



HAL
open science

POLARITÉ ET LATÉRALITÉ DES PLAQUES ÉPIDERMIQUES PALLÉALES CHEZ L'ADULTE DU CIRRIPÈDE VERRUCOMORPHE BATHYAL VERRUCA TRISULCATA

P Cals, J Cals-Usciati

► **To cite this version:**

P Cals, J Cals-Usciati. POLARITÉ ET LATÉRALITÉ DES PLAQUES ÉPIDERMIQUES PALLÉALES CHEZ L'ADULTE DU CIRRIPÈDE VERRUCOMORPHE BATHYAL VERRUCA TRISULCATA. *Vie et Milieu / Life & Environment*, 1991, pp.223-235. hal-03039941

HAL Id: hal-03039941

<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-03039941v1>

Submitted on 4 Dec 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

POLARITÉ ET LATÉRALITÉ DES PLAQUES ÉPIDERMIQUES PALLÉALES CHEZ L'ADULTE DU CIRRIPEÈDE VERRUCOMORPHE BATHYAL *VERRUCA TRISULCATA*

*Polarity and laterality of the palleal plates in the deep-sea adult
of the verrucomorph cirripedia, Verruca trisulcata*

P. CALS, J. CALS-USCIATI

Université Pierre et Marie Curie, Ontogénie et Evolution des Arthropodes,
12 rue Cuvier, 7500T Paris, France

VERRUCA
ÉPIGÉNÈSE
SENESTRALITÉ
PLAQUES PALLÉALES
SYMÉTRIE AXIALE EN MIROIR
MUTATIONS D'HOMÉOSE
BATHYAL

RÉSUMÉ – De nouvelles données, concernant les différentes plaques tégumentaires chez *Verruca trisulcata*, ont été obtenues par l'étude de cette espèce au microscope électronique à balayage. L'intérêt du polymorphisme de latéralité, connu depuis Darwin chez *V. stroemia*, est ainsi réactualisé. La calcification caractéristique des plaques primaires cypridiennes est maintenue jusqu'au stade adulte. Ce fait permet de déterminer le moment d'apparition de l'asymétrie et de la senestralité et de le situer à la fin du stade cypris. Le phénomène le plus étonnant est l'existence d'une symétrie approximative bipolaire, avec un axe transversal intermédiaire, comparable à la symétrie «en miroir» des mutants dicéphalique et krüppel de la *Drosophile*. La symétrie en miroir de *Verruca* affecte toute la longueur de l'animal, comme chez les mutants dicéphaliques, mais elle n'est probablement pas d'origine maternelle. Par ailleurs, sa réalisation épigénétique apparaît au cours de stades ontogénétiques métamorphiques et non pas chez l'embryon, comme chez les mutants krüppel de la *Drosophile*.

VERRUCA
EPIGENESIS
SINISTRALITY
PALLEAL PLATES
« MIRROR »-AXIAL SYMMETRY
MUTATIONS OF HOMEOSIS
DEEP-SEA

ABSTRACT – We have obtained, by the use of scanning electron microscopy, new data on the superficial pattern of integumental plates in *Verruca trisulcata*. The interest of dextral-sinistral polymorphism, known since Darwin for *V. stroemia*, is in this way renewed. The characteristic calcification of the cypridian primordial valves is always persisting in the adult stage, so that we are able to determine the time of the appearance of asymmetry and sinistrality at the end of the cypris stage. More astonishing is the existence of an approximate bipolar symmetry, with an intermediate transversal axis, different from the pattern of mirror-image of dicephalic and krüppel mutants of *Drosophila*. The *Verruca* mirror-image affects the whole length of the animal as in dicephalic mutants; it is probably not of maternal origin but an epigenetic realisation which appears in metamorphic stages of ontogenesis and not in the embryo as in krüppel mutants of *Drosophila*.

INTRODUCTION

Chez les Crustacés, les dissymétries peuvent être limitées aux pinces (hétérochélie des Décapodes), étendues à l'ensemble des métamères présentant parfois une torsion abdominale (Anomoures, avec les Bernard-l'Hermites), ou n'intéresser que les plaques de l'enveloppe constituée par la carapace (Cirripèdes Verrucomorphes). Ce dernier cas représente l'essentiel des variations structurales qui sont exposées dans ce travail.

Les polymorphismes de dissymétrie s'observent soit chez les stades successifs d'un même individu, soit parmi les populations d'une même espèce, ou encore, entre différents taxons (espèce, genre, famille). Chez les *Verruca*, le polymorphisme de latéralité se réalise au niveau des individus d'une même espèce. Malgré les possibilités d'analyses expérimentales et génétiques, aucun travail moderne, analogue à l'analyse de la senestralité de *Lymnaea peregra* (Freeman et Lundelius, 1982), n'est entrepris. L'existence de formes dextres et senestres parmi les *Verruca stroemia* de nos côtes

n'a apparemment pas retenu l'attention des expérimentateurs. Cependant, il s'agit d'une forme bien connue à Roscoff (Prenant et Teissier, 1923), où les installations de la Station biologique ont permis, depuis Y. Delage, l'obtention des cycles de développement métamorphiques complets, parfois extrêmement complexes, de Cirripèdes libres et parasites. La méconnaissance apparente de ce cas particulier de polymorphisme est d'autant plus étonnante qu'il est bien établi et représenté par une iconographie exemplaire par Charles Darwin (1854).

Le travail exposé dans cette note a pris naissance grâce aux matériaux récoltés par le navire océanographique *Thalassa*, matériaux provenant des fonds benthiques profonds du Golfe de Gascogne, au large de la Bretagne, lors d'une mission exploratoire dirigée par Louis Cabioch.

Les premières études morphologiques, réalisées au microscope électronique à balayage dans le service d'Accueil CNRS - Paris VI, nous ont directement confrontés au problème du polymorphisme de latéralité, le premier et le second individus observés étant respectivement dextre et senestre. La très grande précision de l'observation des structures des plaques palléales ainsi obtenue s'est révélée déterminante pour la réalisation d'un travail satisfaisant aux besoins actuels d'une connaissance moderne des Cirripèdes (Newman et Ross, 1971).

En dernière analyse, la description des plaques externes calcifiées concerne des morphogénèses distinctes et complémentaires de territoires épidermiques. Nous chercherons à montrer dans quelle mesure ces résultats peuvent être rapprochés des données actuelles se rapportant au polymorphisme superficiel de la cuticule des Arthropodes, surtout étudié chez la *Drosophile* (Garcia-Bellido, 1985; Gehring, 1985; Nüsslein-Volhard et Wieschaus, 1980; Postlethwait et Schneiderman, 1969).

I. POSITIONNEMENT DES AIRES CALCIFIÉES PALLÉALES

En fonction des modalités de mues et d'exuviation, les Cirripèdes libres présentent deux types cuticulaires : des structures souples qui sont abandonnées à chaque mue et des plaques calcifiées qui subsistent sur leur lieu de formation; chez ces dernières, l'addition d'une nouvelle strate concentrique, à chaque stade, se traduit par la présence d'un nombre de plus en plus grand de stries d'accroissement. A l'une des extrémités des plaques se trouve une aire ovale ou elliptique, appelée «primordial valve» par Darwin (1851, p. 22; 1854, p. 129), que nous nommerons plaque (ou valve) primaire.

Le mode de formation des plaques a été particulièrement bien établi chez un Pédonculé, *Scalpellum scalpellum* par Broch (1912, 1927). Darwin a remarqué que la calcification différente et incomplète de l'exosquelette épidermique, au niveau des plaques primaires, permet l'observation du réseau polygonal avec les limites particulièrement épaisses des cellules (1854, pl. XXX, fig. 3a).

Pour un positionnement strict et dans une aire topographique définie par des limites nettes, l'épiderme des Arthropodes peut présenter des ensembles de cellules groupées en disque, en anneau ou en ligne (droite ou incurvée). C'est le cas, chez les Insectes, des cellules épidermiques des larves de *Drosophila* et de *Ceratitis* (Cals-Usciat, 1972 a et b) et, chez les Crustacés, des grandes soies ou mégasètes (Cals et Cals-Usciat, 1986). Ces modalités se retrouvent dans les plaques épidermiques des Cirripèdes, au niveau desquelles les plaques primaires sont ellipsoïdales et les stries, rectilignes ou curvilignes (Fig. 1; Pl. I C et D).

