

LE  
PARASITISME ÉVOLUTIF  
DES  
MONSTRILLIDES  
(CRUSTACÉS COPÉPODES)

PAR

A. MALAQUIN.

Maître de Conférences à l'Université de Lille.

AVANT PROPOS

C'est en étudiant la reproduction sexuelle et asexuelle des Annélides qui appartiennent aux deux sous-genres si voisins *Salmacyna* et *Hilograna* que je fus amené à étudier les Monstrillides dont ils sont les hôtes. Pour observer leurs larves, j'isolai les colonies de ces petits Serpuliens dans des bacs contenant une eau soigneusement filtrée. Le lendemain, ou même quelques heures après, les trochosphères, de couleur rouge vermillon, sortaient en abondance et venaient nager à la surface en formant un petit nuage vers la partie la plus éclairée du récipient.

Or, un jour que j'avais placé des touffes de *Salmacyna Dysteri*, Huxley, dans les conditions que je viens d'indiquer et avec une eau aussi pure que possible, je trouvais, au lieu des trochosphères de *Salmacyna*, une nuée de Copépodes composée de femelles de couleur verte, plus grandes du double que les mâles, élancés et plus agiles que leurs compagnes. Ces crustacés présentaient ce caractère aberrant de n'avoir qu'une seule paire d'appendices : les antennes antérieures, au lieu des cinq paires d'appendices céphaliques des Copépodes ; je ne tardais pas, de plus, à observer l'absence du tube digestif chez ces

nouveaux et singuliers habitants dont je ne m'expliquai pas la venue inopinée.

Quelques observations faites antérieurement me permirent assez rapidement de rattacher l'effet à la cause ; les Copépodes que j'observais nageant librement dans mes bacs, provenaient de l'intérieur des Salmacynes où ils vivent en parasites. Au lieu d'assister à une éclosion prévue de larves trochosphères, j'assistais à une véritable éclosion de Monstrillides, dont on ne connaissait pas à cette époque la vie antérieure de parasitisme ; l'absence presque complète de trochosphères s'expliquait parce que les Serpuliens infestés sont privés de leurs organes génitaux, sous l'influence de la castration parasitaire occasionnée par la présence des Monstrillides.

J'abandonnai mes observations sur les Salmacynes et les Filogranes pour étudier succinctement, je le pensais ainsi du moins, les parasites qu'elles hébergent, et dont le matériel s'offrait à moi d'une façon si inattendue et même si inopportune. Mes nouvelles recherches sollicitèrent peu à peu tout mon intérêt au détriment des anciennes et elles se prolongèrent plus que je ne l'avais prévu. C'est ainsi qu'un mémoire sur l'évolution des Monstrillides s'est substitué à un mémoire sur la reproduction sexuelle et asexuelle des Salmacynes et des Filogranes, par suite du fait que ces crustacés parasites se substituent aux organes de la reproduction de ces Annélides.

## PREMIÈRE PARTIE

### LA FORME ADULTE LIBRE ET PÉLAGIQUE

#### I. INTRODUCTION

Les Monstrillides sont à l'état adulte des Copépodes marins libres, nageant très rapidement, particulièrement les mâles, dont la locomotion dépasse en vitesse celle des meilleurs nageurs de ce groupe. On ne les a rencontrés jusqu'à ces dernières années que pendant cette phase de leur existence et les auteurs qui les ont étudiés en ont

fait, les uns, un groupe rattaché à une famille comme les *Corycæides*, d'autres les ont considérés comme une famille autonome apparentée soit à des Copépodes semi-parasites ou même parasites, soit à des formes libres. L'opinion qui a prévalu la dernière est que les Monstrillides rentrent dans le groupe des Copépodes libres ; c'est qu'en effet par le genre de vie de l'adulte et par leurs caractères morphologiques : forme générale du corps, organes des sens, appendices natatoires, ils rappellent avec la plus grande évidence les caractères des autres Copépodes pélagiques.

