

Développement embryonnaire de trois Cestodes du genre *Acanthobothrium* (*Tetraphyllidea*, *Onchobothriidae*)

par L. EUZET et F. MOKHTAR-MAAMOURI

Laboratoire de Parasitologie comparée, Université des Sciences et Techniques du Languedoc,
place E. Bataillon, F 34060 Montpellier Cedex

Résumé.

Le développement embryonnaire de l'œuf à l'oncosphère, a été suivi chez trois Cestodes *Acanthobothrium coronatum* (Rud., 1819), *Acanthobothrium filicolle* Zschokke, 1888 et *Acanthobothrium zschokkei* Baer, 1948 (*Tetraphyllidea*, *Onchobothriidae*).

Les trois ontogénèses sont comparables :

— Deux cellules vitellines accompagnent le zygote dans l'ootype. Dans cet organe, une coque mince se forme à partir de matériel issu des cellules vitellines.

— La segmentation égale au départ, est ensuite inégale et aboutit à la formation de quatre types de blastomères : Macromère, Macromère secondaire, Mésomère et Micromère.

— La phase préoncosphère se caractérise d'abord par la multiplication des blastomères, ensuite par la réduction de leur nombre et leur différenciation.

— Les enveloppes embryonnaires se forment à l'intérieur de la coque. L'enveloppe vitelline englobe le cytoplasme et un noyau vitellin et peut être le Macromère secondaire dont le noyau se localise toujours contre la membrane externe de cette enveloppe. L'embryophore syncytial se forme à partir de Mésomères issus de l'embryon.

— L'oncosphère est limitée par une membrane propre qui se dédouble dans sa partie postérieure pour former une sorte de calotte qui recouvre la pointe des six crochets. Le nombre final des cellules de l'embryon hexacanthé est relativement peu élevé.

Summary.

Embryonic development of three Cestoda from the genus *Acanthobothrium* (*Tetraphyllidea*, *Onchobothriidae*).

The embryonic development from the egg to the oncosphere is examined in three Cestoda : *Acanthobothrium coronatum* (Rud., 1819), *Acanthobothrium filicolle*, Zschokke, 1888 and *Acanthobothrium zschokkei* Baer, 1948 (*Tetraphyllidea*, *Onchobothriidae*).

The three ontogeneses have in common the following data :

— Two vitelline cells pass with the zygote into the ootype where a thin shell is formed out of a material which comes from the vitelline cells.

— At first the cleavage is equal, then it becomes unequal resulting in the formation of four types of blastomeres : macromere, secondary macromere, mesomere and micromere.

— The preoncospherical phase is characterized first by the blastomere multiplication and later by their decreasing number and differentiation.

— The embryonic envelopes are formed within the shell. The vitelline layer includes the cytoplasm, a vitelline nucleus and possibly the secondary macromere, the nucleus of which always lies against the outer membrane of this envelope. The syncytial embryophore develops from mesomeres coming from the embryo.

— The oncosphere is limited by its own membrane whose posterior region seems to double in order to form a kind of cap bending over the six hook tips. The final number of embryonic hexacantha cells is relatively low.

L'embryologie des Cestodes, longtemps négligée, pose des problèmes très particuliers bien mis en lumière par l'important travail de synthèse de Rybicka (1966). Dans cette revue, il apparaît que les ontogénèses actuellement connues se rapportent surtout aux *Cyclophyllidea* et à quelques *Pseudophyllidea* et *Caryophyllidea*.

Pour avoir un éventail plus large de comparaisons, nous avons essayé de suivre le développement de quelques *Tetraphyllidea* parasites de Sélaciens. En effet, on ne connaît à peu près rien sur les représentants de cet ordre.

La présente note traite de l'embryologie de trois *Onchobothriidae*, un autre travail sera consacré aux *Phyllobothriidae*.

Parmi les espèces étudiées, nos efforts ont porté sur *Acanthobothrium coronatum* (Rud., 1819) qui est un Cestode apolitique, parasite spécifique de *Scyliorhinus stellaris* L. Nous avons comparé ce développement à celui de *Acanthobothrium filicolle* Zschokke, 1888, qui est une forme euapolitique vivant dans l'intestin de *Torpedo marmorata* Risso, et de *Acanthobothrium zschokkei* Baer, 1948, de *Torpedo torpedo* (L.).

Après dissection de la valvule spirale des Sélaciens hôtes, les vers adultes et les proglottis sont récoltés, lavés rapidement dans l'eau physiologique, et fixés dans le liquide de Romeis ou le mélange de Clarke.

Pour ces Cestodes, les différentes étapes de l'ontogénèse n'ont pu être obtenues que par l'emploi de quelques techniques particulières.

L'étude histologique a été effectuée sur des coupes sériées, soit du strobile à divers niveaux, soit de proglottis libres de taille variée.

Après coloration *in toto* de fragments de strobile ou de proglottis, l'utérus a été disséqué, au moment du montage, dans une goutte de baume du Canada. Les œufs, soumis à une légère compression, restent bien séparés avec leurs enveloppes, sans qu'il y ait, cependant, dissociation des blastomères.

Pour étudier les différentes enveloppes de l'œuf, les proglottis gravides ont été placés entre lame et lamelle, dans une goutte de fixateur et soumis à une compression

énergique. Le matériel reste alors entre lame et lamelle où il est coloré, déshydraté et monté.

La charge cytoplasmique des blastomères, leur petite taille, leur nombre élevé et la présence d'une coque, rendent difficiles les colorations. Les figures les plus satisfaisantes ont été obtenues avec le glychémalum-éosine.

A. Développement embryonnaire de *Acanthobothrium coronatum*

(Rudolphi, 1819).