Les repères d'orientation

Darwin établit comment, par une dissection simple, les rapports entre anatomie interne et plaques externes permettent de reconnaître les régions palléales antérieure et postérieure (1854, p. 3 à 8). Dans ce même travail, l'auteur met en évidence le fait fondamental, à l'origine de très nombreuses recherches sur les métamorphoses de fixation, à savoir la succession de deux types de larves : une larve planctonique crustacéenne, le nauplius (Müller, 1774 et 1776), suivie de la larve cypris qui, au début libre, se fixera ensuite sur un substrat (Burmeister, 1834; Spence-Bate, 1851). La rotation somatique antéro-postérieure qui change l'orientation de l'animal est une donnée classique (e.g. Schemain, Borradaile *et al.*, 1961).

La région antérieure de la carapace peut être déterminée soit par la position de la tête (et des antennules) cypridienne, soit par celle de l'adulte, qui a une position totalement inverse. Dans son dessin d'une forme dextre, Darwin (loc. cit.) se réfère à l'organisation cypridienne («the right hand scutum and tergum fixed, Pl. XXI, Fig. 1d»), la tête de l'adulte correspondant aux régions postérieures de la carapace (rostre, scutums); ceci se trouve parfaitement justifié par le fait que la carapace ne subit pas la rotation des métamères, qu'elle enveloppe avec leurs appendices. Le scutum postérieur sera donc identifié par l'attache du muscle adducteur, muscle unique chez les Lepodomorphes (Pédonculés) et les Verrucomorphes (Operculés) ou par sa proximité avec la région céphalique comprenant les pièces buccales. Les 6 paires de thoracopodes ont, en outre, les rames

cirriformes recourbées vers le scutum, les formes de ces rames étant différentes de l'avant vers l'arrière; enfin, vers le tergum, se trouvent les filaments caudaux et le tube pénien.

Une remarque essentielle s'impose : deux systèmes tégumentaires, celui des replis palléaux, avec leurs plaques, et celui des métamères thoraciques, différent non seulement par l'induration de leur squelette mais aussi par les processus de mor-

phogenèse qui peuvent affecter leurs caractères de polarité et de symétrie.

La carène et le rostre

Ces deux pièces participent toujours à la constitution des plaques pariétales. Le premier élément de dissymétrie qui se manifestera chez toutes les

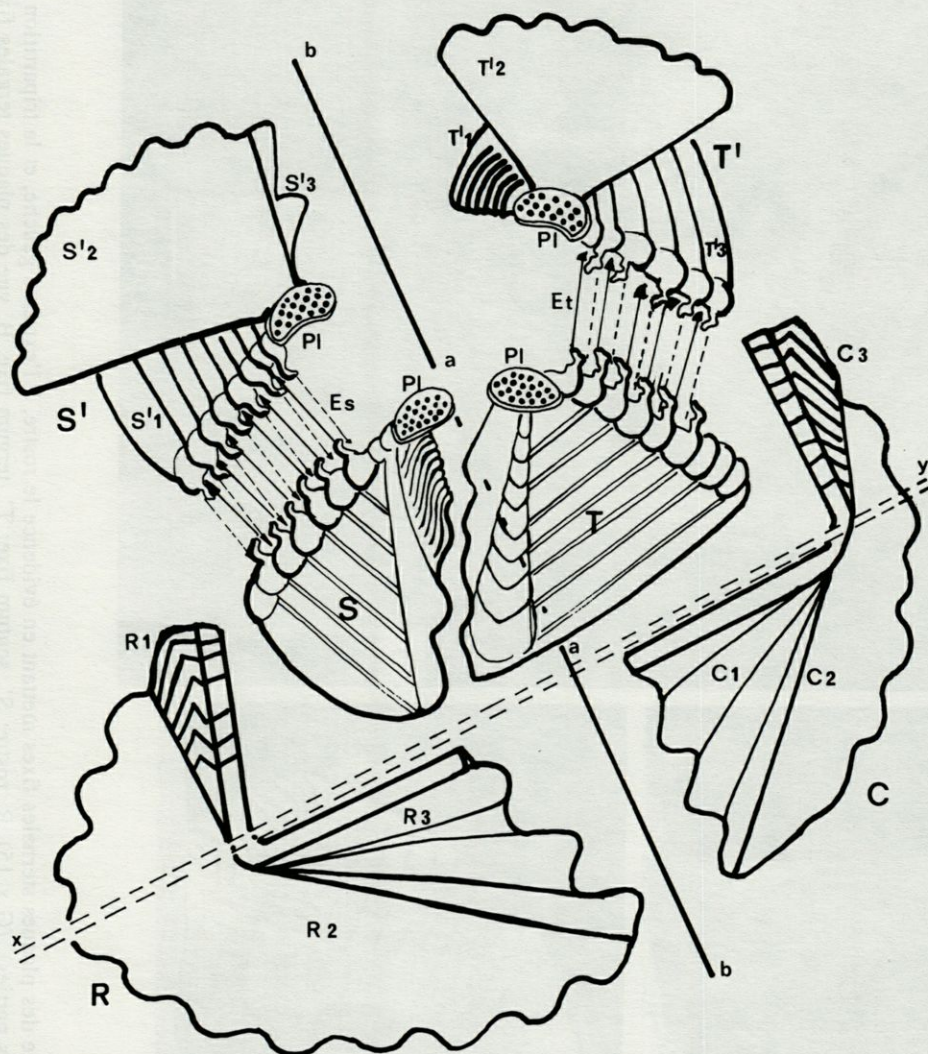
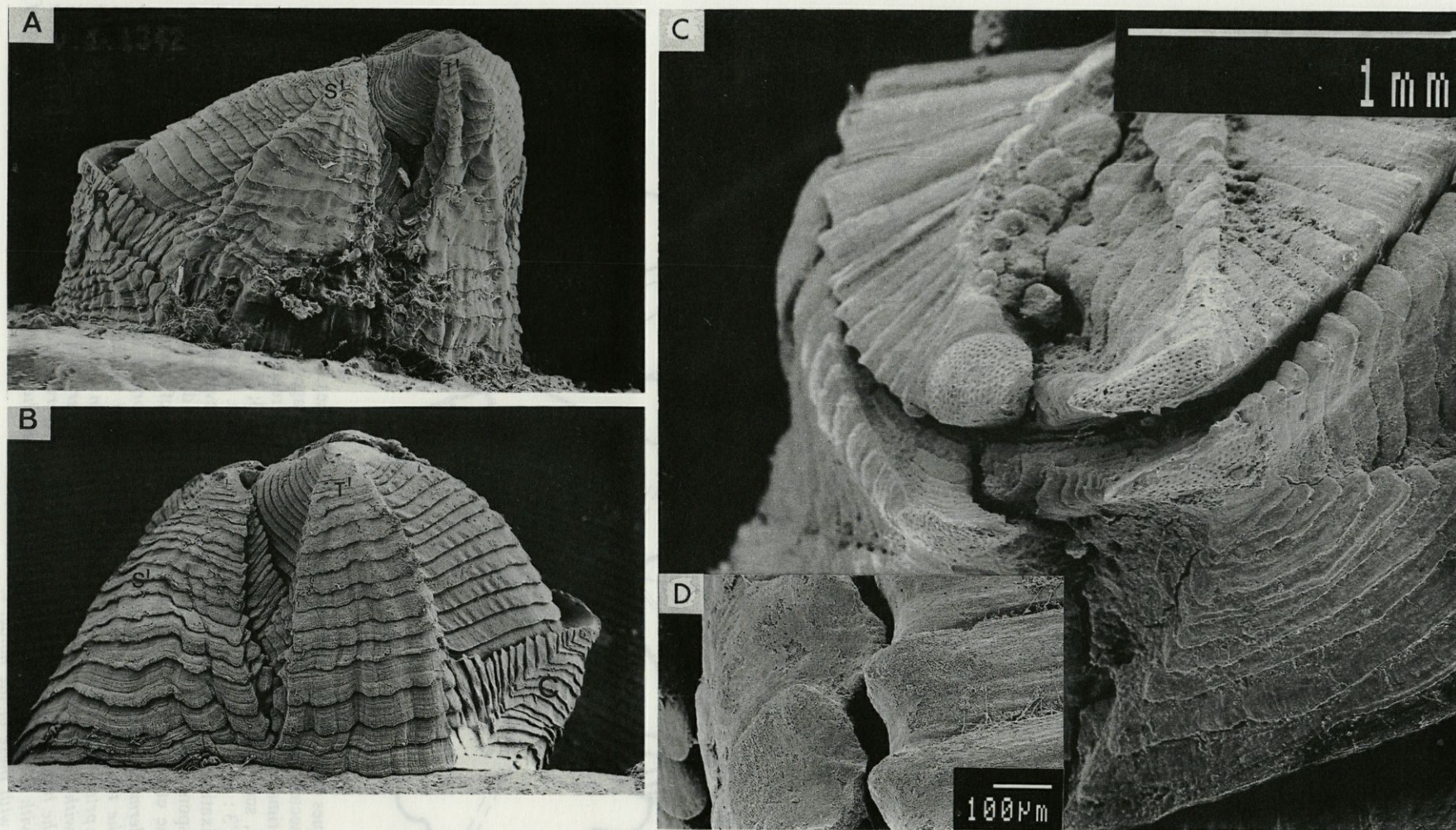