Dans un des mémoires les plus importants et les plus récents sur les Copépodes pélagiques, Giesbrecht (92), après avoir fait une révision et une étude détaillée des différentes espèces de cette famille, étudie les rapports des Monstrillides. C'est l'opinion de cet auteur, un de ceux qui ont le mieux étudié non seulement la famille des Monstrillides, mais encore le groupe tout entier des Copépodes, et à qui ses recherches donnent une autorité incontestable c'est, dis-je, cette opinion que je vais résumer pour indiquer au début de ce travail les caractères essentiels des crustacés qui en font l'objet.

Les Copépodes sont divisés, par Giesbrecht, en deux sous ordres, les *Gymnoplea* et les *Podoplea*.

Les Podopléodes, auxquels appartiennent les Monstrillides, possèdent des appendices rudimentaires abdominaux, ou pléopodes, situés sur le bord des orifices génitaux. Les Gymnopléodes sont dépourvus de ces appendices.

Tandis que chez les premiers, le quatrième et le cinquième segments thoraciques sont toujours distincts, chez les seconds, ces deux segments sont fusionnés.

Les Podopléodes comprennent deux sections ou tribus ; dans l'une, les antennes des mâles sont modifiées en vue de la copulation, c'est le tribu des *Anpharthrandria* ; la 2<sup>e</sup> tribu, les *Isokerandria*, ne présente pas ce caractère.

Les Monstrillides appartiennent à la première, avec les familles suivantes : Mormonillidés, Cyclopidés, Harpaticidés, de sorte que

l'on peut indiquer succinctement la position des Monstrillides par le petit tableau suivant :

O. Copepoda	S. O. I. <i>Gymnoplea</i>	}	S. O. II. <i>Podoplea</i>	Tribu 1	( <i>Mormonillidæ</i> )
				<i>Ampharthrandria</i>	( <i>Cyclopidæ</i> )
	Tribu 2			( <i>Harpacticidæ</i> )	
	<i>Isokeraudria</i>			<b>Monstrillidæ</b>	

Les relations et les affinités des Monstrillides avec les autres Copépodes étant ainsi établies d'après un travail récent, voyons quels sont les caractères morphologiques qui justifient cette manière de voir.

Les Monstrillides sont des Podopléodes, c'est-à-dire qu'ils ont un appendice abdominal ou pléopode sur le segment génital. De plus (comme les autres familles de ce sous-ordre), ils manquent d'organe pulsatile dorsal ; les organes génitaux de la femelle et du mâle sont symétriques et leurs orifices pairs. Comme les autres Ampharthrandria, 1<sup>o</sup> le mâle présente une transformation des antennes dont un article est géniculé pour la copulation ; 2<sup>o</sup> la femelle présente les deux orifices génitaux ventralement situés.

A cet ensemble de caractères communs à tous les *Podoplea-Ampharthrandria* s'ajoutent les caractères différentiels de la famille :

Les antennes postérieures, les mandibules, les maxilles et les maxillipèdes manquent totalement. Il faut y joindre l'absence du rostre et du tube digestif réduit à un stomodeum rudimentaire. Ces caractères sont communs aux deux sexes. Chez la femelle, le sac ovigère unique est porté par un appendice formé de deux longues soies insérées sur la face ventrale du segment génital ; chez le mâle, cet appendice génital présente une partie basilaire terminée par deux branches chargées de porter les spermatophores.

Après avoir ainsi pris connaissance d'une façon rapide des caractères

et des rapports de la famille des Monstrillides, nous allons passer successivement en revue dans cette première partie du travail :

1<sup>o</sup>) L'histoire de ce groupe ;

2<sup>o</sup>) L'étude de l'adulte dans les deux sexes en prenant pour type : *Hemocera Danae* ;

3<sup>o</sup>) La taxonomie.