I. Formation de l'œuf.

Au niveau du pont ovarien qui relie les lobes latéraux de l'ovaire, les ovocytes se différencient des ovogonies par la taille et la charge cytoplasmique. L'ovocyte primaire, en effet, mesure 10 μm environ de diamètre. Le noyau (6 μm) contient un gros nucléole (2 μm) et un réseau de chromatine peu dense représenté par quelques grains et des amas contre la membrane nucléaire. Dans le cytoplasme finement granuleux, on peut distinguer de petites vésicules claires, et, contre le noyau, une formation en croissant, de 2 à 4 μm , retenant les colorants nucléaires (*fig. 1*). Dans les ovogonies, qui ont 6 μm de diamètre, cette formation n'était pas apparente.

Passant par l'ovicapte musculieux situé au milieu du pont ovarien, l'ovocyte primaire se glisse dans l'oviducte, et la fécondation se déroule au niveau de l'arrivée du vagin. Nous avons quelquefois observé, à la surface de l'ovocyte, un filament chromatique épais entouré d'un halo cytoplasmique clair. Nous pensons que cela représente le spermatozoïde (*fig. 1*).

Dans l'oviducte, l'ovocyte fécondé, continuant son trajet vers l'ootype, passe devant l'arrivée du vitelloducte médian. En général, deux cellules vitellines sont alors émises dans l'oviducte et viennent se placer contre l'ovocyte fécondé dont le noyau paraît dilaté (*fig. 1*).

Les cellules vitellines ont une taille légèrement supérieure à celle de l'ovocyte. Leur cytoplasme est riche en globules éosinophiles et en une substance formant une sorte de réseau retenant les colorants nucléaires. Le noyau (4 à 5 μm) contient quelques granules de chromatine entre le gros nucléole (1,5 à 2 μm de diamètre) et la membrane nucléaire.

L'ovocyte fécondé avec les deux cellules vitellines passe dans l'ootype puis dans le conduit utérin qui va de l'ootype à l'utérus proprement dit. A sa sortie de l'ootype, l'ensemble (ovocyte et cellules vitellines) est entouré par une mince pellicule (*fig. 2*). Le cytoplasme des cellules vitellines ne contient plus que le réseau teinté par les colorants nucléaires. Les globules éosinophiles ont quitté les cellules et ont contribué (en totalité ou en partie) à l'édification de la pellicule que nous assimilons à une coque par comparaison avec ce que l'on connaît chez les autres Cestodes. Cette enveloppe restera mince tout au long du développement embryonnaire.

Dans le canal utérin, à l'intérieur de la coque, les cellules vitellines présentent alors un profond remaniement. Leur membrane plasmique n'est plus apparente, et il y a formation d'une sorte de syncytium vitellin à deux noyaux (*fig. 3*). A ce stade, l'œuf mesure 20 μm environ de diamètre, il gonflera par la suite et atteindra, parfois, 60 μm . L'un des noyaux vitellins disparaît assez rapidement, l'autre garde son intégrité et persistera pratiquement jusqu'à la fin de l'ontogénèse. Il est très colorable avec un gros nucléole (*fig. 4*) et ne peut être confondu avec les blastomères de l'embryon en formation.

Il apparaît alors dans le syncytium vitellin, un corps contenant un filament pelotonné bien coloré et dont l'origine reste problématique (*fig. 4*).

L'œuf parvient ainsi dans l'utérus. L'ovocyte fécondé augmente de taille et dans le noyau, la chromatine s'épaissit, puis le nucléole s'efface et la membrane nucléaire disparaît, le corps en croissant n'est plus décelable dans le cytoplasme.

Il y a alors division méiotique de l'ovocyte avec émission de deux globules polaires dont les petits noyaux ont une chromatine dense, punctiforme, qui retient intensément les colorants. Un troisième globule est parfois visible (*fig. 5*). Nous pensons qu'il provient de la division du premier globule, bien que nous ne l'ayons jamais observé en division. Ces globules, facilement reconnaissables, sont visibles durant les premières phases de la segmentation.

Dans le zygote, on distingue alors deux noyaux semblables : l'un représente le pronucléus mâle, l'autre le pronucléus femelle (*fig. 5*).

L'amphimixie est immédiatement suivie par la métaphase de la première division de segmentation.

II. Segmentation.

La première division est totale et égale. Les deux blastomères formés sont semblables et rappellent par leur taille les ovocytes primaires, mais on n'observe pas dans leur cytoplasme le corps en croissant.

L'observation de mitoses simultanées chez ces deux premiers blastomères (*fig. 6*) nous permet d'affirmer que les deux se divisent. Mais, en général, les divisions ne sont pas rigoureusement synchrones et on peut rencontrer des œufs où l'un des blastomères est en métaphase tandis que l'autre n'a pas encore entamé la prophase (*fig. 7*).

A la seconde division, les deux blastomères donnent chacun un gros blastomère (*Macromère*) qui ressemble au blastomère initial, et un tout petit blastomère que nous nommons *Micromère*. Les *Micromères* à cytoplasme très réduit présentent un noyau dépourvu de nucléole et une chromatine très fragmentée. Comme la division des deux premiers blastomères n'est pas en général synchrone, l'apparition des *Micromères* est le plus souvent décalée, et l'on rencontre aisément des stades à 3 blastomères (*fig. 8*). Le stade à 4 blastomères est composé par deux *Macromères* et deux *Micromères* (*fig. 9*).

Les deux *Macromères* se divisent alors et donnent chacun un nouveau *Micromère*. Là encore, les divisions ne se déroulent pas en même temps. (Stade à 5 blastomères : *fig. 10*). On parvient ainsi à un stade à deux *Macromères* et quatre *Micromères* (*fig. 11*).

A la figure suivante, on observe à coté des 2 Macromères, 6 Micromères, mais deux en dégénérescence présentent un noyau picnotique (fig. 12). Ces deux Micromères proviennent sans doute de la division de deux des quatre Micromères initiaux. En effet, nous avons observé chez deux d'entre eux, des figures qui rappellent une mitose (fig. 11).