Fig. 1. — Schéma des plaques épidermiques des Cirripèdes Verrucomorphes. ab, axe de symétrie bipolaire; C, carène (postérieure) avec ses 3 secteurs : C1, C2, C3; Es, éléments d'engrenage interscutaux; Et, éléments d'engrenage intertergaux; Pl, plaques primaires («primordial valves» de Darwin); R, rostre (antérieur) et ses 3 secteurs : R1, R2, R3; S, scutum mobile; S', scutum fixe et ses 3 secteurs : S'1, S'2, S'3; T, tergum mobile; T', tergum fixe et ses trois secteurs : T'1, T'2, T'3; xy, axe de la charnière des plaques mobiles. Note : l'ouverture operculaire étant dirigée vers le haut (la base de fixation vers le bas) et les scutums vers l'observateur, la gauche et la droite de ce dernier définissent les côtés correspondants du Cirripède. La chiralité est établie d'après la latéralité du scutum et du tergum fixes; ici, ils sont à gauche et l'individu schématisé est donc senestre (cf. texte § II).

Relationship between epidermal palleal plates of Cirripedian Verrucomorphs. ab, bipolar axis of symmetry; C, (Posterior part) carina with the three (C1, C2, C3) sectors; Es, interscutal coaptation; Et, intertergal coaptation; Pl, primary plates (Darwin's «primordial valves»); R, (Anterior part) Rostrum with three sectors : R1, R2, R3; S, movable scutum; S', fixed scutum with three sectors S'1, S'2, S'3; T, movable tergum; T', fixed tergum with three sectors : T'1, T'2, T'3; xy, axis of the hinge of the movable operculum. Note : (Darwin, 1854, p. 8) «When a sessile Cirripede is held in the position... with the basis downwards and scuta towards the beholder, then the right and left sides of the Cirripede correspond with these of the holder».



Pl. I. — *Verruca trisulcata dextre*. A, vue des plaques sternales fixes mettant en évidence le rostre, à l'extrême gauche, et la tripartition du scutum fixe (se rapporter à la figure 2 pour les légendes des trois parties). (G x 15). R, rostre; S', scutum fixe; T', tergum fixe. B, vue des plaques tergaux fixes. Tendence à une symétrie bipolaire des scutums et tergum fixes par rapport à un axe transversal. (se rapporter à la figure 2). (G x 20). C, carène; S', scutum fixe; T', *Verruca* species adulte tergum fixe. C, vue des 4 valves primaires tergo-scutales. D, détail de l'engrenage caréno-tergal.

Right handed Verruca trisulcata. A, view of the fixed sternal plate. Emphasized rostrum at the left and tripartition of the fixed scutum (cf. legends of figure 2). (M x 15) R, rostrum; S', fixed scutum; T', fixed tergum. B, fixed tergal plates quasi bipolar symmetry of the fixed tergum and scutum with transversal axis (cf. figure 2) (M x 20). C, carina; S', fixed scutum; T', fixed tergum. Adult *Verruca* sp. C, view of the four tergo-scutales primordial valves. D, detail of the movable coaptation between carina and tergum.

formes, dextres et senestres, est révélé par le fait qu'une face (droite ou gauche) est entièrement carène-rostrale, avec une coaptation entre les deux pièces. Si *a* est le point supérieur de coaptation et *b* le point inférieur (Fig. 1), on peut définir un axe *ab* par rapport auquel on note une symétrie bipolaire, certes approximative, mais néanmoins curieuse et exceptionnelle. Le rostre et la carène présentent chacun trois secteurs, respectivement R1, R2, R3 et C1, C2, C3 (Fig. 1). La coaptation se situe entre R3 et C1; ces secteurs montrent une symétrie imparfaite par rapport à l'axe transversal *ab*. La sinuosité de la coaptation est un élément de dissymétrie.

La quasi symétrie réside dans le fait qu'à chaque sous-secteur de R3 correspond un sous-secteur de C1 et que ces sous-secteurs rayonnent en divergeant à partir d'une même zone apicale. Ces points, situés sur l'axe de la charnière *xy* (Fig. 1), sont approximativement symétriques par rapport à *ab*. En outre, la symétrie apparente entre les deux observations réalisées au microscope électronique à balayage, l'une avec le « coin » rostral à gauche de la photographie (Pl. I, A), l'autre avec le « coin » carénal à droite de la photographie (Pl. I, B), se révèle par une certaine ressemblance entre le secteur R1 (à l'extrême gauche, Fig. 1) et le secteur C3 (à l'extrême droite, Fig. 1).

Cette impression de symétrie est accentuée par certaines équivalences entre les pièces fixées, scutale et tergale, dont nous allons aborder l'étude.

Les pièces scuto-tergales et l'opercule

Entre les bords occlusifs, qui séparent l'ensemble fixe (S' + T', Fig. 1), et l'ensemble mobile, ou operculaire (S + T, Fig. 1), est ménagée l'ouverture, capable de s'agrandir pour laisser sortir le corps de l'animal.

4 alignements d'engrenage interscutaux et intertergaux (respectivement Es et Et, Fig. 1) assurent le verrouillage et le déverrouillage de l'opercule (ensemble scuto-tergal mobile). Le détail des éléments d'engrenage comporte des structures complexes, qui ne semblent pas avoir été interprétées jusqu'ici. Les possibilités du M.E.B. ont été exploitées pour que la base de l'individu soit orientée de diverses façons, l'engrenage étant observé sous différents angles, jusqu'à obtenir le détail de cette structure (Pl. I, D). Exagéré très schématiquement (Fig. 1), ce détail met en évidence que chaque élément verrouilleur-déverrouilleur présente une avancée avec un creux supérieur et une bosse inférieure (Pl. I, D). L'ensemble réalise un engrenage mutuel, représenté par 2 systèmes de flèches (Fig. 1, Es et Et), rappelant le fonctionnement d'une fermeture « Eclair », laquelle fonctionne, cependant, sans curseur et doit comporter, d'une part, un tassement de la char-

nière pour que les éléments se verrouillent et, d'autre part, un écartement pour qu'ils se dégagent afin de permettre la mobilité de l'opercule.

Les autres structures de l'opercule ne sont pas nouvelles. Nous avons conservé les symboles et les légendes de Darwin (1854) pour les explications de la figure 1. A l'apex des deux scutum et des deux tergum sont figurées les aires elliptiques perforées correspondant aux plaques primaires (Fig. 1; Pl. I, C), qui se sont formées sous les valves de la carapace de la larve cypris. Leur étude sera reprise plus loin pour déterminer l'époque d'apparition des dissymétries palléales.

Avant l'utilisation du microscope électronique à balayage, performant dans ce cas, plus par la mise en évidence des reliefs et par son pouvoir de séparation que par les grossissements, plutôt faibles, la subdivision du scutum et du tergum en 3 parties (respectivement S'1, S'2, S'3 et T'1, T'2, T'3, Fig. 1 et 2) n'avait pu être établie. Si les aires S'3 et T'1 sont dissymétriques car elles correspondent à la zone de coaptation, une symétrie partielle d'ordre bipolaire par rapport à l'axe *ab* est à nouveau notée, S'2 étant semblable à T'2 et S'1 à T'3 (fig. 2). Nous n'examinerons pas tous les points structuraux qui relèvent d'une redéfinition systématique. Nous insisterons néanmoins sur la particularité de l'aire T'1 qui se trouve en haut et en avant chez les formes senestres (partie gauche du tergum - Pl. I, A et B; fig. 2, B) et au niveau de laquelle se retrouvent, pour les scutum et tergum fixes, des éléments de symétrie partielle s'ajoutant aux symétries déjà rencontrées pour la carène et pour le rostre.

II. LES FORMES DEXTRES ET LES FORMES SENESTRES

Verruca trisulcata

En comparant les 2 individus de la planche II, il ne faut pas penser être en présence de 2 espèces différentes, la première avec un scutum operculaire plus petit que le tergum mobile (Pl. II, A et B), la seconde avec un scutum mobile plus grand que le tergum de l'opercule (Pl. II, C et D). En fait, le scutum de l'ensemble operculaire est toujours plus petit; en le soulevant avec une lame, on trouve les muscles adducteurs soit à gauche (Pl. II, A et B), soit à droite (Pl. II, C et D). La tête cypridienne étant à l'opposé de ces muscles, l'individu représenté, par les photographies A et B est senestre et l'individu représenté par les photographies C et D est dextre.

