

EMBRYOLOGIE PRÉCOCE DE *SACCOLINA CARCINI* THOMPSON

par

JACQUELINE BOCQUET-VÉDRINE

Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences de Caen (Calvados), France

INTRODUCTION

Dans sa monographie pourtant très complète de *Saccolina carcini* Thompson, publiée en 1884, Delage ne traite pas de l'étude embryologique de cette espèce. Il ne se désintéressait pas pour autant de ce sujet sur lequel il exprimait son intention de revenir „plus tard, dans un moment opportun”.

Les seules recherches d'embryologie descriptive antérieures à l'„Évolution de la Sacculine” sont dues à Van Beneden (1869-1870). Van Beneden a bien vu la division totale de l'œuf en deux, puis en quatre blastomères égaux, mais l'impossibilité où il s'est trouvé de suivre la division des noyaux l'a conduit à considérer qu'il y avait, après ce stade, séparation de „quatre cellules embryonnaires sous forme de petits globes protoplasmiques pourvus chacun d'un noyau. Les quatre grands globes foncés, formés d'éléments très réfringents, ne représentent plus des cellules; aussi, se fondent-ils bientôt l'un dans l'autre de façon à former un amas unique d'éléments nutritifs”.

Il est certain que ces résultats paraissaient peu satisfaisants à Delage qui considérait l'embryologie de la Sacculine comme „loin d'être connue”. Cependant, sollicité par beaucoup d'autres sujets, Delage ne devait jamais reprendre cette étude.

En 1904, Abric faisait paraître une courte note dans laquelle il considère la division de l'œuf de Sacculine comme „totale et inégale”, le stade 2 étant figuré par un macromère et un micromère tous deux riches en vitellus. Le macromère diminuant de taille et le micromère augmentant de taille, il en résulterait deux cellules égales. Abric constate ultérieurement la formation de stades à nombre impair de blastomères (3, 5, 7), due au fait que souvent deux cellules d'une même paire ne naissent pas en même temps. Toujours selon Abric, la segmentation ne serait jamais régulière au-delà du stade 6. Les affirmations d'Abric ne peuvent être prises sérieusement en considération. Tout au plus peut-on reconnaître, à la décharge de l'auteur, qu'il a peut-être eu la malchance d'observer les premiers stades de segmentation

sur une ponte dont le développement était anormal, ce qui est relativement fréquent.

Dans le volume qu'il a consacré aux Rhizocéphales, Smith (1906) étudie le développement embryonnaire de *Peltogaster curvatus* Kossmann. L'interprétation qu'il donne de la gastrulation rejoint celle de Van Beneden: la gastrulation est embolique, l'endoderme étant figuré par quelques cellules qui s'invaginent au pôle végétatif; ces cellules ne constituent cependant pas un feuillet et sont appelées à dégénérer, ce qui entraîne l'absence de tube digestif chez les formes larvaires.

En 1935, Ramult reprend l'étude embryologique de *Sacculina carcini* sans parvenir à faire notablement progresser la connaissance du sujet.

En 1940, Krüger fournit, dans le volume du Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs consacré aux Cirripèdes, un remarquable résumé de tous les travaux qui viennent d'être cités. En dépit des interprétations antérieures, il émet l'opinion que la gastrulation de *Peltogaster* ne peut être qu'épibolique.

Pourtant, en 1957 encore, Shirase & Yanagimachi, étudiant le développement de *Peltogasterella socialis* Krüger 1), adhèrent sans réserve aux conclusions de Smith.

Il n'était donc pas inutile de revenir sur une interprétation déjà ancienne, que des travaux modernes paraissent pleinement confirmer mais qui se heurtent, du point de vue de l'embryologie classique, à de lourdes objections. En effet, il n'existe pas d'exemple que des réserves intra-cellulaires passent à l'état extra-cellulaire au cours d'une segmentation totale; il apparaît ainsi impossible de concevoir que, chez les Rhizocéphales, la ségrégation du vitellus et du cytoplasme ait lieu conformément au schéma proposé par Van Beneden. En outre, on voit mal pourquoi l'absence de tube digestif chez les larves impliquerait la dégénérescence de l'endoderme dès la réalisation de la gastrule.