Les Micromères dégénérés ressemblent aux globules polaires, mais ils s'en distinguent par leur taille. Nous n'en tiendrons pas compte dans la suite de l'ontogénèse puisqu'ils ne participent ni à la formation de l'embryon, ni à celle de ses enveloppes.

Au stade suivant, il apparaît par division d'un des Macromères, un nouveau type de blastomère. Comme il se présente avec une taille intermédiaire entre celle des Macromères et celle des Micromères, nous le nommerons *Mésomère* (fig. 13). Son noyau possède un nucléole net, et la chromatine est condensée près de la membrane nucléaire.

A ce stade à 7 blastomères (2 Macro., 4 Micro., 1 Méso.), fait suite le stade à 8 blastomères par apparition d'un deuxième *Mésomère*, semblable au premier, issu d'un *Macromère* sans que nous puissions préciser lequel (fig. 14).

Le stade 9 est caractérisé par l'apparition d'un gros blastomère dont le noyau contient une chromatine très fragmentée. Nous le distinguons par cet aspect particulier du noyau et nous le nommons *Macromère secondaire* (Ma. II). Il s'isole dès sa formation, et n'intervient pas dans la formation de l'embryon (fig. 15). L'apparition de ce *Macromère* secondaire paraît liée à un gonflement de la coque (qui se sépare nettement du vitellus entourant l'amas de blastomères). A ce stade, nous avons noté deux autres *Micromères* à noyau picnotique et l'apparition de deux nouveaux *Micromères*.

A la fin de cette phase de la segmentation, où il a été possible de suivre l'apparition des différents blastomères, on distingue dans l'embryon, quatre types de cellules.

— Deux *Macromères* reconnaissables à leur taille (8,5 μm de diamètre), et à leur noyau (4 μm de diamètre) à gros nucléole. Ces *Macromères* continuent à se diviser.

— Un *Macromère* secondaire à cytoplasme mal délimité, mais dont le noyau anucléolé a 4 μm de diamètre.

— Deux *Mésomères* (5 μm de diamètre) avec un noyau (3 μm de diamètre) possédant un petit nucléole. Les *Mésomères* commencent à se diviser à la fin de la phase de segmentation proprement dite.

— Huit *Micromères*: quatre typiques (3 μm de diamètre) avec un gros noyau sans nucléole, et quatre en dégénérescence à noyau picnotique.

D'après nos observations sur les divisions de l'œuf d'*Acanthobothrium coronatum*, on peut proposer deux schémas pour expliquer d'après leur ordre d'apparition, l'origine des différents blastomères (fig. 16 et 17).

La présence simultanée de figures de mitose dans les deux *Macromères* initiaux (Ma. 1 et Ma. 2) résultant de la division du zygote, nous permet d'affirmer que ces deux blastomères se divisent et donnent chacun un nouveau *Macromère* (Ma. 11 et Ma. 21) et un *Micromère* (Mi. 12 et Mi. 22). Le deuxième cycle de division est semblable au premier. Chaque *Macromère* donne un *Macromère* (Ma. 111 et Ma. 211) et un nouveau *Micromère* (Mi. 112 et Mi. 212). Jusqu'à ce stade, la segmentation se fait d'une manière symétrique.

Au troisième cycle, la division des Macromères est nettement décalée. L'un des Macromères (soit Ma. 111) donne un Macromère (Ma. 1111) et le premier Mésomère (Me. 1112).

A ce stade à 7 blastomères, nous avons pu observer les deux Macromères (Ma. 1111 et Ma. 211) presque au même stade de mitose. Il est alors difficile de définir l'origine du second Mésomère, et celle du Macromère secondaire.

Deux possibilités sont à envisager :

SCHÉMA I (fig. 16).

Le Macromère (M. 111) donne le premier Mésomère (Me. 1112). Le second Mésomère (Me. 2112) provient de la division de l'autre Macromère Ma. 211. Dans ce cas, le Macromère secondaire (Ma. II) dérive du Macromère Ma. 1111.

Les deux Mésomères formés dérivent chacun d'une lignée des Macromères initiaux (Ma. 1 et Ma. 2) qui, égaux au départ, continuent à être équivalents.

SCHÉMA II (fig. 17).

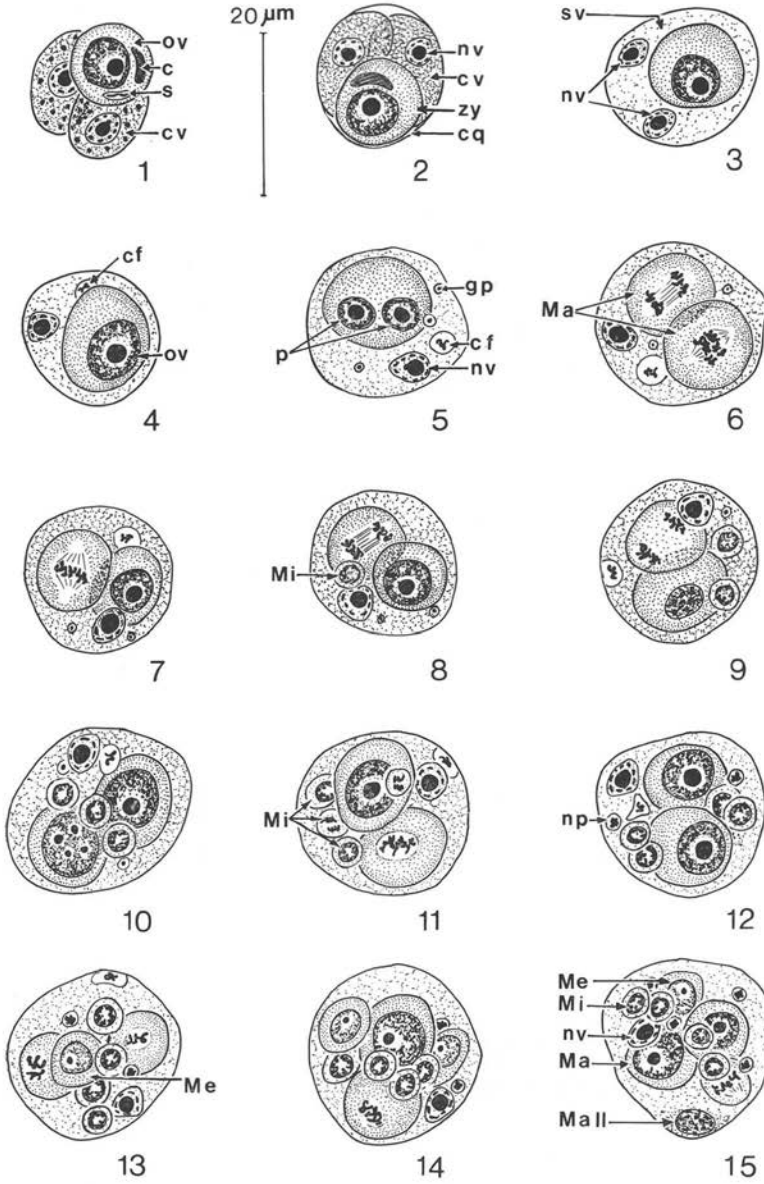
Le Macromère (Ma. 111) donne le premier Mésomère (Me. 1112) et le Macromère (Ma. 1111), celui-ci donnant le deuxième Mésomère (Me. 11112).

