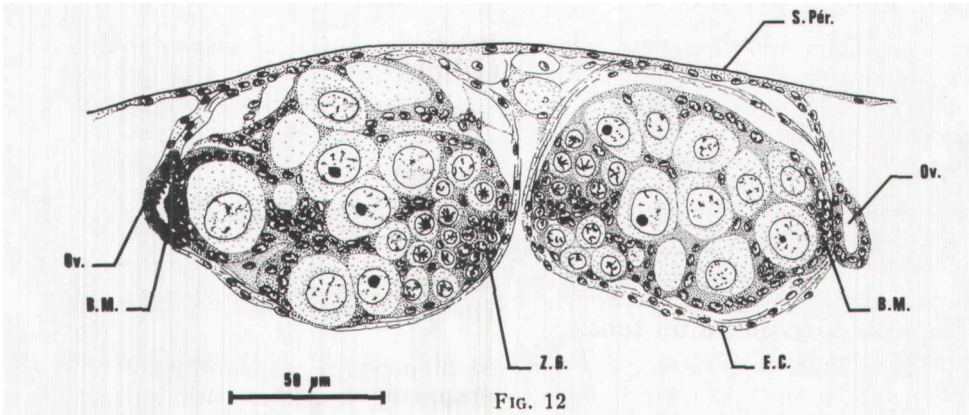


FIG. 12  
*Palaemonetes varians*, femelle juvénile (longueur céphalothoracique 3 mm). Coupe transversale dans les ovaires montrant deux étapes de l'accolement de l'oviducte sur le bourrelet mésodermique de la gonade.

B.M., bourrelet mésodermique de l'ovaire; E.C., enveloppe conjonctive de l'ovaire; Ov., oviducte; S.Pér., septum péricardique; Z.G., zone germinative.

nous pensons qu'il en dérive. La mise en communication de la cavité de l'oviducte et de celle de la gonade pourrait se faire par lyse d'une partie des cellules (flèche, Fig. 13).

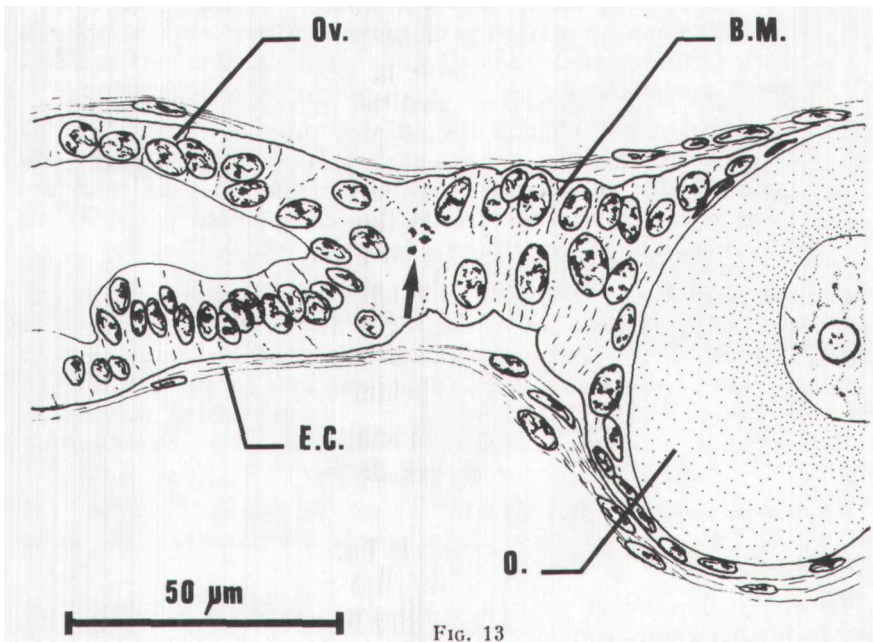


FIG. 13  
*Palaemonetes varians*, jeune femelle (longueur céphalothoracique = 4 mm). Coupe transversale montrant la jonction de l'oviducte et de l'ovaire.

B.M., bourrelet mésodermique de l'ovaire; E.C., enveloppe conjonctive; O., ovocyte; Ov., oviducte.