Le scutum est plus petit et plus pointu que le tergum, qui est plutôt quadrangulaire. Les aires S'1, S'2, S'3, T'1, T'2, T'3 sont identiques dans

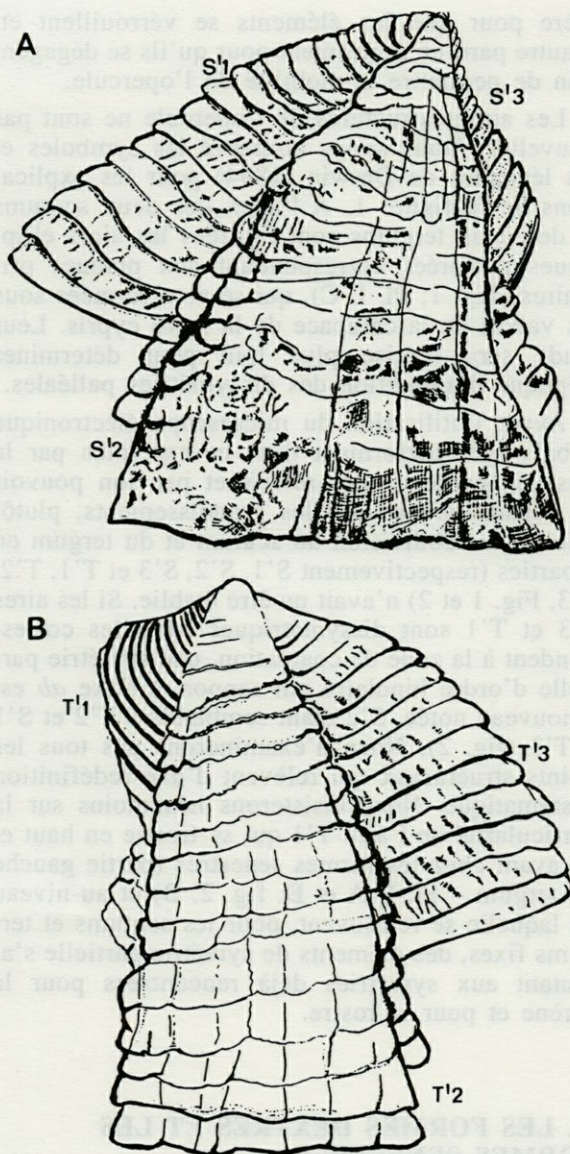


Fig. 2. — *Verruca trisulcata*. Tripartition du scutum fixe (A = S'1, S'2, S'3) et du tergum fixe (B = T'1, T'2, T'3) d'un individu dextre. La partie gauche du scutum fixe (S'1) est presque symétrique de la partie droite du tergum fixe (T'3) par rapport à un axe transversal.

Verruca trisulcata. Right handed specimen with tripartition of the fixed scutum (A = S'1, S'2, S'3) and of the fixed tergum (B = T'1, T'2, T'3). The left part of the fixed scutum (T'3) are quasi-symmetrical in relation with a transversal axis.

les deux cas, notamment les aires T'1, caractérisées par les arcs de cercle concentriques, éléments dirigés vers la bouche de l'adulte et qui sont les meilleurs repères d'orientation permettant de contrôler que les photographies de la planche I représentent bien 2 individus senestres examinés sous des angles différents.

Un détail du scutum mobile est également déterminant. La « strie articulaire » supérieure présente des sillons plus fins que partout ailleurs

avec, en outre, un angle terminal; on l'observe nettement sur la gauche d'un individu senestre (Pl. II, A), détaillé et toujours à gauche, modifié dans son apparence par un léger changement d'orientation du porte objet du microscope électronique à balayage (Pl. II, B; même individu que II, A).

Autres espèces

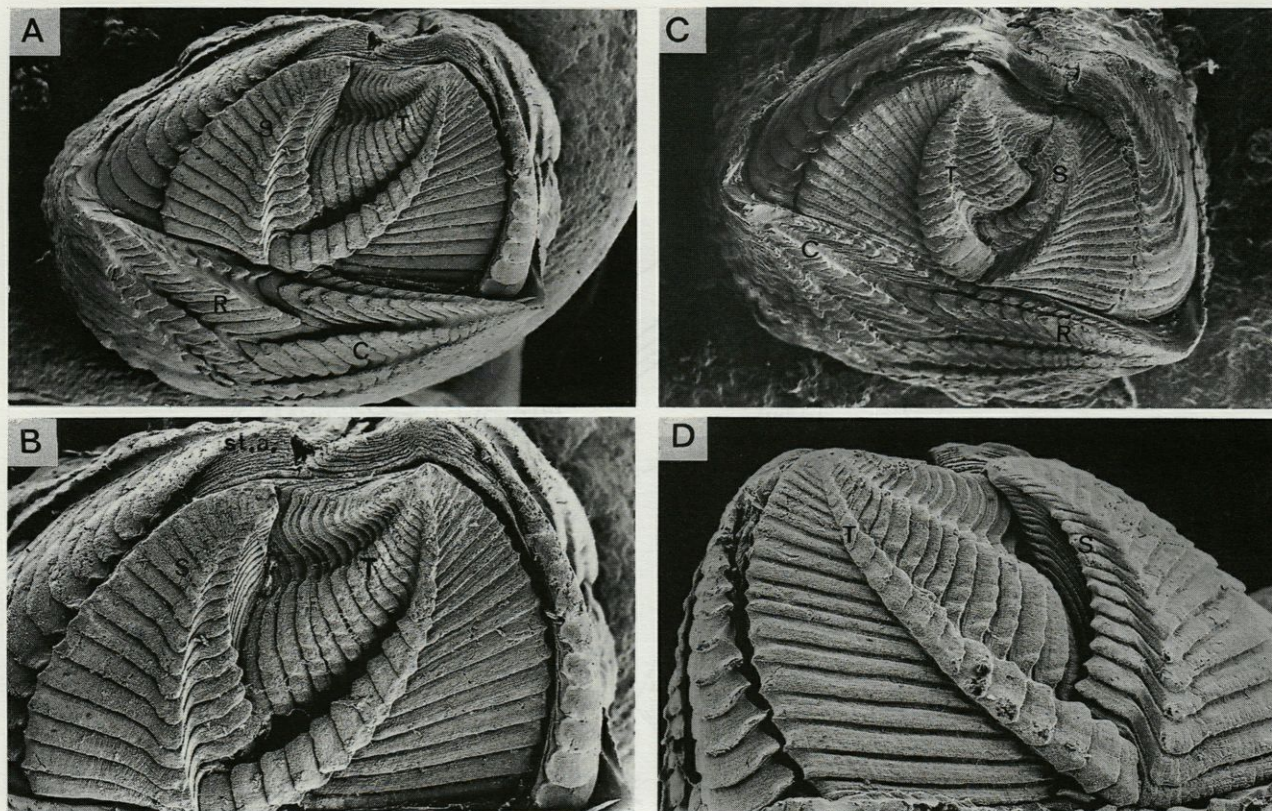
Le seul ouvrage comportant, dans l'introduction, une définition des formes dextres et senestres reste celui de Darwin (1854, p. 8 : « When a sessile Cirripede is held in the position... with the basis downwards and scuta towards the beholder, then the right and left sides of the Cirripede correspond with those of the holder »).

Darwin indique que le nombre d'individus dextres est équivalent à celui des individus senestres chez *V. stroemia* et que les spécimens dextres sont considérablement plus nombreux que les spécimens senestres chez *V. laevigata*. Par contre, cet auteur ne donne aucune indication au sujet de *V. prisca* et de *V. spengleri*.

Les cas de dextralité sont régulièrement signalés pour les récoltes du « Talisman » (Gravel, 1902). De nombreux individus ont été trouvés seulement pour l'espèce *V. striata*, avec approximativement autant d'individus gauches que d'individus droits. Chez 3 autres espèces, *V. radiata*, *V. trisulcata* et *V. recta* (= *linearis*), n'ont été récoltés que 2 individus, l'un senestre, l'autre dextre.

La drague à large ouverture dentée, utilisée à la Station biologique de Roscoff et sur le navire océanographique « Thalassa », est une très grande drague Boillot, à bord d'attaque modifié et à poche de juste doublée par un maillage en anneau. Elle a permis de récolter plus d'une dizaine de *V. recta* et plusieurs dizaines de *V. trisulcata*. Les deux « formes », droite et gauche, sont représentées en nombre égal chez ces espèces.