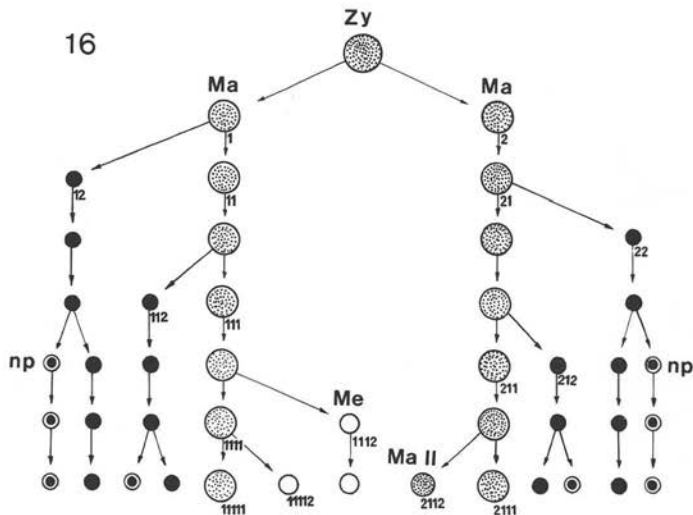
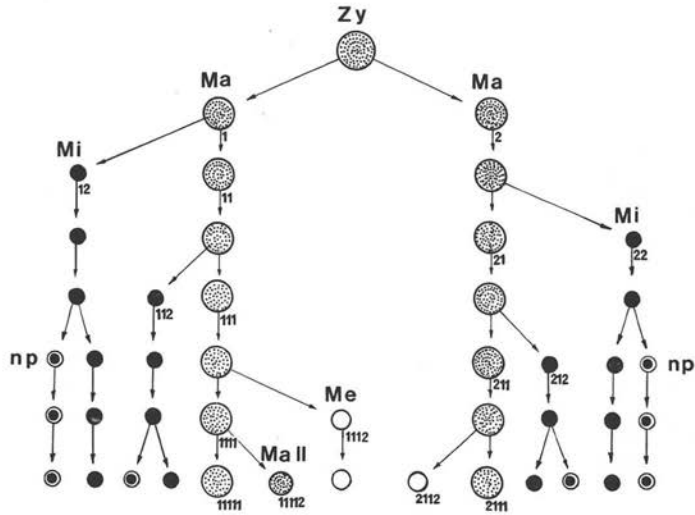
Dans ce cas, le Macromère secondaire (Ma. II) dérive de l'autre Macromère (Ma. 211). Il existe alors une différence entre les deux lignées des Macromères initiaux (Ma. 1 et Ma. 2). Dès qu'apparaissent les Mésomères, la symétrie de la segmentation est rompue. Ma. 1 donne deux Micromères puis deux Mésomères, tandis que Ma. 2 forme deux Micromères et le Macromère secondaire.

FIG. 1 à 15. — Développement embryonnaire de *A. coronatum* (Rud., 1819).

Fig. 1. — Ovocyte fécondé et cellules vitellines dans l'oviducte, avant l'ootype. Fig. 2. — Zygote et cellules vitellines à la sortie de l'ootype. La coque est formée. Fig. 3. — Zygote et syncytium vitellin à l'intérieur de la coque. Fig. 4. — Apparition du corps contenant le peloton très colorable. Fig. 5. — Formation du pronucléus σ et φ après l'expulsion des globules polaires. Fig. 6. — Les deux Macromères initiaux sont en division presque synchrone, l'un est en début, l'autre en fin d'Anaphase. Fig. 7. — Stades à deux blastomères égaux (Macromères initiaux) dont l'un est en métaphase. Fig. 8. — Stade à 3 blastomères : 2 Macromères, 1 Micromère. Fig. 9. — Stade à 4 blastomères : 2 Macromères, 2 Micromères. Fig. 10. — Stade à 5 blastomères : 2 Macromères, 3 Micromères. Fig. 11. — Stade à 6 blastomères : 2 Macromères, 4 Micromères, dont 2 présentent des figures de division. Fig. 12. — Stade à 6 blastomères : 2 Macromères, 4 Micromères, deux noyaux picnotiques. Fig. 13. — Stade à 7 blastomères : 2 Macromères, 1 Mésomère, 4 Micromères, et deux noyaux picnotiques. Fig. 14. — Stade à 8 blastomères : 2 Macromères, 4 Micromères, 2 Mésomères et 2 noyaux picnotiques. Fig. 15. — Stade à 9 blastomères : 2 Macromères, 4 Micromères, 2 Mésomères, 1 Macromère secondaire, et 4 noyaux picnotiques.