— *La glande androgène* : Tous les animaux possèdent un spermiducte aisément identifiable et, même si l'oviducte n'apparaît parfois que de manière fragmentaire, on peut considérer que le plan initial de l'organisation de l'appareil génital est typiquement hermaphrodite, comme chez *Pisidia*.

La glande androgène, dont on détecte les premiers éléments dès les stades zoé II - NI, apparaît comme un renflement plus ou moins nettement circonscrit au stade zoé IV et au cours des premiers stades juvéniles. Elle est présente chez tous les individus et persiste jusqu'à un stade avancé chez les femelles.

### DISCUSSION ET CONCLUSION

Les deux espèces étudiées sont assez éloignées taxonomiquement, elles présentent cependant un certain nombre de points communs et importants :

- 1 — La précocité de la mise en place des gonoductes, qui se réalise totalement ou en partie au cours de la phase zoé.
- 2 — L'hermaphrodisme initial du plan d'organisation de l'appareil génital. Le gonoducte propre au sexe qui ne se réalise pas cesse de croître ou involue plus ou moins précocement.
- 3 — Le mode de différenciation des gonoductes. Celle-ci se produit *in situ*, à partir de l'épithélium du péricarde ou de de ses prolongements (paroi des sinus branchiaux en particulier) dans la portion proximale et à partir de structures préexistantes (nette chez *Palaemonetes* seulement) pour la portion distale.
- 4 — L'origine embryologique des tissus, qui sont essentiellement mésodermiques. Dans les deux espèces, seule la région de contact des gonoductes avec la cuticule est ectodermique, ceci représente un cône constitué initialement par deux ou trois épaisseurs de cellules (cf. pl. I, photo 4, flèche).

Chez *Palacmonetes*, le cordon cellulaire disposé obliquement au-dessus de la base de la dernière patte thoracique et qui donnera la partie distale du spermiducte est mis en place précocement, dans la cavité générale même. La portion du canal qui en provient ne se revêt pas ultérieurement de cuticule. Il n'y a donc pas de raisons de lui attribuer une origine autre que mésodermique. La même remarque s'applique à la partie homologue de l'oviducte.

Nous avons identifié des structures analogues dans les métamères génitaux de *Palaemon serratus*, le cas de *Palaemonetes* n'est donc pas isolé.

La disposition de ces structures à la base de la patte rappelle de façon frappante celle de néphridies décrites par Sedgwick (1888, cité par Vandel, 1949) chez les Péripates. Elles mettent en communication la cavité coelomique (espace virtuel compris dans l'épaisseur du péricarde, selon Weygoldt, 1958) avec l'extérieur.

Leur origine étant mésodermique, il serait plus correct, en adoptant la terminologie de Lankester et Goodrich (voir Goodrich, 1945) de les appeler des coelomoductes, encore que ce terme ne leur convienne pas strictement, puisque rien n'indique qu'elles se différencient de manière centrifuge comme le veut la définition de Goodrich. Notons toutefois qu'Anderson (1973, 1982) retient le terme de coelomoducte pour désigner les voies génitales des Crustacés.

Bien qu'à notre connaissance d'authentiques coelomoductes (ou des néphridies au sens large) n'aient jamais été décrits dans les métamères génitaux des Malacostracés, nous acceptons la conception d'Anderson, compte tenu des rapports que les parties terminales des gonoductes de *Palaemonetes* (et du spermiducte de *Pisidia*) établissent entre ce qui reste du coelome et l'extérieur. Des arguments d'anatomie comparée (susceptibles de provenir d'espèces à développement long, comme les Pénéides) seront nécessaires pour étayer ce point de vue.

L'hypothèse que les gonoductes des Crustacés sont des néphridies modifiées a été émise par Lankester (1885) et reprise par Allen (1893) à propos de *Palaemonetes varians* précisément. Mais Allen prend en compte l'ensemble du trajet des gonoductes observés chez des juvéniles et non pas leurs sections terminales qu'il n'avait pas détectées chez les larves.

La lumière de la partie proximale des gonoductes peut être considérée comme étant un dérivé coelomique (et aussi la cavité de la gonade, selon Siewing, 1969, p. 336).