Les Cirripèdes ont été récoltés sur des débris de squelettes de coraux, de Mollusques et même sur un Gastéropode vivant, mais, surtout sur des petits galets (tillites) déposés à la fin des dernières glaciations (Auffret comm. pers.). Les tillites peuplées par des *Verruca* ont de 0,5 à 7 cm; certaines ont 3 mm d'épaisseur avec 2 faces planes, d'autres sont sphériques comme une noisette de 1 cm de diamètre, les plus longues sont digitiformes. Aucune particularité de substrat ne peut être associée à une des formes étudiées. Le mode de fixation de la larve, la nature du substrat ne peuvent, dans les conditions actuelles, être mises en cause.



Pl. II. A et B. – Forme senestre de *Verruca trisulcata*. Vue d'ensemble des plaques mobiles, de la carène et du rostre (A). (G x 15). Détail des plaques mobiles : scutale (à gauche) et tergale (à droite). (B) (G x 25). C et D = forme dextre de *Verruca trisulcata*. Vue d'ensemble des plaques mobiles, de la carène et du rostre (C) (G x 13). Détail des plaques mobiles : scutale (à droite) et tergale (à gauche) (D) (G x 30). C, carène; R, rostre; S, scutum mobile; st.a., stries articulaires; T, tergum mobile.

A & B. Left-handed specimen of *Verruca trisulcata*. General view of the movable plates with the carina and the rostrum (A) (M x 15). Details of the movable plates : scutum at the left, tergum at the right (B) (M x 25). C & D, right-handed specimen of *Verruca trisulcata*. General view of the movable plates with the carina and the rostrum (C) (M x 13). Details of the movable plates : scutum at the right, tergum at the left (D) (M x 30). C, carina; R, rostrum; S, movable scutum; St. a., articular striae, T, movable tergum.

III. MÉTAMORPHOSES. APPARITION DE LA DISSYMMÉTRIE

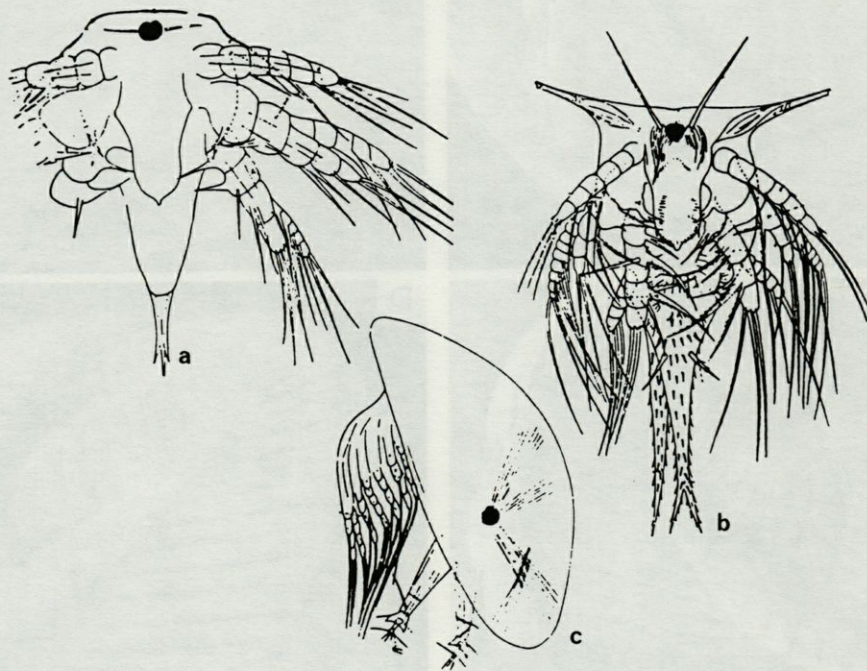
Les figures des premiers stades larvaires de *Verruca* sont reproduites dans cette note (fig. 3A). [Nous avons pu bénéficier de la collection personnelle de tirés-à-parts de Mr. Th. Monod. Par ailleurs, les thèses anciennes importantes, comme celle de Nilsson-Cantell (1921) se trouvent à la bibliothèque de la Station biologique de Roscoff]. Elles permettent de mieux saisir les transformations de symétrie qui accompagnent l'évolution ontogénique menant des formes larvaires planctoniques, symétriques, aux formes adultes benthiques, asymétriques. Deux phénomènes s'établissent lors de la morphogenèse imaginaire des *Verruca*, la réalisation d'une symétrie bipolaire axiale approximative et l'asymétrie dextre ou senestre.

La symétrie bipolaire de *Verruca* est comparable aux morphogenèses en miroir de la *Drosophile*, même si dans le premier cas le miroir est défor-

mant. Les notions de détermination de populations cellulaires en fonction de leur positionnement topographique (Postlethwait et Schneiderman, 1969), l'obtention de mutants avec des symétries en miroir (Nüsslein-Volhard et Wieschaus, 1980; Gehring, 1985), les effets de position marginale (Garcia-Bellido, 1968) peuvent être évoqués.

La dissymétrie gauche-droite au sein d'une même espèce implique des comparaisons avec le cas le plus classique, celui du gastéropode d'eau douce, *Limnaea peregra* Müller, 1774, découvert à la même époque que *Verruca stroemia* (O.F. Müller, 1776; appelé alors *Lepas stroemia*). La découverte du polymorphisme de dextralité semble avoir été faite plus tôt pour *Verruca* (Darwin, 1854) que pour les Limnées (Taylor, 1891; Nelson, 1901 a et b; Trechmann, 1906; Hutton, 1919) pour lesquelles existe une étude des variations à l'échelle mondiale (Hubendick, 1951). Les expériences génétiques ont également débuté relativement tôt (Hargreave, 1919; Boycott et Diver,

3A



3B

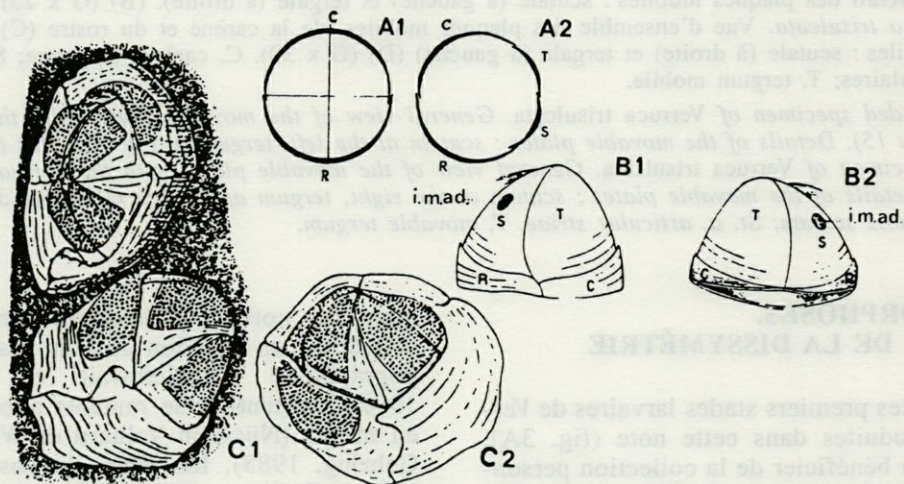


Fig. 3. — A, formes larvaires de *Verruca stroemia*, O.F. Müller, d'après Nilsson-Cantell (1921). a et b = larve Nauplius (respectivement stades I et II); c = larve Cypris. B, formation et persistance des valves primaires et de la dissymétrie caréno-rostrale. A, Diagrammes d'après Gruvel (1903); A1, base d'une *Verruca* très jeune symétrique; A2, *Verruca* adulte dissymétrique; B, *Verruca striata* d'après Gruvel (1902); B1, face droite avec une coaptation rostro-carénale; B2, face gauche du même stade où rostre et carène sont séparés; C (C1 & C2), formation des plaques primordiales chez *Verruca stroemia* (d'après Broch, 1927). Même légende que fig. 1. i.m. ad. = insertion du muscle adducteur.

A, larval stadiums (a & b = nauplius I & II, c = cypris from Nilsson-Cantell (1921) of *Verruca stroemia*, O.F. Müller. B, Formation and remaining of the primordial valves with appearance of the careno-rostral dissymetry. A, Gruvel's diagram (1903); A1, basis of a very young symmetrical *Verruca*; A2, old dissemetrical *Verruca*; B, *Verruca striata* (from Gruvel, 1902); B1, rostro-carrenal coaptation in the right part; B2, separated rostrum and carina in the left side of the same animal; C (C1, C2), formation of the primordial valves in *Verruca stroemia* (from Broch, 1927). Same legends as in the figure 2, except i.m. ad = insertion of the adductor muscles.