Abréviations : c : corps en croissant - cf : corps filamenteux - cq : coque - cv : cellule vitelline - gp : globule polaire - Ma : Macromère - MaII : Macromère secondaire - Me : Mésomère - Mi : Micromère - np : noyau picnotique - nv : noyau vitellin - P : pronucléi - S : spermatozoïde - sv : syncytium vitellin - Zy : zygote.





17

FIG. 16. — Premier schéma possible de la segmentation de *A. coronatum*. Le Macromère Ma I donne deux Micromères puis un Mésomère et le Macromère secondaire Ma II. Le Macromère Ma II fournit 2 Micromères, puis un Mésomère. Les noyaux picnotiques résultent de la division des Micromères.

FIG. 17. — Deuxième schéma possible de la segmentation de *A. coronatum*. Le Macromère Ma I donne naissance à 2 Micromères, puis 2 Mésomères. Le Macromère Ma II fournit 2 Micromères et le Macromère secondaire Ma II. Les noyaux picnotiques dérivent des Micromères.

Abréviations : Ma : Macromère. - Ma II : Macromère secondaire. - Me : Mésomère. - Mi : Micromère. — np. : noyau picnotique. - Zy : zygote.

III. Préoncosphère.

La phase préoncosphère est caractérisée par une multiplication cellulaire intense, la formation des enveloppes embryonnaires et la différenciation cellulaire.

MULTIPLICATION CELLULAIRE.

Les mitoses se succèdent à un rythme rapide et concernent plusieurs cellules à la fois (Macromères, sauf le Macromère secondaire, Mésomères et, sans doute, Micromères). Il est alors impossible de suivre la destinée d'un blastomère particulier.

Dans la masse embryonnaire, le nombre de Mésomères augmente. Les Micromères dégénèrent, ce qui explique la quantité de noyaux picnotiques observés. Dans une préoncosphère comptant une trentaine de blastomères, on note 15 noyaux picnotiques. L'embryon finit par avoir l'allure d'un syncytium, car, vu le nombre des cellules et leur taille, il est impossible d'en distinguer les limites. Cependant, les blastomères sont aisément repérables par leur noyau.

FORMATION DES ENVELOPPES EMBRYONNAIRES.

Dès la fin de la phase de segmentation proprement dite, le Macromère secondaire quitte la masse embryonnaire, et on observe le noyau, qui garde son aspect initial avec une chromatine très fragmentée, contre la membrane externe de l'enveloppe vitelline. Celle-ci, nettement séparée de la coque, entoure la préoncosphère formée par de nombreux blastomères (*fig. 18*).

Cette position du Macromère secondaire contre la membrane externe de l'enveloppe vitelline est constante et se retrouve dans tous les stades ultérieurs. Mais nous n'avons pu déterminer si le noyau est contre l'extérieur ou contre l'intérieur de cette membrane.

S'il est à l'extérieur, il faut admettre que le Macromère secondaire a étalé son cytoplasme sur l'enveloppe vitelline, l'entourant d'une très mince enveloppe externe. L'enveloppe vitelline représente alors une enveloppe interne.

Si le noyau est contre l'intérieur, le Macromère secondaire est inclus dans l'enveloppe vitelline qui représente la seule enveloppe embryonnaire.

L'observation du Macromère secondaire formant hernie à la surface du vitellus, nous fait pencher pour cette deuxième interprétation.

Ensuite, 6 ou 7 cellules, dont on ne voit que le noyau du type Mésomère, s'isolent à leur tour de la masse embryonnaire. D'abord aplaties contre cette masse, elles s'en éloignent légèrement et donnent, entre l'enveloppe vitelline et l'embryon, une nouvelle enveloppe : l'embryophore (*fig. 19*). Cette enveloppe qui prend l'allure d'un syncytium en se développant, repoussera contre la coque, l'enveloppe vitelline.

DIFFÉRENCIATION CELLULAIRE.

Durant la formation des enveloppes, la différenciation cellulaire commence à l'intérieur de la préoncosphère. On note une diminution progressive du nombre des cellules et l'apparition de 3 paires de crochets.

Il ne nous a pas été possible de suivre la formation de ces crochets à cause de la petite taille de l'embryon et du grand nombre de blastomères qui le constituent.

Les crochets atteignent 10 μm de longueur. Leur lame fait saillie dans la région postérieure de la future oncosphère. Les paires latérales sont disposées symétriquement par rapport à la paire centrale dont les crochets sont situés de part et d'autre du plan médio-longitudinal.

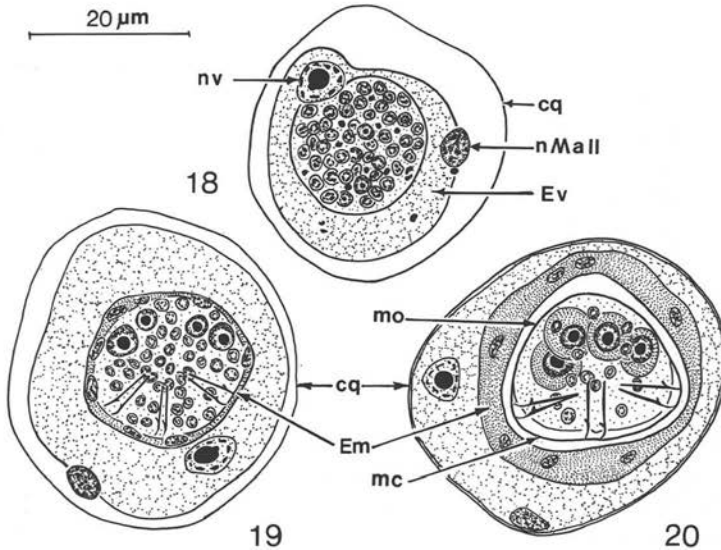


FIG. 18 à 20. — Développement embryonnaire de *A. coronatum* (Rud., 1819).