## II. HISTORIQUE <sup>1</sup>

Les Monstrillides ont pris place dans la classification depuis que Dana, en 1848, décrit un petit crustacé pélagique, trouvé dans la mer de Sulu, pendant l'expédition dirigée par Charles Wilkes. Malgré l'absence des appendices céphaliques, à l'exception des antennes antérieures, cet auteur le rangea, grâce à l'ensemble très net de ses caractères morphologiques, parmi les Copépodes. Voici la caractéristique qu'en donne James Dana dans son *Report* (48, p. 1313) :

« Family *Monstrillidæ*, genus *Monstrilla* Dana. — Cephalothorax fere cylindricus, 4 articulatus. Abdomen 3 articulatum. Oculi duo simplices quoque oculus inferior sicut Pontellis. Truncus buccalis parvulus, subconicus, maxillis pedibusve non minutus. Pedes octo natatorii. Abdominis segmenta primum secundumque appendices gerentia sicut in Setellis. »

Les caractères du type nouveau décrit par Dana sont tellement singuliers que cette diagnose suffirait, à elle seule, à distinguer le g. *Monstrilla* de tous les autres Copépodes.

A peu près à la même époque, Kröyer (49) décrivait sous le nom de *Thaumaleus typicus* (antérieurement figuré sous le nom de *Thaumatoëssa*, dans l'Atlas de Gaimard), un autre Copépode que ses caractères font rentrer dans la famille des Monstrillides, air Giesbrecht le montra plus tard.

<sup>1</sup> Je me bornerai à un historique très bref en indiquant seulement augmentations et les modifications qu'a subies cette famille au point de connaissance des espèces. Je réserve pour les chapitres spéciaux du par. les rapports avec les autres Copépodes la discussion de ces points.

En 1857, sir John Lubbock rencontrait, parmi un certain nombre d'Entomostracés nouveaux, de Weymouth, un exemplaire ♂ du genre si remarquable de Dana et qu'il décrivait sous le nom de *M. Anglica*. Puis Claparède (63) observe à Saint-Waast-la-Hougue des individus mâles et femelles de Monstrillides; il les décrit d'une façon complète et les désigne sous le nom de *M. Danae*. La même année, Claus (63), dans son travail sur les Copépodes libres, enrichit le g. *Monstrilla* d'une espèce nouvelle trouvée à Helgoland et qui reçoit le nom de *M. helgolandica*.

Pendant une période assez longue, l'état de nos connaissances sur ces Copépodes reste stationnaire; en 1877, Kriczagin rencontre dans la mer Noire trois espèces du g. *Monstrilla*<sup>1</sup>; Möbius (84 et 87) signale ensuite l'espèce de Claparède, *M. Danae* dans, le Kieler Bucht.

Dans ces dernières années, en même temps qu'une impulsion active est donnée aux recherches sur le Plankton, nos connaissances sur les Monstrillides pélagiques augmentent, et Thompson en signale dans toute une série de travaux relatifs à la faune des Copépodes. Dans ses premières notes (87 et 88 a), Thompson signalait, parmi les Copépodes recueillis les uns aux Canaries, les autres à Puffin-Island, une forme qu'il appelait *Cymbasoma*, pour laquelle il créait la famille des *Cymbasomatidae*. Il décrit le *C. rigidum* (Ténériffe), le *C. Herdmanni* (Puffin-Island) et d'autre part des exemplaires rencontrés par Scott (89) dans le Firth of Forth et par Sinel à Jersey, furent rapportés à la deuxième espèce.

En 1890, Bourne rencontre un certain nombre de *Monstrilla* dans la baie de Plymouth; il réunit de plus un matériel qui lui permet de faire une étude d'ensemble. Il décrit *M. longispinosa* et donne une description d'autres espèces insuffisamment connues. Cet auteur, discute de plus, dans son travail, la valeur des caractères spécifiques des diverses espèces du g. *Monstrilla*; il en fait une révision et une classification, il fait rentrer le g. *Cymbasoma* et, par conséquent, la

<sup>1</sup> *M. pontica*, *M. intermedia*, *M. longissima*; cité d'après POPPE (91, p. 144).

famille des *Cymbasomatidae* de Thompson dans le g. *Monstrilla*. Ce dernier auteur (90) reconnaît le bien fondé de la synonymie indiquée par Bourne, dans une note intitulée : *Monstrilla and the Cymbasomatidae*, et il y discute de plus la place des Monstrillides parmi les Copépodes ainsi que leur mode supposé de vie antérieure.