D'autre part, l'importance intrinsèque que présente la connaissance du type fondamental de segmentation dans un groupe zoologique aussi remarquable que les Rhizocéphales, mais dont les affinités demeurent encore mal connues, est indiscutable en dépit du caractère apparemment suranné de ce type de travaux. Cependant, c'est essentiellement la découverte de *Chthamalophilus delagei* Bocquet-Védrine qui m'a conduite à reprendre l'étude embryologique des Rhizocéphales classiques. En effet, si le cycle de cette espèce établit sa qualité de Rhizocéphale authentique, le genre *Chthamalophilus* n'en est pas moins très éloigné du point de vue systématique de *Sacculina* ou de *Peltogaster*. A l'époque où j'ai publié la monographie de

1) = *Peltogasterella gracilis* (Boschma).

Chthamalophilus delagei, les données trop incertaines de la littérature concernant les premiers stades de segmentation de l'œuf des Sacculinidae et des Peltogasteridae ne m'ont pas permis de comparer l'embryologie précoce du genre nouveau et des Rhizocéphales classiques.

Une telle comparaison va non seulement apporter un argument supplémentaire en faveur de l'intégration de *Chthamalophilus* aux Rhizocéphales, mais surtout montrer la grande homogénéité d'un groupe dont la Sacculine et le parasite des Chthamales représentent en quelque sorte les deux pôles.

TECHNIQUES

Sacculina carcini s'est avéré un matériel embryologique beaucoup moins favorable que *Chthamalophilus delagei*. La technique de coloration employée pour cette dernière espèce a dû être largement modifiée et compliquée. En dépit des précautions prises, les préparations restent toujours d'une lecture délicate, ce qui explique les erreurs d'interprétation des anciens auteurs et l'absence de figures correctes contenues dans la littérature. D'autre part, comme chez *Chthamalophilus*, le développement simultané de tous les œufs d'une même ponte entraîne l'obligation de recueillir et de préparer un matériel abondant.

Les œufs de *Sacculina carcini* ne sont pas libres dans la cavité incubatrice, mais enfermés dans des tubes ovifères de nature chitineuse, cloisonnés en alvéoles contenant chacune un œuf. Il n'y pas lieu de revenir sur l'origine de ces formations, bien étudiées par Delage.

Les œufs encore enfermés dans les tubes ovifères ont été fixés au Bouin alcoolique ou au Bouin aqueux, lavés à l'alcool puis ramenés en milieu aqueux. J'ai procédé ensuite à l'élimination des tubes ovifères en les roulant entre deux lames de verre, ce qui permettait de les faire éclater et libérait les œufs ou les embryons sans les léser.

Les opérations suivantes ont été réalisées en plaçant les œufs ou les embryons ainsi dégagés dans des tubes de Caullery obturés par une soie à plancton à mailles suffisamment fines.

La membrane propre des œufs, relativement épaisse et très perméable, retient énergiquement le colorant à sa surface. Il en résulte qu'il n'est pratiquement pas possible de procéder à une coloration nucléaire de l'embryon qu'elle protège sans l'avoir préalablement traitée pour en assurer le ramollissement. J'ai employé le procédé classique consistant à faire séjourner l'œuf ou l'embryon dans l'eau distillée additionnée de quelques gouttes d'hypochlorite de sodium (2 ou 3 gouttes pour 100 cm³ d'eau): un séjour de 24 heures augmente considérablement la perméabilité de l'œuf au colorant sans toutefois altérer son organisation. Cependant, un lavage de plusieurs heures

dans l'eau courante est ensuite nécessaire pour éliminer complètement l'hypochlorite de sodium.

Les œufs ont ensuite été colorés in toto par le glychémalun de Mayer. Pour obtenir une coloration nucléaire de ce matériel, il faut immerger les œufs dans le colorant non dilué pendant 24 heures au moins. Il en résulte une surcoloration qu'on régresse par une solution d'alcool à 80°, acidifiée par cinq gouttes d'acide chlorhydrique fumant pour 100 cm³ d'alcool. On procède ensuite au virage de la coloration, à la déshydratation et à l'éclaircissement par le xylol, puis au montage dans le baume.

L'étude in toto du matériel a été complétée par l'examen de coupes qui ont permis de confirmer certaines observations délicates.