Fig. 18. — Préoncosphère. Enveloppe vitelline individualisée à l'intérieur de la coque. Fig. 19. — Début de la formation de l'embryophore. Fig. 20. — Oncosphère avec ses différentes enveloppes à l'intérieur de la coque.

Abréviations : cq : coque - Em : embryophore - Ev : enveloppe vitelline - mc : membrane recouvrant les crochets - mo : membrane oncosphérale - n MaII : noyau du Macromère secondaire - nv : noyau vitellin.

En même temps que se différencient les crochets, un grand nombre de cellules disparaissent. Celles restantes donneront les cellules somatiques (parenchyme, musculature et glandes) et les cellules germinatives.

IV. Oncosphère.

Parmi les cellules qui constituent l'embryon à ce stade, on reconnaît différents types (fig. 20).

— Deux cellules à cytoplasme abondant et finement granuleux, mesurent de 9 à 10 μm de diamètre.

Leur noyau (environ 4,5 μm de diamètre) contient un nucléole volumineux. Ces deux cellules situées latéralement de part et d'autre du plan de symétrie dans la région antérieure de l'embryon, sont à l'origine des glandes de pénétration.

— Deux cellules à cytoplasme moins abondant, ont 7 à 8 μm de diamètre. Leur noyau (3,5 à 4 μm) montre aussi un gros nucléole. Situées en arrière de la paire décrite ci-dessus, elles représentent probablement les cellules germinatives.

— De nombreuses petites cellules, dont on ne voit que le noyau, rappelant par leur allure les Mésomères, sont disposées suivant une symétrie bilatérale. Le nombre de ces cellules semble diminuer au fur et à mesure que l'oncosphère se différencie. Dans certaines, nous en avons compté seulement 13, disposées par paires, 3 paires à la base des crochets, 2 paires au niveau des cellules germinales, 1 paire en avant des cellules glandulaires. Enfin, une cellule isolée est à la partie antérieure sur l'axe de symétrie de l'embryon (fig. 20).

Il aurait été intéressant de poursuivre l'évolution de l'embryon hexacanthé, mais le matériel que nous avons eu à notre disposition ne nous a pas permis de suivre le devenir de toutes les cellules. L'absence de larve nageante et l'éclosion dans l'hôte intermédiaire rendent cette étude difficile.

Dans les œufs fraîchement pondus, l'embryon hexacanthé mesure environ 21 μm de largeur et 17 μm de longueur. La larve est limitée par une mince membrane oncosphérale. Cette membrane qui paraît dédoublée dans la moitié postérieure, est soulevée par la pointe des six crochets (fig. 20).

L'embryon est toujours protégé de l'extérieur vers l'intérieur par :

- La coque mince qui a pour origine des substances issues des cellules vitellines.
- L'enveloppe vitelline contenant le reste des cellules vitellines et peut-être le Macromère secondaire. On y rencontre aussi, parfois, un ou deux gros noyaux rappelant celui des Macromères, mais à aspect dégénérescent.
- L'embryophore formant un syncytium qui a pour origine des cellules du type Mésomère, issues de l'embryon.

B. Développement embryonnaire de *Acanthobotrium filicollé* Zschokke, 1888 et *Acanthobotrium zschokkzi* Baer, 1948.

Les ontogénèses de ces deux Cestodes sont comparables à celle décrite chez *Acanthobotrium coronatum*. Le processus du développement embryonnaire suit un schéma presque identique et nous retrouvons les mêmes étapes avec leurs caractéristiques.

I. Formation de l'œuf.

Chez les deux espèces, il existe, dans le cytoplasme de l'ovocyte primaire, la formation en croissant coiffant le noyau et les petites vésicules à contenu clair.

Lors du passage à travers l'ootype, l'ovocyte fécondé est toujours accompagné de deux cellules vitellines qui contiennent dans leur cytoplasme des globules éosinophiles et un réseau retenant les colorants nucléaires. Le noyau des cellules vitellines, à gros nucléole, a une chromatine disposée en amas contre la membrane.

Dans l'utéroducte, l'ovocyte fécondé et les deux cellules vitellines, qui, ayant perdu leurs globules, présentent un aspect spongieux, sont entourés par une coque mince (fig. 21 et fig. 26).

A l'intérieur de la coque, l'un des noyaux vitellins disparaît et il se forme autour du zygote une sorte de syncytium à un seul noyau. Il apparaît, dans ce syncytium, un corps sphérique contenant un matériel formant un peloton très colorable. Au cours de sa réduction chromatique, l'ovocyte primaire expulse deux globules polaires.

II. Segmentation.

Chez *A. filicolle* et *A. zschokkei*, la division du zygote donne naissance à 2 blastomères égaux (fig. 22 et fig. 27).

Les divisions sont par la suite inégales et il apparaît alternativement un Micromère et un Mésomère.

A la fin de la phase de segmentation proprement dite, nous avons compté 2 Macromères, 1 Macromère secondaire, 3 Mésomères et 3 Micromères (fig. 23 et fig. 28).

L'origine exacte de ces différents blastomères n'a pu être déterminée avec certitude. Nous avons, en effet, rarement observé la division simultanée des premiers Macromères (fig. 22 et fig. 27). Dans tous les stades ultérieurs, les divisions sont nettement décalées, un Macromère est en mitose, l'autre en interphase.

Nous retrouvons à la fin de la phase segmentation les mêmes types de blastomères (Macromère, Macromère secondaire, Mésomère et Micromère) que ceux décrits chez *A. coronatum*, mais il existe, cependant, des différences importantes.

Chez *A. coronatum*, quatre Micromères apparaissent avant les 2 premiers Mésomères. Les Micromères se divisent et 4 des 8 Micromères formés dégénèrent et donnent 4 noyaux picnotiques.

Chez *A. filicolle* et *A. zschokkei*, il se forme, par divisions alternées, autant de Micromères (3) que de Mésomères (3) et aucun noyau picnotique n'a été observé à ce stade.