1923; Boycott *et al.*, 1930; Diver *et al.*, 1925), pour trouver une solution quasi définitive (Sturtevant, 1923).

La seule étude expérimentale de *Verruca* se limite à l'élevage d'une espèce : *V. stroemia* pour l'étude du développement larvaire, *V. stroemia* étant la seule espèce reconnue au voisinage des laboratoires européens où elle a été étudiée, essentiellement en Angleterre et en Scandinavie (Broch, 1912, 1924; Nilsson-Cantell, 1921, 1978; Pyefinch, 1948; Runnström, 1925; Barnes, 1958).

L'ontogenèse comporte 6 stades naupliens totalement planctoniques, suivis par une larve cypris bivalve qui n'est planctonique que dans un premier temps avant de se fixer pour amorcer la métamorphose de fixation liée à une adaptation à la vie benthique (Bassindale, 1936).

La réalisation de la dissymétrie serait très tardive, succédant à de nombreuses phases où les individus ont une symétrie bilatérale. Les phénomènes essentiels doivent aboutir à la mise en place, médio-dorsalement, de l'ouverture palléale, à l'emplacement de la zone initialement occupée par la charnière des valves cypridiennes. Deux systèmes épidermiques distincts subissent des transformations complémentaires. Le système périphérique palléal ne présente pas de rotations connues, il sera dissymétrique. Les métamères somatiques centraux resteront symétriques, tout en subissant une rotation nécessaire pour que les appendices de l'adulte, en passant à travers la nouvelle ouverture palléale, puissent collecter les éléments nutritifs en suspension dans l'eau recouvrant l'animal.

L'ensemble ovocytaire de *Lymnaea peregra* présente également un système périphérique de 6 à 9 cellules folliculaires dont l'agencement identique chez les formes dextres et senestres n'influe d'aucune manière sur la chiralité, tout en déterminant la polarité et la dorso-ventralité de l'élément ovocytaire central (Ubbels *et al.*, 1969). Dans ce cas, la chiralité des œufs senestres peut être inversée si l'ooplasmé d'une forme dextre est injecté précocement, avant la formation du deuxième globule polaire (Freeman et Lundelius, 1982).

Comme *Lymnaea peregra*, les *Verruca* sont hermaphrodites, avec une possibilité d'autofécondation. Les variations des Lymnées sont locales, avec des proportions variables entre les nombres de chaque forme, le rapport des formes dextres sur les formes senestres n'étant égal à un que dans quelques croisements expérimentaux. Le polymorphisme de chiralité semble général chez des espèces de *Verruca* réparties dans le monde entier avec un rapport d'égalité entre les 2 formes restant à déterminer de façon stricte.

Les stades naupliens (Fig. 3A) sont parfaitement symétriques. Au premier stade la carapace

est plane et ne se remarque que par les cornes frontales et l'appendice caudal (Fig. 3A, a); c'est au 4^e stade qu'elle apparaît, nettement démarquée des métamères somatiques (Nilsson-Cantell, 1921). Ce n'est qu'au stade cypris que la carapace se replie selon la ligne médio-dorsale et forme la charnière d'un ensemble palléal bivalve.

Les premiers signes relatifs à l'apparition de l'asymétrie sont mis en évidence par Gruvel (1903, fig. 1) sous forme de 2 diagrammes suggérant que la jeune *Verruca* a d'abord une muraille constituée de 2 seules plaques – carène et rostre – présentant une double symétrie médio-sagittale et transversale, avec un axe *ab* idéal. Puis, la carène et le rostre perdent leur coaptation, d'un seul côté, en un point central où le scutum fixe et le tergum fixe participent à la formation de la paroi latérale (Fig. 3B, A₁ A₂). Ces diagrammes sont illustrés par deux vues latérales d'un spécimen montrant que, très tôt, le scutum mobile est plus petit que le tergum mobile (Gruvel 1902, fig. 18), (fig. 3B, B₁ B₂).

L'aspect des plaques calcaires en formation dans les valves primaires apparaît différent suivant les groupes de Cirripèdes. Ces plaques sont homogènes chez les Balanomorphes (Runnström, 1925), perforées chez les Lepadomorphes (Broch, 1927) et les Verrucomorphes (Runnström, 1926; Broch, 1927). Ce point de morphogenèse tégumentaire confirme la conclusion de Darwin, lequel considère *Verruca* comme appartenant à un groupe intermédiaire qui montre une convergence de forme avec les Balanes, mais dont les structures anatomiques, notamment le système musculaire, sont assez proches de celles des Lepadomorphes (Darwin, 1854; p. 129). Les affinités entre Lepadomorphes et Verrucomorphes se retrouvent donc également dans des processus de morphogenèse tégumentaire.

Entre des secteurs épidermiques adjacents strictement définis dans leur position et aux limites nettement marquées, des phénomènes très différents se produisent, comme dans les compartiments épidermiques de la *Drosophile* (Garcia-Bellido *et al.*, 1973). L'induration des plaques se manifeste soit par un simple brunissement, soit par une calcification. Dans les régions qui sont à la fois pigmentées et dépourvues de plaques, le réseau épidermique n'est pas apparent, alors qu'un réseau cellulaire hexagonal de grandes cellules (de « 1 à 2/6 000^{ème} de pouce de diamètre ») a été observé durant toute la période précédant la calcification (Darwin, 1854, pl. 30, fig. 3a). Ce fait se produit uniquement dans 5 plaques : la carène, les 2 scutums et les deux tergums (Darwin, 1854, p. 129). Les observations de Darwin concernent *Lepas*. Chez *Verruca* elles ont été corroborées uniquement chez l'espèce *V. stroemia* par Runnström (1926) et Broch (1927), (fig. 3B, C₁ & C₂).

Les performances du microscope électronique à balayage nous ont permis de visualiser ces plaques chez les adultes, suivant un axe d'observation passant par le point d'intersection des 4 valves scutales et tergaux (pl. I C). Ceci étant établi, il sera aisé de les rechercher chez d'autres espèces. Par contre, à notre connaissance, il ne semble pas exister d'observations antérieures similaires. Chez les individus de *V. trisulcata* légèrement érodés nous n'avons pu observer qu'une ou deux aires perforées abrasées. Cependant, chez une espèce non encore identifiée, *V. sp.* la conservation des 4 valves de formes différentes et complémentaires permet d'établir l'époque d'apparition d'une double dissymétrie, antéro-postérieure et gauche-droite.

Durant le développement, 2 phases se succèdent donc, au cours desquelles la symétrie des scutums et tergums fixes se modifie par rapport à l'axe transversal. Dans un premier temps, chez la larve cypris, ces 2 pièces sont asymétriques. Cette asymétrie persistera par la suite le long des lignes de coaptation alors que les régions latérales auront tendance à acquérir une symétrie en miroir par rapport à un axe transversal. Ce type de symétrie est extrêmement rare. Elle est surtout connue chez des mutants léthaux de la *Drosophile*, dicéphalique (Lohs-Schardin, 1982) et Krüppel (Nüsslein-Volhard et Wieschaus, 1980). D'après ces auteurs, les symétries en miroir ont une origine soit maternelle pré-zygotique, soit post-zygotique. Par ailleurs, elles intéressent une partie ou la totalité du corps.

Autant que l'étude préliminaire descriptive de ce genre le permet, on peut dire que les symétries en miroir de *Verruca* présentent une combinaison originale des caractères des mutants de segmentation de la *Drosophile*. Le type dicephalic montre une symétrie se rapportant aux deux extrémités; c'est le cas de *Verruca*. Il concerne une modification du génome maternel se manifestant, dans l'ovaire, par une bipolarisation anormale des cellules nourricières et l'existence d'un œuf dicéphalique portant un micropyle à chaque pôle (Lohs-Schardin, 1982). Par contre, la mutation krüppel, qui apporte au mutant une symétrie en miroir uniquement dans la région post-céphalique, a un déterminisme post-zygotique indépendant du génome maternel (Nüsslein-Volhard et Wieschaus, 1980).

La manifestation tardive de la symétrie transverse de *Verruca* pose le problème d'une épigénie à contrôle génétique post-mitotique. Sachant, d'une part, que l'initiation de la formation des valves suit la fixation de la cypris et, d'autre part, que l'obtention d'insectes à 2 abdomens est provoquée par une centrifugation des œufs (cas des Chironomes et des Orthoptères, rapprochés des mutants dicéphaliques par Lohs-Schardin, 1982) des modifications expérimentales de la polarité des cypris n'apparaissent pas impossibles.