Les dessins ont été réalisés à la chambre claire grâce à un objectif à immersion dont l'emploi était malheureusement incompatible avec l'usage de cales supportant la lamelle. Ce procédé de montage entraîne inéluctable-

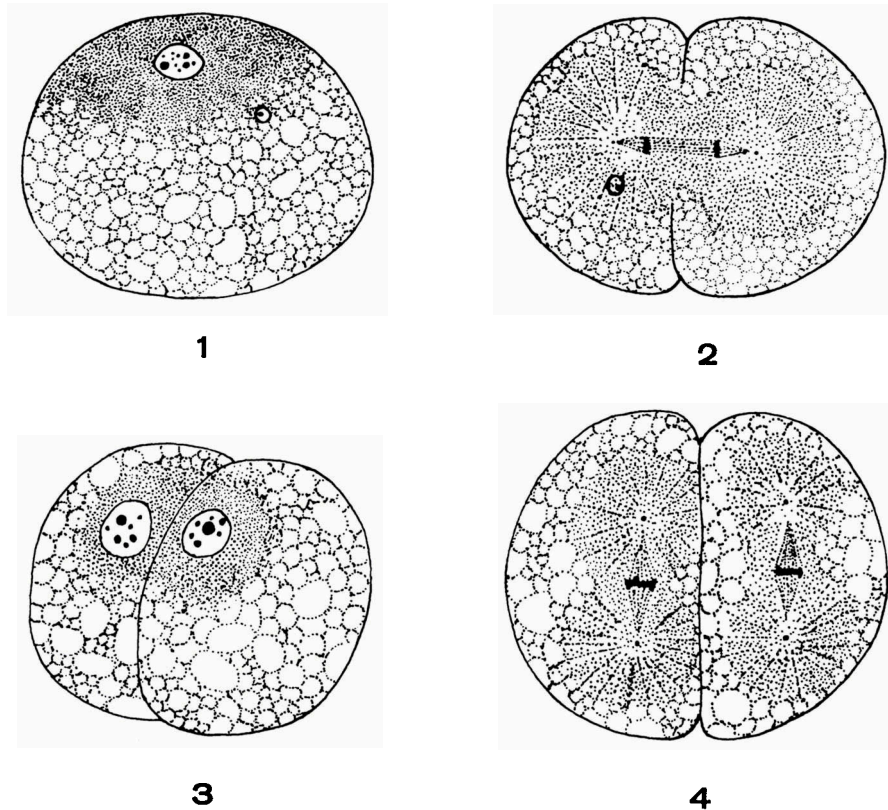


Fig. 1. *Sacculina carcini* Thompson. 1, œuf indivis; 2, préparation du stade 2; 3, stade 2; 4, mitoses préparatoires au stade 4.

ment une légère déformation des œufs. L'erreur qui en résulte n'a pas été rectifiée sur les dessins.

SEGMENTATION ET GASTRULATION CHEZ SACCULINA CARCINI

Oeufs indivis (fig. 1 no. 1). — Les œufs de *Sacculina carcini* sont du type hétérolécithe, leur charge vitelline étant relativement importante. Les œufs indivis récoltés dans la cavité incubatrice sont de forme légèrement ellipsoïdale, le plus grand axe mesurant en moyenne $120\ \mu$, le plus petit axe $100\ \mu$. Le cytoplasme périnucléaire forme une mince calotte au pôle animal, une pellicule cytoplasmique bien visible existe également à la périphérie de l'œuf. Le noyau est rond, relativement petit et peu réfringent.