III. Phase préoncosphère (fig. 24 et fig. 29).

Après la phase de multiplication, le nombre de blastomères de l'embryon varie de 60 à 80. Par la suite, beaucoup d'entre eux dégénèrent rapidement en donnant des noyaux picnotiques.

Dès le début de la phase préoncosphère, commence la mise en place des enveloppes embryonnaires.

Le Macromère secondaire s'isole du reste des blastomères. L'enveloppe vitelline se précise alors. Elle englobe le cytoplasme et le noyau vitellin. On y observe parfois

un second noyau en dégénérescence dont l'origine demeure énigmatique. Contre la membrane externe de cette enveloppe vitelline, on reconnaît le noyau typique, sans nucléole et à chromatine très fragmenté, du Macromère secondaire.

Avant la fin de la phase préoncosphère, 6 à 7 cellules, du type Mésomère, se détachent de la masse embryonnaire et l'enveloppent. Elles constituent ainsi l'embryophore.

La différenciation cellulaire est annoncée par la diminution progressive du nombre de blastomères formant l'embryon. En même temps, 3 paires de crochets apparaissent.

IV. Oncosphère (fig. 25 et fig. 30).

Parmi les blastomères qui forment l'oncosphère de *A. filicolle* et *A. zschokkei*, on reconnaît :

— 2 cellules à cytoplasme abondant et dont le noyau contient un nucléole volumineux. Situées dans la partie antérieure de l'embryon, elles sont à l'origine des glandes de pénétration.

— 2 cellules de taille légèrement inférieure, à cytoplasme apparemment moins dense et moins abondant que les précédentes, représentent les cellules germinatives.

Chez *A. filicolle* (fig. 25).

— 7 cellules, à noyau tétraédrique intensément colorable, présentent une disposition symétrique. Une paire se situe à la base des crochets médians, 2 paires sont au niveau des grosses cellules glandulaires. Une cellule isolée est localisée dans la région antérieure de l'embryon, sur le plan de symétrie bilatérale.

La répartition de ces cellules et l'aspect de leur noyau nous font penser qu'elles sont peut-être liées au système de la musculature.

— 10 petites cellules rappelant les Mésomères sont réparties : 3 paires dans la région postérieure de l'embryon, au niveau des crochets, 2 paires (1 médiane et 1 latérale) de part et d'autre des cellules glandulaires.

Chez *A. zschokkei* (fig. 30).

Nous avons compté environ 22 petites cellules dont 12 sont groupées dans l'axe antéro-postérieur de l'embryon, et 10 sont séparées en 2 amas de 5, en position latérale et symétrique, entre les cellules glandulaires et germinatives.

L'oncosphère des trois Cestodes présente, mis à part le nombre de cellules somatiques, la même topographie. La variation du nombre de cellules somatiques (13 chez *A. coronatum*, 17 chez *A. filicolle* et 22 chez *A. zschokkei*) peut être liée au stade de développement de la larve. En effet, il est difficile de juger si les oncosphères observées correspondent exactement à un même stade de développement puisque chez les *Onchobothriidae*, on rencontre dans l'utérus tous les stades de l'ontogénèse.

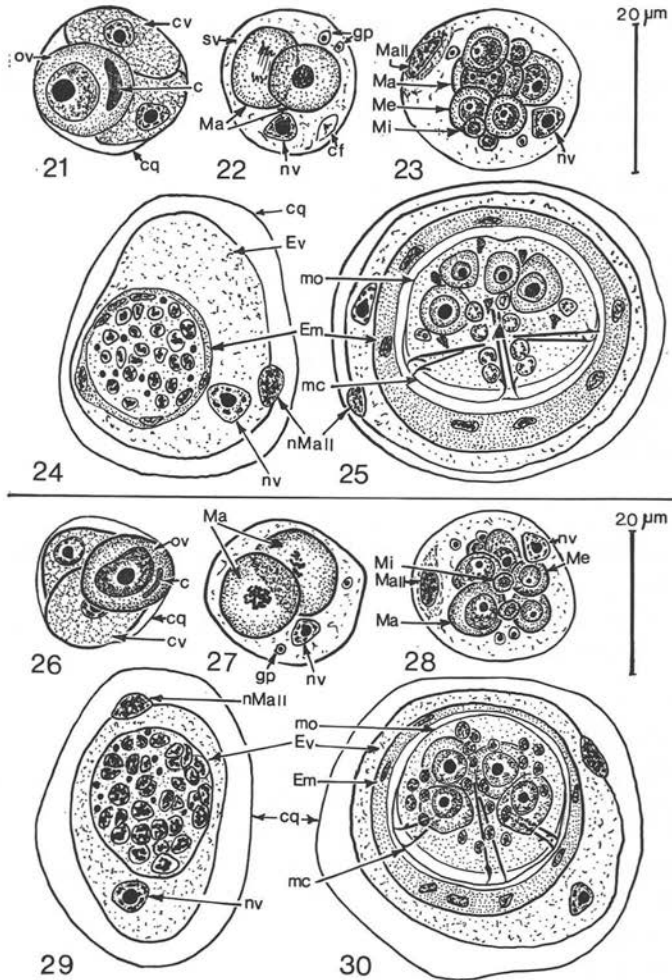


FIG. 21 à 25. — Développement embryonnaire de *A. filicollis* Zschokke, 1888.

Fig. 21. — Zygote et cellules vitellines entourés par la coque après passage à travers l'oocyte. Fig. 22. — Stade à 2 blastomères égaux. Les 2 Macromères préparent leur division. Fig. 23. — Stade à 9 blastomères (2 Ma, 3 Mi, 3 Me, 1 Mall). Noter la position du Macromère secondaire et la présence du noyau vitellin. Fig. 24. — A l'intérieur de la coque, enveloppe vitelline et embryophore en cours de formation. Fig. 25. — Oncosphère de *A. filicollis* avec ses différentes enveloppes.