Dans les autres somites thoraciques de *Palaemonetes varians*, on ne reconnaît pas de structures semblables à celles que nous décrivons dans le sixième et le huitième. Par contre, dans les préparations *in toto*, on distingue parfois des alignements transversaux comparables à ceux qui donnent naissance aux gonoductes et qui pourraient rappeler une distribution métamérique primitive du type de celle des Isopodes. Mais cette disposition est loin d'être toujours évidente d'une part, et d'autre part on peut constater (Fig. 9 C) que l'oviducte n'emprunte pas ces files dans sa portion toute proximale et n'a donc pas un trajet d'apparence rigoureusement métamérique.

Contrairement à la situation décrite chez des Brachyours et des Astacours par Payen (1973-1974), nous n'avons pas observé la progression d'un bourgeon de la gonade vers l'emplacement des orifices génitaux. Seul l'aspect du cordon postérieur de *Palaemonetes varians* peut donner, au stade zoé I, l'impression d'une croissance de bourgeon, du fait de la présence fréquente de une ou deux mitoses, mais celles-ci se produisent dans une file de cellules préexistantes.

Le sens dans lequel progresse la différenciation des gonoductes n'apparaît pas nettement, tant chez les animaux intacts que chez ceux qui ont subi l'ablation des pédoncules oculaires. Les mitoses sont rares chez *Palaemonetes*, plus abondantes chez *Pisidia*, et dispersées le long des tractus dans les deux espèces. Cette apparente absence de polarité dans la croissance conduit à l'existence de régions très ténues sur le trajet de l'oviducte de *Palaemonetes* (cloison de la veine branchio-péricardique).

Seule l'organisation de la plus proximale de l'oviducte (et dans une certaine mesure du spermiducte de *Palaemonetes*, Fig. 9 A et B,

flèches) pourrait être qualifiée de centripète, du fait qu'elle se manifeste tardivement. Mais ceci ne peut être avancé qu'avec prudence, car le sens de la progression du phénomène n'a pas été réellement observé.

La situation que nous observons chez *Palaemonetes* et *Pisidia* se rapproche beaucoup de celle décrite par Charniaux-Cotton (1959) chez *Orchestia* : ébauche hermaphrodite des gonoductes accolée en grande partie au septum péricardique, présence de zones très fines, existence d'un amas androgène précoce (chez tous les individus). Par ailleurs, les mitoses se manifestent tout le long des tractus mâle et femelle des espèces que nous étudions, comme dans le spermiducte des femelles à *Orchestia* masculinisées par l'implantation de glandes androgènes (Zerbib, 1964). Charniaux-Cotton et Zerbib ne précisent pas si les gonoductes dérivent de l'épithélium coelomique.

Payen (1973-1974), Charniaux-Cotton et Payen (1985) attribuent au mésoderme gonadique un rôle primordial dans l'élaboration des gonoductes des Décapodes. Ce rôle n'apparaît nullement ici.

Chez *Palaemonetes varions*, la séparation entre mésoderme gonadique et mésoderme des gonoductes s'établit précocement et le développement des gonades est en avance sur celui des gonoductes. Cela rend nécessaires quelques remaniements cellulaires lors du raccordement définitif des structures.

Chez *Pisidia Longicornis*, gonoductes et gonades s'organisent de manière plus synchrone et n'apparaissent pas comme des éléments fondamentalement distincts. En effet, la partie située entre l'oviducte (portion transverse) et le massif des gonies devient ovaire chez la femelle, mais spermiducte chez le mâle. Dans les deux sexes, les éléments initiaux du tractus, en avant et en arrière des gonies, semblent fournir les cellules interstitielles de gonades.

Le mode de mise en place des gonoductes de nos deux espèces, sa précocité, ainsi que l'organisation hermaphrodite initiale de leur appareil génital, représentent des différences très importantes par rapport aux Décapodes Brachyours et Astacours étudiés par Payen. Compte tenu du désaccord existant entre ce dernier auteur et Veillet et Graf au sujet de *Carcinus maenas* (hermaphroditisme initial), il serait utile que cette espèce fasse l'objet d'un réexamen.

L'hermaphroditisme n'apparaît certainement pas de manière évidente chez tous les Décapodes : *Homarus gammarus* (Le Roux, inédit), ne possède, au stade mysis I, qu'une seule paire d'ébauches de gonoductes bien distincte. Elle est accompagnée de files transversales de cellules (dont la disposition semble métamérique), qui constituent peut-être des structures homologues dans les autres segments. L'évolution de ces gonoductes paraît semblable à celle qu'on observe chez *Palaemonetes* et *Pisidia*.