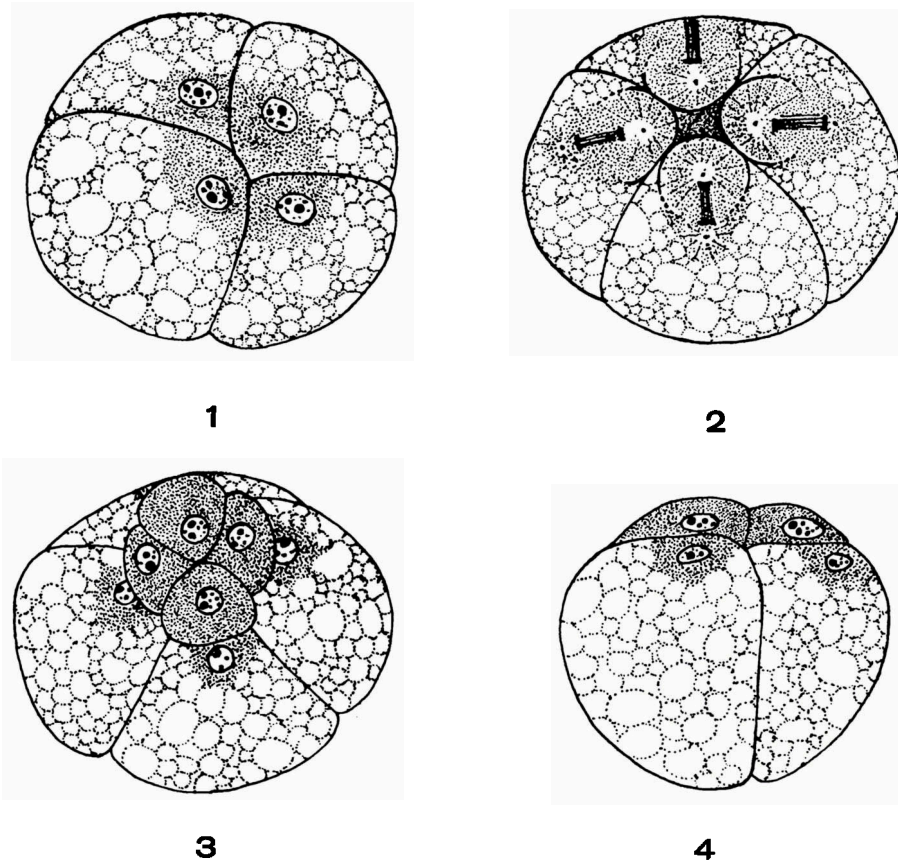


Fig. 2. *Sacculina carcini* Thompson. 1, stade 4; 2, mitoses préparatoires à la séparation du premier quartette de micromères; 3, stade 8 en vue sub-polaire; 4, stade 8 vu de profil, montrant l'aplatissement des micromères du premier quartette à la surface des macromères.

Je n'ai jamais eu la possibilité de l'observer ni sur le vivant, ni sur les pièces fixées non colorées. Le vitellus abondant est constitué par des granulations de taille irrégulière. Le liquide périvitellin est abondant. Chez les œufs indivis que j'ai observés, l'élimination des globules polaires avait déjà eu lieu et on pouvait observer l'un au moins d'entre eux à la surface de l'œuf où il persiste parfois jusqu'à un stade avancé de la segmentation.

Stade 2 et stade 4. — Le premier plan de division passe par le petit axe de l'œuf qu'il partage en deux blastomères égaux (fig. 1 no. 2, 3). Le second plan de division, également méridien et perpendiculaire au premier, détermine l'individualisation de quatre blastomères (fig. 1 no. 4, fig. 2 no. 1).

Dans les quatre quadrants ainsi formés, les divisions ultérieures seront identiques et à peu près simultanées jusqu'à la gastrulation.

Stade 8. — Les noyaux des quatre blastomères entrent à nouveau simultanément en division, l'orientation des fuseaux étant cette fois méridienne. Cette troisième division conduit à la séparation d'un premier quartette de micromères dépourvus de vitellus, formant une rosette aplatie au pôle animal et surmontant quatre volumineux macromères (fig. 2 no. 2, 3, 4).

Stade 12 et stade 16. — Après un état quiescent de courte durée, la rentrée en division des quatre noyaux des micromères et des quatre noyaux des macromères s'effectue le plus souvent en même temps, la mitose se déroulant toutefois beaucoup plus rapidement dans les micromères. L'orientation des fuseaux dans ces derniers est perpendiculaire à ce qu'elle était dans la division précédente; ainsi se réalise un stade 12 intermédiaire dans lequel les huit micromères forment, au pôle animal, une double rangée de quatre cellules (fig. 3 no. 1, 2).

Il est difficile d'affirmer que cette disposition des micromères marque le plan de symétrie bilatérale du futur embryon. Il ressort en effet des figures 19, 22 et 23 (1870) de Van Beneden et de mes propres constatations que, lors du stade 8, au moins dans de nombreux cas, les quatre macromères ne correspondent pas, comme on pourrait s'y attendre, à deux éléments antérieurs et à deux éléments postérieurs mais s'organisent en un macromère antérieur et un macromère postérieur (occupant le grand axe de l'ellipsoïde) et en deux macromères latéraux. Ce changement d'orientation des macromères demeure inexplicé et ne peut guère se concevoir que si les premières divisions sont légèrement inégales. Corrélativement, l'axe des micromères au stade 12 et aux stades suivants se trouve alors dans le plan bissecteur des deux macromères (antérieur et postérieur).