Enfin nous arrivons au grand travail de Giesbrecht, sur les Copépodes pélagiques du golfe de Naples (92). Cet auteur fait revivre le g. *Thaumaleus* oublié depuis Kröyer, et il étudie outre les espèces de Naples, rentrant dans les deux genres *Monstrilla* et *Thaumaleus*, plusieurs autres espèces. Il délimite nettement le caractère des deux genres, donne les diagnoses des espèces, et il en fait une soigneuse révision. Giesbrecht précise, de plus, la place des Monstrillides dans la classification des Copépodes, comme je l'ai indiqué dans l'introduction. En un mot, l'auteur des *Pelagischen Copepoden* met au point tout ce qui concerne la bibliographie, la synonymie, la diagnose des deux genres et des diverses espèces qu'ils comprennent.

Depuis le mémoire de Giesbrecht, plusieurs travaux faunistiques mentionnent ou renferment la description de Monstrillides. Timm (93 et 94) décrit et figure plusieurs espèces : *Thaumaleus Thompsonii*, *Monstrilla helgolandica*, *M. grandis*; il augmente le genre *Thaumaleus* d'une espèce *Th. germanicus*. Karawaiew (94), donne la description en russe de *M. Ostroumowii*; mais les dessins permettent de rapporter cette espèce g. *Hæmocera*.

Enfin viennent, en 1895 et 1896, les notes de Giard, les miennes en 1896 et 97, puis celle de Giesbrecht (97). Giard signale le premier le parasitisme du g. *Thaumaleus*. Cette question du parasitisme trouvera mieux sa place dans le chapitre spécial qui en traite, et j'y renvoie le lecteur. Je me contenterai de signaler l'introduction, dans la taxonomie, du nouveau genre *Hæmocera* que je créai pour *M. Danae* et pour plusieurs autres espèces au du même type.

## III. ORGANISATION DU MONSTRILLIDE ADULTE

Type : *Hemocera Danae* (Clpd) Malaquin.

Syn. : *Monstrilla Danae*, Claparède, 1863 (Saint-Waast-la-Hougue).  
— — Bourne, 1890 (Plymouth).

*Hemocera Danae*, Malaquin, 1896 (Pas-de-Calais, Roscoff).

J'ai choisi pour la description de l'adulte libre et pélagique l'espèce décrite, pour la première fois, par Claparède, parce que c'est celle que j'ai pu le mieux étudier aux deux points de vue de l'adulte libre et du développement. Comme le genre *Hemocera* est intermédiaire, par ses caractères, entre les deux genres *Thaumaleus* et *Monstrilla*, et que les différences entre les trois genres sont d'ordre secondaire, il est aisé de comprendre que l'on aura une idée suffisante de la famille tout entière par la description de ce type. Nous verrons, du reste, plus loin que, dans l'évolution des espèces que j'ai observées, il y a identité complète dans les phénomènes constatés ; d'autre part, le chapitre suivant, consacré à un résumé taxonomique, indiquera les caractères morphologiques des deux autres genres de la famille.

*H. Danae* se rencontre dans les pêches au filet fin ; mais c'est surtout dans les bacs où j'isolai des *S. Dysteri* infestées que je me suis procuré le matériel d'étude de cette espèce. Lorsqu'en effet, l'on place des touffes de l'Annélide infestée dans des cristallisoirs, l'on ne tarde pas à observer une sortie en masse des Monstrillides. La sortie est souvent prématurée à cause des conditions de l'observation, mais dans le nombre, l'on rencontre de nombreux exemplaires complètement mûrs. Dans certaines colonies infestées, c'est par centaines que je pouvais recueillir les *H. Danae* ; les mâles sont toujours plus nombreux que les femelles.

## 1. MORPHOLOGIE EXTERNE

Le corps a une section sensiblement circulaire. Il se divise, comme chez les Copépodes normaux, en trois régions : le céphalon, le thorax et l'abdomen. Le premier segment du thorax est soudé au céphalon pour former le céphalothorax.

Passons successivement en revue les différentes régions avec les appendices qu'elles portent (v. principalement pl. II, fig. 1 à 5 ; fig. 1 et 2, 3, 4, 5, dans le texte).