FIG. 26 à 30. — Développement embryonnaire de *A. zschokkei* Baer, 1948.

Fig. 26. — Zygote et cellules vitellines entourés par la coque à la sortie de l'oocyte. Fig. 27. — Stade à 2 blastomères égaux. Les 2 Macromères préparent leur division. Fig. 28. — Stade à 9 blastomères (2 Ma, 3 Mi, 3 Me, 1 Mall). Fig. 29. — Préoncosphère limitée par l'enveloppe vitelline contenant le noyau vitellin; le Macromère secondaire est contre la membrane externe de cette enveloppe. Fig. 30. — Oncosphère avec ses différentes enveloppes.

Abréviations : c : corps en croissant. - cf : corps filamenteux. - cq : coque. - cv : cellules vitellines. - Em : embryophore. - Ev : enveloppe vitelline. - gp : globule polaire. - Ma : Macromère. - Mall : Macromère secondaire. - Mc : membrane recouvrant les crochets. - Me : Mesomère. - Mi : Micromère. - mo : membrane oncosphérale. - n Mall : noyau du Macromère secondaire. - ov : ovocyte. - sv : syncytium vitellin. - nv : noyau vitellin.

Comme chez *A. coronatum*, l'oncosphère de *A. filicolle* et *A. zschokkei* est protégée de l'extérieur vers l'intérieur par :

- Une coque mince.
- Une enveloppe vitelline contenant un noyau vitellin et à la limite externe de laquelle se situe le noyau du Macromère secondaire.
- Un embryophore formé par des cellules, du type Mésomère, issues de l'embryon.
- Une membrane oncosphérale limitant l'embryon. Celle-ci semble se dédoubler dans la région postérieure, formant ainsi une sorte de calotte recouvrant la pointe des crochets.

Conclusions

Nos observations sur l'embryologie de trois Cestodes *Onchobothriidae* (*Acanthobothrium coronatum*, *A. filicolle* et *A. zschokkei*) prouvent qu'il existe chez ces *Tetraphyllidea* un schéma général commun de l'ontogénèse.

Ce schéma se caractérise par les faits suivants :

- Deux cellules vitellines seulement accompagnent l'ovocyte fécondé dans l'ootype.
- Dans le canal utérin, le zygote et les cellules vitellines sont entourés par une coque mince qui a pour origine du matériel issu du cytoplasme vitellin.
- La coque augmente de taille au cours du développement.
- La segmentation totale et égale au départ, devient rapidement inégale. Elle aboutit à la formation de 4 types de blastomères (Macromères, Macromère secondaire, Mésomères et Micromères) définis d'après leur taille et l'aspect de leur noyau.

Pendant la phase préoncosphère caractérisée par la multiplication des blastomères, se forment, à l'intérieur de la coque, les enveloppes larvaires.

— L'enveloppe vitelline qui englobe le noyau et le reste du matériel vitellin. Contre la membrane externe de cette enveloppe, on observe le noyau typique du Macromère secondaire.

— L'embryophore qui a pour origine un petit nombre (7) de Mésomères issus de l'embryon.

L'oncosphère présente un nombre relativement réduit de petites cellules somatiques, en général disposées symétriquement, et quatre grandes cellules situées dans la moitié antérieure de la larve. La paire légèrement plus volumineuse représente les cellules glandulaires, l'autre les cellules de multiplication.

La seule différence que nous ayons pu observer est, pendant la segmentation, l'ordre d'apparition des divers blastomères et le nombre relatif des Micromères et des Mésomères.

Les différences notées dans le nombre des cellules somatiques de l'oncosphère proviennent peut-être du stade ontogénique de la larve.

Si nous comparons le schéma du développement des *Tetraphyllidea Onchobothriidae* à celui des autres Cestodes, nous voyons qu'il ressemble davantage à celui des *Cyclophyllidea* (Rybicka, 1966, 1970 ; Swiderski, 1967 ; Coil 1968, 1972) qu'à celui des *Pseudophyllidea* (Swiderski et Mokhtar, 1974).

En effet, comme chez les *Cyclophyllidea*, peu de cellules vitellines accompagnent le zygote. La coque mince, non operculée peut grossir. A l'intérieur de la coque, l'hexacanthé est protégé par une enveloppe externe (enveloppe vitelline) et une interne (embryophore). Il n'y a pas de larve nageante. L'oncosphère a un nombre relativement réduit de cellules somatiques. Mais chez les *Onchobothriidae*, l'embryophore, bien que non ciliée, ne présente pas de kératinisation.

Bibliographie

- COIL (W. H.), 1968. — Observations on the embryonic development of the Dioecious Tapeworm *Infula macrophallus* with emphasis on the histochemistry of the egg membranes. *Z. Parasitenkd.*, 30, 301-317.
- COIL (W. H.), 1972. — Studies on the Dioecious Tapeworm *Gyrocoelia pagollae* with Emphasis on Bionomics, Oogenesis and Embryogenesis. *Z. Parasitenkd.*, 39, 183-194.
- RYBICKA (K.), 1966. — Embryogenesis in Cestodes. *Adv. Parasitol.*, 4, 107-186.
- RYBICKA (K.), 1970. — The role of embryonic envelopes in Cestodes. Some considerations and hypotheses. *H.D. Srivastava commen. vol.*, 225-234.
- SWIDERSKI (Z.), 1967. — Embryonic development of tapeworm *Drepanidotaenia lanceolata* (Bloch, 1782) (Cyclophyllidea, Hymenolepididae). *Acta Parasitol. Pol.*, 14, 409-418.
- SWIDERSKI (Z.), MOKHTAR (F.), 1974. — The fine structure of the Coracidia of *Bothriocephalus clavibothrium* Ariola, 1899 (Cestoda : Pseudophyllidea). *Proceedings ICOPA III Munich, I*, sect. B, 412-413.
-