Dans les macromères, l'axe fusorial garde l'orientation qu'il présentait déjà lors de la mitose précédente. Les macromères séparent un second quartette

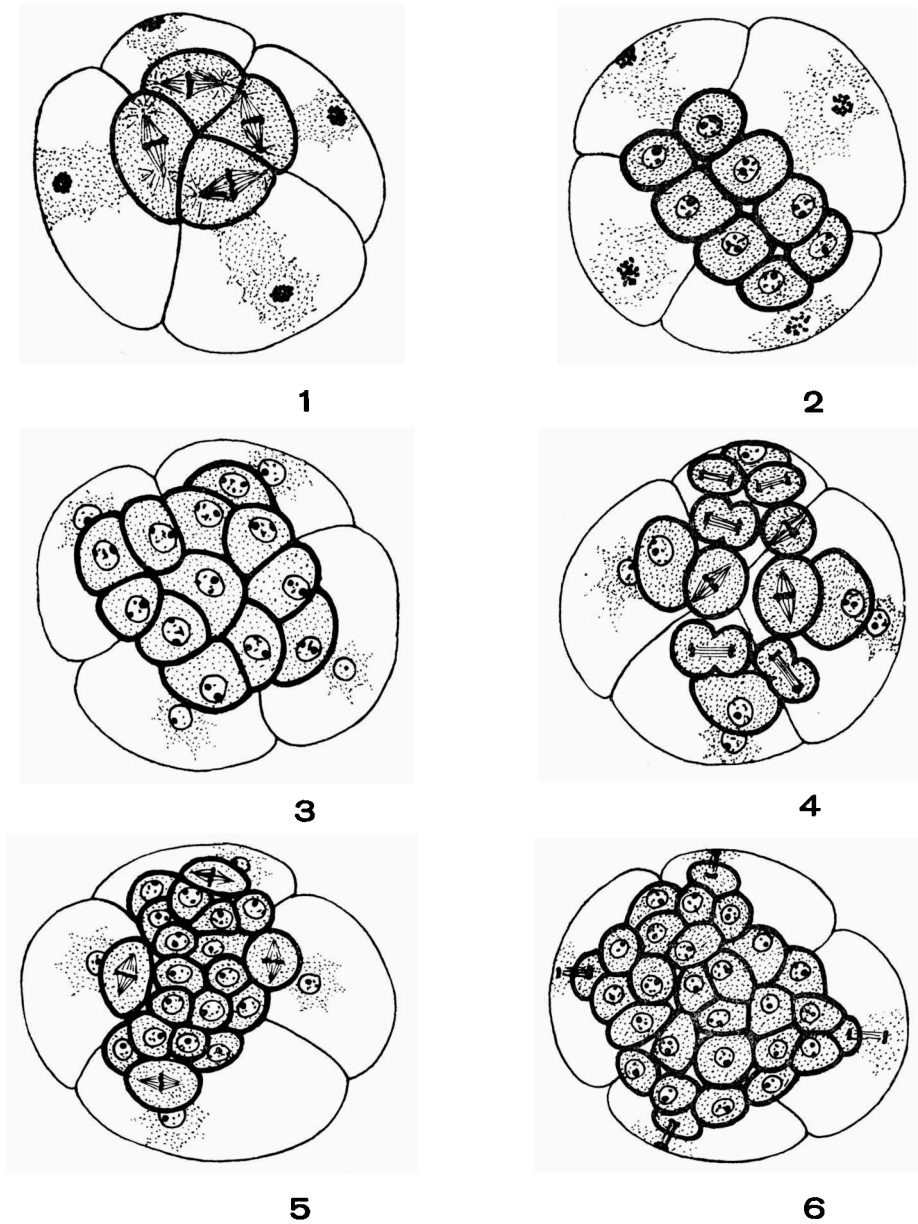


Fig. 3. *Sacculina carcini* Thompson. 1, passage du stade 8 au stade 12; 2, stade 12; 3, stade 16, après séparation du deuxième quartette; 4, passage du stade 16 au stade 24, mitoses dans les huit descendants du premier quartette; 5, stade 24, entrée en mitose des quatre descendants du deuxième quartette; 6, stade 32, immédiatement après la séparation du troisième quartette.

de micromères qui sont, comme les précédents, dépourvus de vitellus et viennent se placer immédiatement à la périphérie des descendants du premier quartette; ils en modifient souvent la disposition initiale en les écartant légèrement les uns des autres. L'embryon est dès lors parvenu au stade 16 (fig. 3 no. 3).