*Céphalon.* — Le céphalon, qui porte d'ordinaire les cinq paires d'appendices suivants : 1° antennes antérieures ou antennules ; 2° antennes postérieures ou antennes proprement dites ; 3° les mandibules ; 4° les premières maxilles ; 5° les secondes maxilles simples ou dédoublées, ne comprend chez notre Monstrillide adulte qu'une seule paire d'appendices, la plus antérieure, c'est-à-dire les antennules. Il présente un orifice ventral très petit : la bouche, et antérieurement sous la cuticule, l'œil ou plutôt les trois yeux volumineux chargés de pigment et dont la structure sera étudiée d'autre part (fig. 2 b, pl. II).

Au lieu d'être terminé antérieurement par un prolongement plus ou moins acuminé et formant le rostre, le céphalon se termine brusquement, la paroi dorsale tombant presque à pic ou étant légèrement arrondie. Nous verrons, dans le cours de l'ontogénèse, qu'il a existé un prolongement rostral très développé, lequel a été ensuite résorbé vers la fin de l'évolution parasitaire (v. principalement pl. IV, fig. 32).

Sur la face ventrale, un peu en avant de la bouche et symétriquement, l'on remarque deux dépressions (fig. 2 b) déjà observées et figurées par Bourne (90, pl. XXXVII, fig. 1, 4, 5 ; p. 569). Cet auteur est assez perplexe sur la nature de ces deux formations. Il les avait d'abord prises pour des rudiments de la seconde paire d'antennes à cause de leur situation en arrière des antennes antérieures : « At first I was inclined to consider them as the rudiments of the second

antennae. » Mais, par l'étude plus attentive des coupes, il crut qu'il s'agissait de l'orifice de glandes analogues aux glandes vertes des Décapodes et de quelques Amphipodes, ou bien encore semblables aux glandes s'ouvrant à la base des secondes antennes chez certains Nauplius. La première opinion de Bourne se rapproche plus de la réalité; il est intéressant de constater que, dans les deux cas, cet auteur rapporte l'origine de ces formations à une production de la seconde paire d'antennes.

Ces dépressions de forme irrégulièrement circulaire, avec des stries les unes concentriques, les autres radiaires, correspondent à l'insertion de deux appendices qui sont tombés à l'époque de la libération du Monstrillide, et ces deux appendices sont homologues comme nous l'indiquons plus loin aux antennes postérieures (pl. II, fig. 6).

La taille relative du céphalon (uni au premier somite thoracique) est très différente dans les deux sexes, et c'est là même une des causes, sinon la plus considérable, au moins la plus apparente du dimorphisme sexuel. Chez la femelle, le céphalon est beaucoup plus développé que chez le mâle. Cette inégalité tient au développement considérable des ovaires chez la première, ce qui exige, en conséquence, un développement corrélatif de cette région; chez le mâle, les testicules n'occupent qu'un volume beaucoup plus restreint; et encore la plus grande partie de cette région est-elle occupée par une musculature puissante, presque absente dans la région correspondante de la femelle. Il résulte de cette disproportion dans le céphalon des deux sexes que le mâle est grêle, élancé, tandis que la femelle a le corps plus allongé, mais aussi plus épais et plus lourd.

*Antennes antérieures.* — 1° de la femelle. — Elles sont formées de quatre articles inégaux qui portent: 1° des soies courtes et acérées, épineuses; 2° des soies tactiles allongées; 3° des soies semblables avec de minces filaments disposés sur deux rangées et leur donnant un aspect penné; 4° des soies olfactives pénicillées. La répartition de ces différentes formes de soies et leurs dimensions

respectives ont été figurées sur les différents dessins de la planche II (fig. 1, 2, 3); je ne crois donc pas utile d'en donner une description détaillée, puisqu'il suffit de se reporter aux dessins ci-dessus indiqués. Comme on peut le remarquer, les antennes, formées d'un petit nombre d'articles, sont courtes; elles sont dirigées en avant et ne présentent que des mouvements de latéralité peu prononcés.