Enfin les coaptations entre les marges adjacentes des territoires épidermiques des valves, notamment les engrenages inter-scutaux et inter-tergaux, posent le problème des influences réciproques de deux limites adjacentes. L'influence réciproque de cellules marginales de 3 souches cultivées conjointement *in vivo* (cellules de pattes sauvages, d'antennes homéotiques, d'antennes sauvages, Garcia-Bellido, 1968) a montré que les cellules homéotiques peuvent transformer les cellules sauvages voisines. Des influences marginales, dans des populations non clonales (Postlethwait et Schneiderman, 1969), pourraient être en cause dans les phénomènes de coaptation relativement simples de *Verruca*.

Les résultats des recherches similaires à celles de Postlethwait *et al.* (1969) ont étendu la notion de la détermination d'une population cellulaire, non pas en raison de son appartenance à une même ascendance clonale, mais en fonction de sa localisation dans un ensemble polyclonal. Le destin d'une population cellulaire dépend ainsi de sa position. Dans l'ensemble scuto-tergal cypridien, 4 sous-ensembles de position peuvent être désignés 1, 2, 3, 4, dans le sens de rotation des aiguilles d'une montre (fig. 4). Comment, à partir d'un ensemble palléal homogène de la cypris, les cellules se regroupent-elles pour former des ensembles autonomes? On peut envisager une différenciation génétique à la suite de laquelle des cellules, marquées génétiquement d'une manière identique, se regroupent entre elles (Garcia-Bellido et Lewis, 1976).

Les cellules d'un même quadrant operculaire verraient leur destinée morphogénétique déterminée par leur localisation topographique. Le schéma du destin des quadrants S, S'-T, T' (fig. 4) ne montre qu'une détermination partielle en fonction du positionnement. En effet, si les quadrants antérieurs (1, 2) donneront toujours des scutums et les quadrants postérieurs (3, 4) toujours des tergums, le même quadrant peut avoir des destinées différentes. Ainsi, le quadrant 1 pourrait donner T ou T', le quadrant 2, T' ou T, le quadrant 3, S ou S' et enfin le quadrant 4, S' ou S. Ce fait provient de la nature dextre (fig. 4, DT) ou senestre (Fig. 4, ST) des quadrants 1, 2, 3, 4 qui divisent le sommet du manteau de la cypris.

La richesse des problèmes taxonomiques devrait pouvoir intéresser les morphogénéticiens.

D'une façon volontairement simplifiée, on peut distinguer trois systèmes à comparer : le complexe folliculo-ovocytaire de la Limnée, celui de la *Drosophile* et l'ensemble palléo-métamérique des *Verruca*.

Dans chacun des cas, des rapports entre les cellules peuvent déterminer une polarité, qui peut être limitée à un seul élément du système, ou qui peut se retrouver dans deux systèmes.

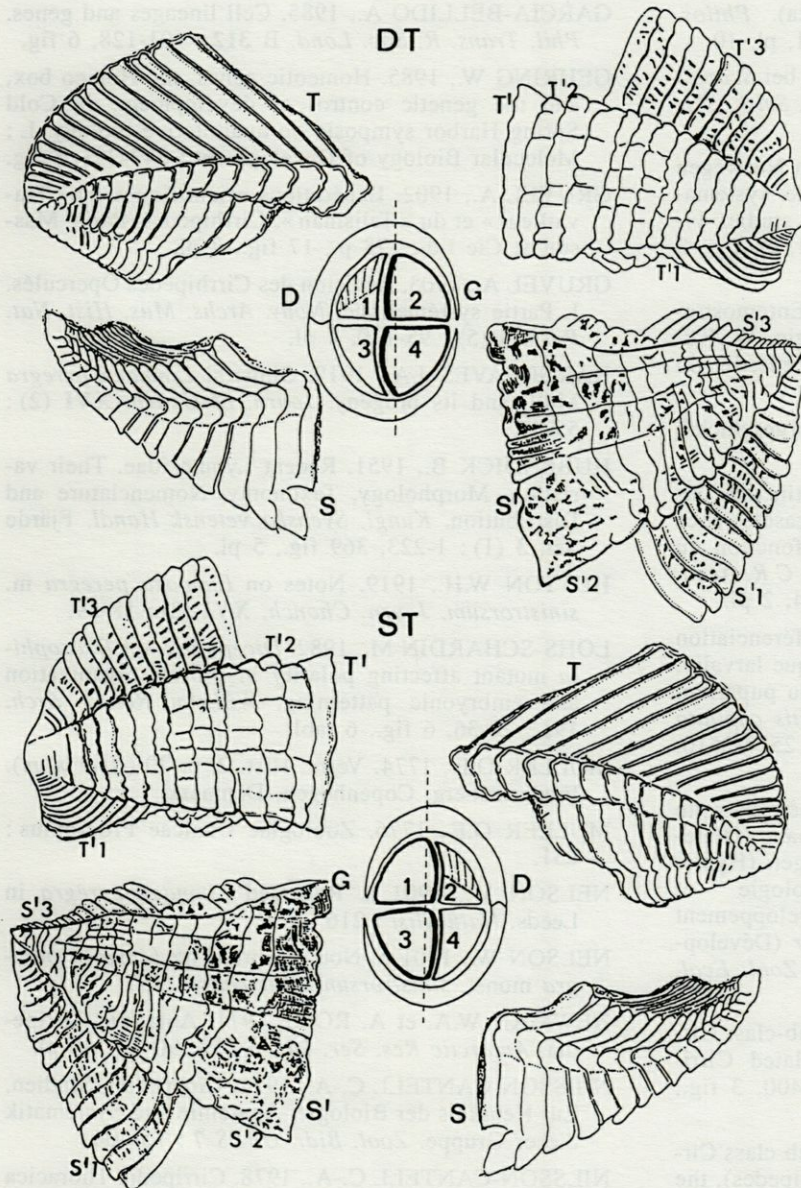


Fig. 4. — Origine des tergums et des scutums mobiles (T et S) et fixes (T' et S') à partir des différentes aires dorsales de la larve cypris (1, 2, 3, 4) chez les formes dextres (DT) et senestres (ST). D, côté droit; G, côté gauche; S, scutum mobile; S'1, S'2, S'3, secteurs des scutums fixes; T, tergum mobile, T'1, T'2, T'3, secteurs des tergums fixes.

Origin of the movable (T & S) and fixed (T' & S') tergum and scutum from the cypridian dorsal areas (1, 2, 3, 4) in right handed (DT) and left handed (ST) animals. D, right side; G, left side; S, movable scutum; S'1, S'2, S'3, areas of the fixed scutum; T, movable tergum; T'1, T'2, T'3, areas of the fixed tergum.

Tenant compte des variations expérimentales d'ordre embryologique réalisées chez la Limnée, de l'exploitation génétique des mutations de polarité et de segmentation de la *Drosophile*, il convient d'envisager les modalités expérimentales, calquées sur les précédents modèles ou originales, qui permettront l'étude des *Verruca*.

Les faits essentiels établis concernent la persistance possible des plaques post-cypridiennes dissymétriques chez l'adulte, la confirmation de l'époque de mise en place de la latéralité après la fixation cypridienne.

REMERCIEMENTS — Les auteurs expriment leurs vifs remerciements à M. L. Cabioch, qui leur a fourni le matériel et à Mme D. Guillaumin, qui a réalisé les photographies au microscope électronique à balayage JEOL JSM 840A du Service d'Accueil CNRS — Université Pierre et Marie Curie.