Stade 24 et stade 28. — Immédiatement après l'émission du deuxième quartette, les huit descendants du premier quartette entrent en division. L'orientation des plans de division est indiquée par la figure 3 no. 4. Cette deuxième division des micromères du premier quartette conduit à un stade 24 (16 micromères issus du premier quartette + 4 micromères du deuxième quartette + 4 macromères). Avant même que la cytodierèse de cette mitose se soit effectuée, les éléments du deuxième quartette sortent de l'état quiescent, leurs fuseaux de division étant situés dans un plan parallèle au plan équatorial de l'embryon. Les divisions sont rarement simultanées pour les quatre cellules, ce qui entraîne parfois le passage par un stade 26 transitoire, précédant l'apparition du stade 28 (fig. 3 no. 5).

Stade 32. — L'émission d'un troisième quartette de micromères par les macromères, dont les divisions se font toujours dans le même plan, amène la formation d'un embryon à 32 cellules (fig. 3 no. 6).

Gastrulation. — Les trois mitoses successives subies par les macromères ont entraîné la migration progressive de leurs noyaux vers le pôle végétatif. Il est possible que l'isolement d'un quatrième et peut-être d'un cinquième quartette de micromères vienne contribuer avec les descendants des trois premiers quartettes au recouvrement complet des macromères dont les noyaux se retrouvent près de la marge interne du blastopore lorsque la gastrulation est achevée.

La gastrulation est ainsi manifestement de type épibolique.

Gastrula (fig. 4 no. 1, 2). — La gastrula est un embryon arrondi comportant un ectoderme (blastoderme des anciens auteurs) formé d'une mosaïque de petites cellules pavimenteuses enveloppant complètement un endoderme constitué par quatre grosses cellules très riches en vitellus dont les noyaux sont localisés à proximité du blastopore.

Fragmentation de l'endoderme (fig. 4 no. 3, 4) et apparition du mésoderme. — La gastrulation étant achevée, l'embryon subit un allongement, sa symétrie bilatérale devenant dès lors manifeste. Simultanément, les cellules ectodermiques poursuivent leur division. Il semble que ce soit également à ce moment qu'intervient la différenciation du mésoderme figuré par quatre cellules

apparaissant au niveau du blastopore et provenant vraisemblablement d'une première division des cellules endodermiques après la fermeture du blastopore et avant le morcellement du vitellus.