Les muscles moteurs qui les actionnent sont insérés sur les parois du céphalon, à droite et à gauche des yeux; ils sont striés, disposés en deux faisceaux principaux qui s'étendent inégalement dans la longueur de l'appendice.

Les antennes sont de plus colorées par des amas de pigment jaune ou jaune-verdâtre.

2° *Du mâle.* — Les antennes antérieures du mâle sont proportionnellement plus longues que celles de la femelle et présentent cinq articles au lieu de quatre; elles sont plus riches en soies que dans l'autre sexe, et elles portent, de même, les différentes formes épineuses, tactiles simples, tactiles plumeuses et pénicillées ou olfactives.

Elles présentent en outre la modification si répandue chez les Copépodes mâles, et qui consiste en une adaptation de cet appendice pour la fonction préhensile, lors de la réunion des sexes. Chez *Ilæmocera Danae*, le dernier article, plus long que les précédents et aussi plus grêle, peut, en effet, se recourber jusqu'à l'angle droit, formant ainsi une sorte de pince géniculée. Cet article est de plus terminé par une forte soie placée dans le prolongement même de l'antenne et vraisemblablement destinée à faciliter la préhension.

*Bouche.* — La bouche est un orifice ventral situé en avant du céphalon; elle correspond à une légère dépression de la cuticule et son diamètre est très petit. L'orifice buccal de *H. Danae*, pas plus que celui des autres Monstrillides, n'est protégé ni par des lèvres saillantes, ni entouré, comme nous le savons, par des appendices masticateurs; sa petitesse même indique de suite, sans connaître l'anatomie du crustacé, que c'est là un orifice non fonctionnel.

En arrière le céphalon se prolonge, par le premier somite thoracique, avec lequel il est soudé; il est impossible, tant dans un sexe que dans l'autre, d'établir une limite entre ces deux régions. Chez le mâle, le corps va régulièrement en se rétrécissant jusque vers l'insertion de la première paire de pattes thoraciques; chez la femelle, le céphalothorax, plus renflé en son milieu qu'à son extrémité antérieure, va diminuant vers son extrémité thoracique.

**Thorax.** — C'est la région qui a conservé, ainsi que l'abdomen, la forme la plus typique, soit par son aspect général, soit par la structure de ses appendices. Elle comprend les cinq somites normaux des Copépodes, le premier étant, comme je l'ai dit déjà, soudé au céphalon. Les somites thoraciques suivants, c'est-à-dire les 2<sup>e</sup>, 3<sup>e</sup>, 4<sup>e</sup> et 5<sup>e</sup>, sont indépendants, et la taille de chacun d'eux va en diminuant peu à peu vers l'abdomen. La section d'un somite est circulaire, légèrement carénée sur la ligne médiane ventrale.

**Pattes thoraciques.** — Les pattes thoraciques sont des appendices typiques de Copépode; elles montrent les parties essentielles qui existent chez les espèces pélagiques; elles sont biramées et portent de longues soies natatoires. Leur nombre est d'une paire par segment; mais chez la femelle, la 5<sup>e</sup> paire de pattes thoraciques est moins développée que les précédentes et chez le mâle elle fait défaut.

Les appendices thoraciques sont construits sur le même plan chez le mâle et chez la femelle. Aussi nous suffira-t-il de décrire une patte thoracique de la femelle.

La patte thoracique est formée d'une partie basilaire, le protopodite; elle supporte deux rames représentant l'exopodite et l'endopodite.

Le protopodite est inséré sur la face ventrale du somite; il présente deux articles. Le premier, articulé avec le segment, est plus développé, plus long et plus épais que le second.