C'est donc essentiellement sur le mode de différenciation des gonoductes et la nature des tissus mis en jeu que nos observations diffèrent de celles de Payen. Il paraît surprenant qu'à l'intérieur d'un taxon comme les Décapodes (voire les Astacours), deux situations aussi distinctes puissent exister. Des études futures permettront une meilleure interprétation des structures et probablement une interprétation plus homogène des faits.

### Abréviation des figures

A.D., artère descendante (= artère sternale); A.O., artère ophtalmique (= aorte antérieure); Br, branchie; C, cœur; C.G., cellules à cytoplasme granuleux; G.A., glande androgène; G.D., glande digestive; Go., gonade; M.Pe., membrane (= septum) péricardique au niveau du sinus efférent branchial; O., ovaire; Ov., oviducte; Ov. D., oviducte droit; Pe., péricarde; P<sub>3</sub>, entrée du bourgeon de la troisième patte thoracique; P<sub>5</sub>, patte thoracique N° 5; Sp., spermiducte; Sp. G., spermiducte gauche; S.Pe., sinus péricardique; T.A., tractus antérieur; V.Br., veine branchio-péricardique. Toutes les vues sont à la même échelle que la 1, sauf les N° 3, 4, 5 et 13 (échelle de la vue 3).

### Remerciements

L'auteur remercie Mme Evanno-Scolan pour son aide dans le domaine technique.

### Summary

The differentiation of the gonoducts of *Pisidia longicornis* (Linnaeus) and *Palaemonetes variant* (Leach) does not proceed exactly in the same way, nevertheless the two species exhibit important similarities:

- The gonoducts outlines appear very early in the development and all or most part of their way may be followed during the larval life.
- The differentiation of the gonoducts occur *in situ*, from preexisting tissues (epithelium of the pericardial floor mainly). Their distal parts (which may be seen during the stages zoea II - III in *Palaemonetes*) seem to have a peculiar mesodermal origin, may be coelomoductal, according the Goodrich's terminology. Ectodermal tissues are involved in building of a short region near the cuticle only.
- In its early organization the genital apparatus is hermaphrodite. The presence of an oviduct is however often difficult to ascertain. The distal part of the spermiduct appears always clearly and in females it subsists at least during the juvenile phase.
- The androgenic gland may be seen during larval life. It occurs in both sexes in *Palaemonetes*.

The characteristics of the sexual organogenesis of both species differ markedly from what is already known in other brachyuran and astacuran Decapods.

### INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ANDERSON, D.T., 1973. — Embryology and phylogeny in Annelids and Arthropods. *In* Crustaceans, Pergamon, Oxford, pp. 263-364.
- ANDERSON, D.T., 1982. — Embryology. *In* D.E. Bliss : The Biology of Crustacea, vol. 2, Embryology, morphology and genetics. Academic Press, New York.
- CHARNIAUX-COTTON, H., 1959. — Etude comparée du développement post-embryonnaire de l'appareil génital et de la glande androgène chez *Orchestia gammarella* et *Orchestia mediterranea* (Crustacés. Amphipodes). Autodifférenciation ovarienne. *Bull. Soc. Zool. France*, 84, 1, pp. 105-115.
- CHARNIAUX-COTTON, H. and PAYEN, a., 1985. — Sexual differentiation. *In* D.E. Bliss : The Biology of Crustacea, Vol. 9, Integument, pigments, and hormonal processes. Academic Press, New York.
- DAWYDOFF, C., 1928. — Traité d'embryologie comparée des invertébrés. Masson, Paris.
- GOODRICH, E.S., 1945. — The study of nephridia and genital ducts since 1895. *Quart. Jour. Microsc. Sci.*, 86, 344, pp. 113-392.
- GRAF, F., 1958. — Développement post-embryonnaire des gonades et des glandes androgènes d'*Orchestia cavimana* (Heller) Crustacé Amphipode. *Bull. Soc. Sci. Nancy*, 17, pp. 223-261.