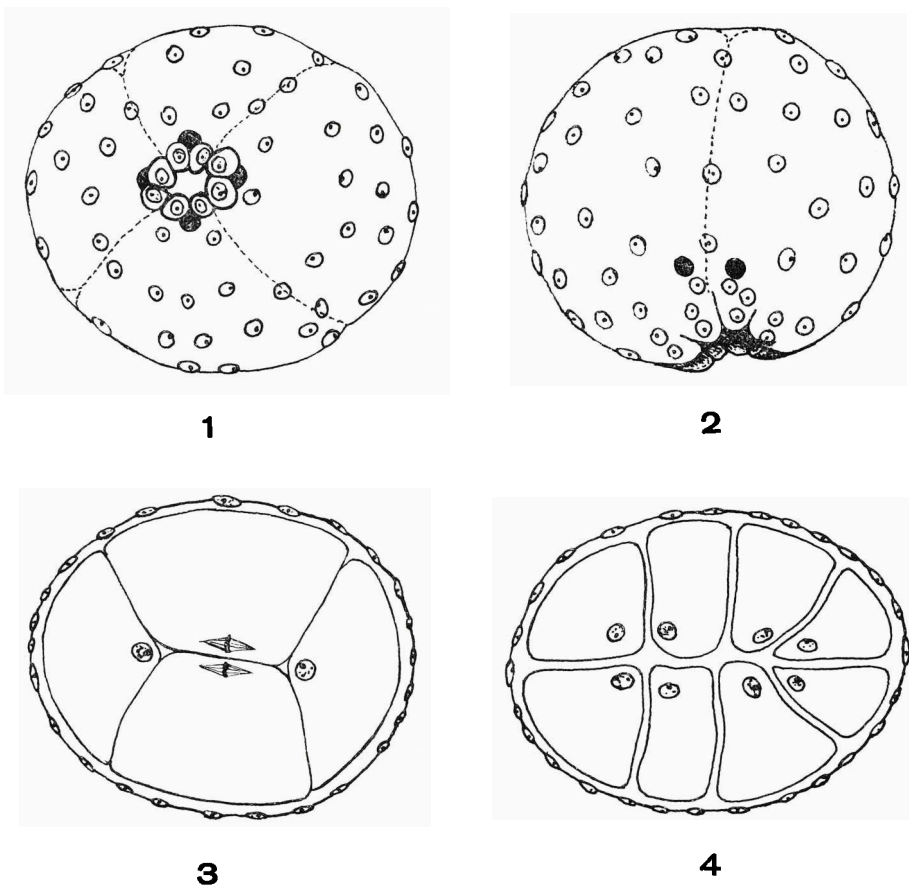


Fig. 4. *Sacculina carcini* Thompson. 1, gastrula vue par la face blastoporale (les noyaux des quatre macromères, vus par transparence, ont été représentés en noir); 2, gastrula vue de profil; 3, embryon vu en coupe optique, montrant la division d'un couple de macromères; 4, embryon vu en coupe optique, après une première division des quatre macromères.

Segmentations anormales. — Comme je l'ai mentionné en citant le travail d'Abric, il est non seulement fréquent d'observer des cas de segmentation aberrante dans des pontes dont l'ensemble évolue normalement, mais de plus il n'est pas exceptionnel de rencontrer, chez certains individus, une segmentation anormale affectant la totalité de la ponte. Dans ce cas, l'ano-

malie consiste principalement en une division des noyaux non suivie de cytodiérèse. Il en résulte la formation, à la surface de l'œuf, de plages de noyaux de tailles variables, dont les divisions deviennent bientôt anarchiques. Il ne semble pas qu'une régulation ultérieure intervienne et les embryons sont probablement voués à une dégénérescence plus ou moins rapide.

COMPARAISON AVEC *CHTHAMALOPHILUS DELAGEI* ET CONCLUSION

Le développement précoce de *Sacculina carcini* est rigoureusement du même type que celui de *Chthamalophilus delagei*. Non seulement la gastrulation est, dans les deux cas, épibolique, mais elle se réalise de la même façon, par l'élimination successive de quartettes de micromères qui, à leur tour, se divisent et finissent par envelopper complètement les quatre macromères, les noyaux de ces derniers subissant un refoulement progressif du pôle animal au pôle végétatif.

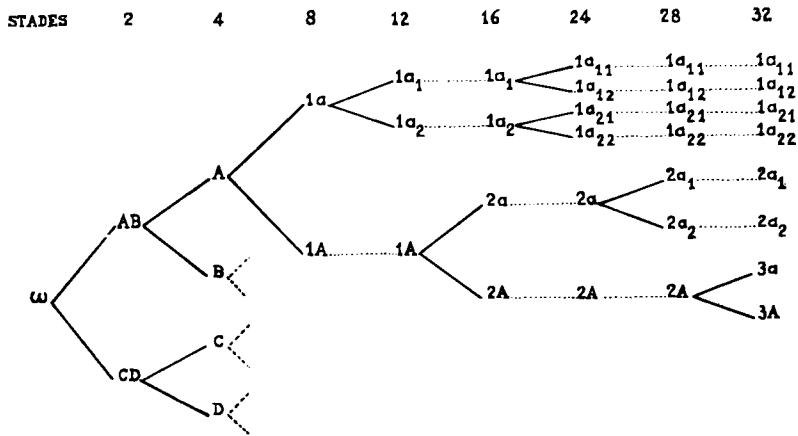


Fig. 5. Généalogie des blastomères jusqu'au stade 32, pour *Sacculina carcini* Thompson et *Chthamalophilus delagei* Bocquet-Védrine.