BIBLIOGRAPHIE

- BARNES H., 1958. The growth rate of *Verruca stroemia* (O. Müller). *J. mar. biol. Ass. U.K.* **37** : 427-433; 2 fig.
- BASSINDALE R., 1936. The developmental stages of three English barnacles: *Balanus balanoides* (L.), *Chtamalus stellatus* (Poli) and *Verruca stroemia* (O.F. Müller). *Proc. zool. soc. Lond.* **106** : 57-74.
- BORRADAILE L.A., L.E.S. EASTHAM, F.A. POTTS et J.T. SAUNDERS, 1961. *The Invertebrata*. Fourth ed. revised by G.A. Kerkut, Cambridge Univ. Press, 820 p., 523 + 11 fig.
- BOYCOTT A.E. et C. DIVER, 1923. On the inheritance of sinistrality in *Limnaea peregra*. *Proceed. Roy. Soc. Lond. B* **95** (666) : 207-213.
- BOYCOTT A.E., C. DIVER, S.L. GARSTANG et F.M. TURNER, 1930. The inheritance of sinistrality in

- Limnaea peregra* (Mollusca, Pulmonata). *Philos. Transac. Roy. Soc. Lond. B* **219**: 51-131, pl. 10.
- BROCH H., 1912. Die Plattenentwicklung bei *Scapellum strömii* M. Sars. *Kl. Norske Vidensk. Selsk. Skr.* **4**: 1-14, 7 fig.
- BROCH H., 1924. Cirripedia Thoracica von Norwegen und dem Norwegischen Nordmeer. Eine systematische und biologisch-tiergeographische studie. *Vidensk. Skr. I. Mat.-Naturv. Kl.* **17**: 5-121, 35 fig., 3 pl.
- BROCH H., 1927. Ordnung der Crustacea Entomostraca: Cirripedia. In *Handbuch der Zoologie*. W. Kükenthal, 1926-1927, W. de Gruyter & Co eds, Berlin und Leipzig, 503-552, fig. 463-519.
- BURMEISTER H., 1834. Beiträge zur Naturgeschichte der Rankenfüßer. Berlin.
- CALS Ph. et J. CALS-USCIATI, 1986. Distinction des diverses catégories fonctionnelles de mégasètes chez *Thermosbaena mirabilis* (Crustacé), en fonction du concept de compartimentation cellulaire. *C.R. Acad. Sc. Paris*, t. 303, Sér. III, n°11: 459-464, 2 pl.
- CALS-USCIATI J., 1972 a. Existence et différenciation précoce d'une lignée cellulaire épidermique larvaire, correspondant à la fente de déhiscence du puparium des Diptères Cyclorhaphes, chez *Ceratitis capitata* Wiedemann. *C.R. Acad. Sc. Paris D* **274**: 2507-2510, 1 pl.
- CALS-USCIATI J., 1972 b. Les relations hôte-parasite dans le couple *Ceratitis capitata* Wiedemann (Diptera, Trypetidae) et *Opius concolor* Szepliget (Hymenoptera, Braconidae). I. Morphologie et organogenèse de *Ceratitis capitata* (Développement larvaire et nymphal) et d'*Opius concolor* (Développement embryonnaire et larvaire). *Ann. Zool. Ecol. anim.* **4** (4): 427-481, fig. 5 tabl., 7 pl.
- DARWIN Ch., 1851. A Monograph on the sub-class Cirripedia. 1. The Lepadidae or Pedunculated Cirripedes. *Ray. Soc. Publs*, London. **21**, 1-400, 3 fig., 10 pl.
- DARWIN Ch., 1854. A Monograph on the sub-class Cirripedia. 2. The Balanidae (or sessile Cirripedes), the Verrucidae, etc. *Ray. Soc. publs*, London **25**: 1-684, 7 fig., 30 pl.
- DIVER C., A.E. BOYCOTT et S. GARSTANG, 1925. The inheritance of inverse symmetry in *Limnaea peregra*. *Journ. Genetics* **XV** (2): 113-200, 6 tabl., 1 pl.
- FREEMAN G. et J.W. LUNDELIUS, 1982. The developmental genetics of dextrality and sinistrality in the gastropod *Limnaea peregra*. *Wilhelm Roux's Arch. Dev. Biol.* **191**: 69-83, 8 Fig., 9 tabl.
- GARCIA-BELLIDO A., 1968. Cell affinities in antennal homoeotic mutants of *Drosophila melanogaster*. *Genetics* **59**: 487-499, 10 fig., 2 tabl.
- GARCIA-BELLIDO A., R. RIPOLL et G. MORATA, 1973. Developmental compartmentalisation in the wing disc of *Drosophila*. *Nature New Biol.* **245**: 251-253.
- GARCIA-BELLIDO A. et E.B. LEWIS, 1976. Autonomous cellular differentiation of homoeotic bithorax mutants of *Drosophila melanogaster*. *Develop. Biol.* **48**: 400-410, 4 fig., 1 tabl.
- GARCIA-BELLIDO A., 1985. Cell lineages and genes. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* **312**: 101-128, 6 fig.
- GEHRING W., 1985. Homeotic genes, the Homeo box, and the genetic control of development. In *Cold Spring Harbor symposia on quantitative biology, L: Molecular Biology of Development*: 243-251, 8 fig.
- GRUVEL A., 1902. Expéditions scientifiques du « Travailleur » et du « Talisman ». Cirrhipèdes. Paris, Masson et Cie Ed., 178 p., 17 fig., 7 pl.
- GRUVEL A., 1903. Révision des Cirrhipèdes Operculés. I. Partie systématique. *Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. Paris* **4** (5): 95-170, 4 pl.
- HARGREAVES J.A., 1919. Sinistral *Limnaea peregra* Müll. and its progeny. *Journ. of Conch.* **XVI** (2): 55-57.
- HUBENDICK B., 1951. Recent Lymnaeidae. Their variation, Morphology, Taxonomy, Nomenclature and Distribution. *Kungl. Svenska vetensk. Handl. Fjärde Ser.* **3** (1): 1-223, 369 fig., 5 pl.
- HUTTON W.H., 1919. Notes on *Limnaea peregra* m. *sinistrorsum*. *Journ. Conch.* **XVI** (2): 58-59.
- LOHS-SCHARDIN M., 1982. *Dicephalic* – A *Drosophila* mutant affecting polarity in follicle organization and embryonic patterning. *Wilhelm Roux's Arch.* **191**: 28-36, 6 fig., 6 tabl.
- MULLER O.F., 1774. Verm. Hist. 2, p. 30 (*Buccinum*). Frederiksberg, Copenhagen, Denmark.
- MULLER O.F., 1776. Zoologiae Danicae Prodrromus: 251.
- NELSON W., 1901 a. Reversed *Limnaea peregra* in Leeds. *Naturalist*: 216
- NELSON W., 1901 b. Note on breeding *Limnaea peregra* monst. *sinistrorsum*. *Naturalist*: 355
- NEWMAN W.A. et A. ROSS, 1971. Antarctic Cirripedia. *Antarctic Res. Ser.* **14**: 1-257, 90 fig. 48 pl.
- NILSSON-CANTELL C.-A., 1921. Cirripeden-Studien. Zur Kenntnis der Biologie, Anatomie und Systematik dieser Gruppe. *Zool. Bidr. UPPS* **7**: 75-404.
- NILSSON-CANTELL C.-A., 1978. Cirripedia Thoracica and Acrothoracica. *Marine Invertebrates of Scandinavia* **5**: 1-133, 66 fig., 18 tabl., 26 map.
- NUSSLEIN-VOLHARD C. et E. WIESCHAUS, 1980. Mutations affecting segment number and polarity in *Drosophila*. *Nature (London)* **287**: 795-801, 5 fig.
- POSTLETHWAIT J.H. et H.A. SCHNEIDERMAN, 1969. A clonal analysis of determination in *Antennapedia*, a homoeotic mutant of *Drosophila melanogaster*. *Proc. Natl. Acad. Sc. USA* **64** (1): 176-183, 4 fig., 1 tabl.
- PRENANT M. et G. TESSIER, 1923. Notes sur les Cirripèdes Operculés de la région de Roscoff. *Bull. Soc. zool. Fr.* **XLVIII**: 170-178.
- PYEFINCH K.A., 1948. Methods of identification of the larvae of *Balanus balanoides* (L.), *B. crenatus* (BRUG.) and *Verruca stroemia* O.F. Müller. *J. mar. biol. Ass. U.K.* **27** (2): 450-463.
- RUNNSTROM S., 1925. Zur Biologie und Entwicklung *Balanus balanoides* (Linné). Bergens Museums Aarbok 1924-25. Naturvidenskabelig Raekke. Bergen. **5**: 1-40, 22 fig.

- RUNNSTROM S., 1926. Über die Plattenentwicklung von *Verruca stroemia* O.F. Müller. Bergens Museums Aarbok 1926 : Naturvidenskabelig Raekke. Bergen.
- SPENCE-BATE C., 1851. On the development of the Cirripedia. *Ann. Magaz. Natur. Hist.* **VIII** 2d ser. : 324-332, 3 pl.
- STURTEVANT A.H., 1923. Inheritance of Direction of Coiling in *Limnaea*. *Science* New ser. **LVIII** : 269-270.
- TAYLOR J.W., 1891. The variation of *Limnaea peregra* (Müll.). *Journ. of Conch.* **VI** : 284-306.
- TRECHMANN C.T., 1906. *Limnaea peregra* monst. *sinistrorsum*, in Durham. *Naturalist* : 113-114.
- UBBELS G.A., J.J. BEZEM et C.P. RAVEN, 1969. Analysis of follicle cell patterns in dextral and sinistral *Limnaea peregra*. *J. Embryol. exp. Morph.* **21** (3) : 445-466, 7 fig., 4 tabl.

Reçu le 30 novembre 1990; received November 30, 1990
Accepté le 28 mars 1991; accepted March 28, 1991