- JUCHAULT, p., 1966. — Contribution à l'étude de la différenciation sexuelle mâle chez les Crustacés Isopodes. Thèse Doctorat d'Etat, pp. 1-111. Univ. de Poitiers.
- LAUBIER, A., CHIM, L. et PAYEN, G., 1985. — Morphogenèse sexuelle et activité génitale chez la crevette *Penaeus japonicus* en élevage. Actes de Colloques N° 1. Bases Biologiques de l'Aquaculture, Montpellier, 12-16 décembre 1983. IFREMEH, Brest, pp. 195-216.
- LEGHAND, J.J. et VANDEL, A., 1948. — Le développement post-embryonnaire de la gonade chez les Isopodes terrestres, normaux et intersexués. I. Evolution morphologique de la gonade. *Bull. Biol. Fr. et Belg.*, 82, pp. 79-84.
- LE ROUX, A., 1966. — Le développement larvaire de *Porcellana longicornis* Pennant (Crustacé Décapode Anomoure, Galathéidé). *Cah. Biol. Mar.*, 7, pp. 69-78.
- LE ROUX, A., 1970. — Contribution à l'étude du développement larvaire de *Palaemonetes varians* (Leach) (Decapoda, Palaemonidae). *C.R. Acad. Sci.*, 270, pp. 851-854.
- LE ROUX, A., 1976. — Aspects de la différenciation sexuelle chez *Pisidia longicornis* (Linné) (Crustacea, Decapoda). *C.R. Acad. Sci.*, 283, pp. 959-962.
- LE ROUX, A., 1980. — Effets de l'ablation des pédoncules oculaires et de quelques conditions d'élevage sur le développement de *Pisidia longicornis* (Linné) (Crustacé, Décapode, Anomoure). *Arch. Zool. exp. et gén.*, 121, pp. 97-114.
- LE ROUX, A., 1984. — Quelques effets de l'ablation des pédoncules oculaires sur les larves et les premiers stades juvéniles de *Palaemonetes varians* (Leach) (Decapoda, Palaemonidae). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 109, pp. 43-60.
- MANTON, S.M., 1928. — On the embryology of a mysid crustacean, *Hemimysis la-mormae*. *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, 216, pp. 363-463.
- MANTON, S.M., 1934. — On the embryology of the crustacean *Nebalia bipes*. *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, 223, pp. 163-238.
- NOËL, p., 1976. — L'évolution des caractères sexuels chez *Processa edulis* (Risso) (Décapode, Natantia). *Vie et Milieu*, 26, pp. 65-104.
- PAYEN, G., 1973. — Etude descriptive des principales étapes de la morphogenèse sexuelle chez un crustacé décapode à développement condensé, l'écrevisse *Pontastacus leptodactylus leptodactylus* (Eschscholtz, 1823). *Ann. Embryol. Morph.*, 6, pp. 179-206.
- PAYEN, G., 1974. — Morphogenèse sexuelle de quelques Brachyours (Cyclométopes) au cours du développement embryonnaire, larvaire et post-larvaire. *Bull. Mus. Nat. H. st. Xat.*, 209, pp. 201-262.
- SIEWING, R., 1969. — Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Tiere. Paul Parey, Hamburg und Berlin.
- VANDEL, A., 1949. — Généralités, composition de l'embranchement (Arthropodes). In : *Traité de zoologie*, Dir. Grasse, P.P., Tome VI, pp. 79-158. Masson. Paris.
- VEILLET, A. et GRAF, F., 1965. — Inversion sexuelle et glande androgène chez quelques Crustacés. *Bull. Acad. Soc. Lorraine Sci.*, 5, pp. 295-308.
- WEYGOLDT, P., 1958. — Die Embryonalentwicklung des Amphipoden *Gammarus pulex pulex* (L.). *Zool. Jb Anat.*, 77, 51-110.
- WEYGOLDT, P., 1961. — Beitrag zur Kenntnis der Ontogenie der Dekapoden : Embryologische Untersuchungen an *Palaemonetes varians* (Leach). *Zool. Jb. Anat.*, 79, pp. 223-270.
- ZERBIB, G., 1964. — Evolution post-embryonnaire de la voie déférente chez le mâle et chez la femelle normale et masculinisée d'*Orchestia gammarella* Pallas (Crustacé Amphipode). *Bull. Biol. Fr. et Belg.*, 98, pp. 391-408.