L'analogie est pratiquement parfaite jusqu'au stade 32 (fig. 5) auquel on parvient, pour les deux espèces, après émission de trois quartettes de micromères. La structure différente des œufs explique les divergences secondaires qu'on observe ultérieurement. Dans l'œuf de *Chthamalophilus*, le cytoplasme polaire est relativement beaucoup plus abondant; corrélativement, les micromères sont relativement beaucoup plus gros; les descendants des deux premiers quartettes constituent ainsi rapidement, au-dessus des macromères, une formation en super-structure dont l'aspect est assez différent de la nappe de petits blastomères qui s'étalent à la surface des macromères chez *Sacculina*.

Chez *Chthamalophilus*, le plan de symétrie bilatérale est indiqué dès le stade 12 et la différenciation antéro-postérieure apparaît immédiatement après le stade 32. Chez *Sacculina*, l'évolution des quatre quadrants de l'œuf semble identique jusqu'à la constitution de la gastrula, le problème de symétrie restant difficilement interprétable.

L'identité des premiers stades de segmentation de l'œuf, entre des espèces aussi éloignées que *Sacculina carcini* et *Chthamalophilus delagei*, crée une forte présomption en faveur d'une homogénéité du développement embryologique dans le groupe des Rhizocéphales tout entier. Ce fait n'a rien qui puisse surprendre chez des parasites aussi hautement spécialisés.

Cependant, chez *Thompsonia japonica* Häfele, et d'après la description malheureusement trop sommaire que Potts (1915) a donnée de quelques stades de segmentation de l'œuf, si la gastrulation est bien épibolique, l'endoderme ne serait représenté que par deux macromères. Si les observations de Potts se confirmaient, cette dernière particularité ne saurait constituer naturellement un obstacle majeur au rattachement de *Thompsonia* aux Rhizocéphales, mais elle marquerait, une fois de plus, l'originalité profonde de ce genre et manifesterait ainsi une dissidence évolutive beaucoup plus accusée que celle de *Chthamalophilus* par rapport aux Rhizocéphales classiques.

BIBLIOGRAPHIE

- ABRIC, P., 1904. Les premiers stades du développement de la Sacculine. C.R. Acad. Sc. Paris, vol. 139, pp. 430-432.
- BENEDEN, E. VAN, 1869. Sur le mode de formation de l'oeuf et le développement embryonnaire des Sacculines. C.R. Acad. Sc. Paris, vol. 69, pp. 1146-1152.
- , 1870. Recherches sur l'embryogénie des Crustacés. III. Développement de l'oeuf et de l'embryon des Sacculines (*Sacculina carcini*, Thomps.). Bull. Acad. Roy. Sc. Belgique, sér. 2 vol. 29, pp. 99-112, 599.
- BOCQUET-VÉDRINE, J., 1961. Monographie de *Chthamalophilus delagei* J. Bocquet-Védrine, Rhizocéphale parasite de *Chthamalus stellatus* (Poli). Cahiers Biol. mar., vol. 2, pp. 455-593.
- DELAGE, Y., 1884. Évolution de la Sacculine (*Sacculina carcina* Thomps.), Crustacé endoparasite de l'ordre nouveau des Kentrogonides. Arch. Zool. exp. gén., sér. 2 vol. 2, pp. 417-736, pls. 22-30.
- KRÜGER, P., 1940. Cirripedia. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs, éd. 2 vol. 5 sect. 1 pt. 3 no. 3, pp. 1-560.
- POTTS, F. A., 1915. On the Rhizocephalan genus *Thompsonia* and its relations to the evolution of the group. Carnegie Inst. Pap. Dept. Mar. Biol., vol. 8, pp. 1-32, pls. 1, 2.
- RAMULT, M., 1935. Observations on the embryonic and larval development in *Sacculina* in changed osmotic conditions of medium. Bull. Intern. Acad. Polon., vol. 2, pp. 87-109.
- SHIRASE, S. & R. YANAGIMACHI, 1957. The early development of *Peltogasterella socialis* Krüger (a Rhizocephalan). Zool. Mag. Tokyo, vol. 66, pp. 253-257.
- SMITH, G., 1906. Rhizocephala. Fauna und Flora des Golfes von Neapel, vol. 29, pp. 1-123, pls. 1-8.