En avant et en arrière du protopodite existent deux sillons qui semblent le diviser longitudinalement et prolonger en quelque sorte

la bifurcation qui produit l'exopodite et l'endopodite. Cette partie basilaire présente comme production sétigère, une soie unique

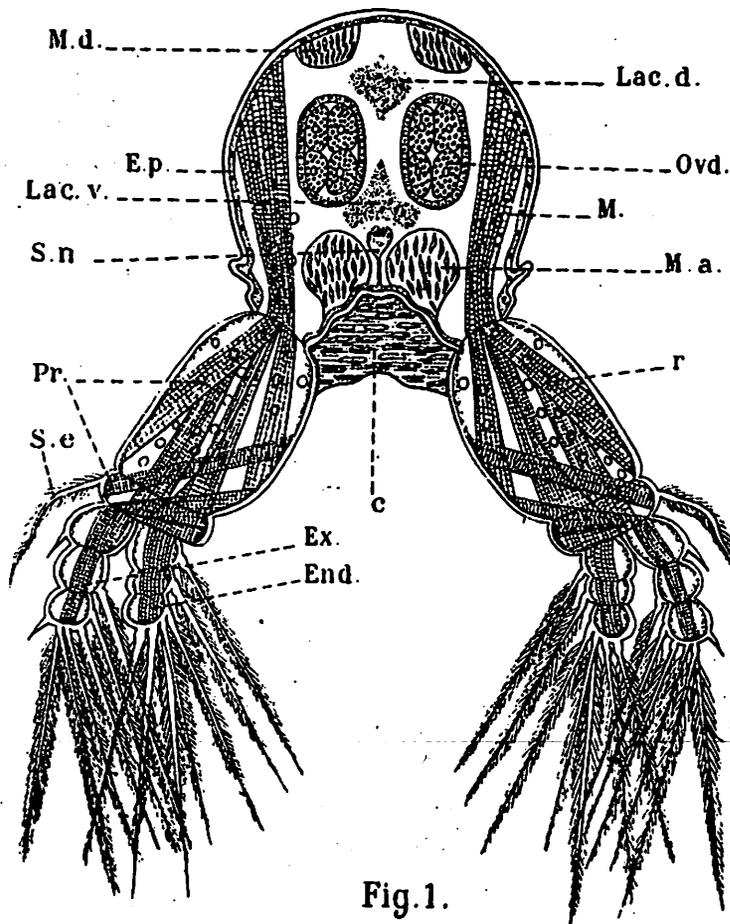


Fig. 1.

*Hemocera Danae* ♀. — Section transversale passant par le 3<sup>e</sup> somite thoracique avec ses appendices.

*Ep*, épiderme et cuticule revêtante; *M*, muscle dorso-ventral pénétrant dans la base des pattes thoraciques; *M. d*, muscle dorsal; *M. a*, muscle ventral; *S. n*, cordon nerveux ventral; *Lac. d*, lacune sanguine dorsale; *Lac. v*, lacune sanguine ventrale; *Ovd*, oviducte; *Pr*, protopodite avec une soie externe, *S. e*, sur le 3<sup>e</sup> article; *Ex*, exopodite; *End*, Endopodite; *c*, pièce chitineuse, couplant la base des pattes thoraciques; *r*, gouttelettes huileuses de réserve.

insérée sur le bord externe du 2<sup>e</sup> article, et dont la dimension est maxima sur *pth*<sup>3</sup>, très petite sur *pth*<sup>4</sup> et *pth*<sup>1</sup>, moyenne sur *pth*<sup>2</sup>.

Les deux paires natales sont formées chacune de trois articles. Les trois articles de l'exopodite portent des soies plumeuses ou des épines ainsi distribuées :

Le 1<sup>er</sup> article porte 4 épines externes ;

Le 2<sup>e</sup> article porte 1 soie interne ;

Le 3<sup>e</sup> article porte 3 soies internes ou terminales et une épine externe. Il existe donc au total 2 épines externes et 6 soies internes,

Les trois articles de l'endopodite ne portent que des soies au nombre de 7 ainsi réparties :

Le 1<sup>er</sup> article porte 1 soie interne ;

Le 2<sup>e</sup> article porte 1 soie interne ;

Le 3<sup>e</sup> article porte 5 soies internes ou terminales.

Cette répartition des soies et épines paraît assez constante pour tous les Monstrillides.

Les parties basales des pattes thoraciques d'un même somite sont réunies entre elles par un pont chitineux. Ce repli, très fréquent chez les Copépodes pélagiques, couple pour ainsi dire les deux pattes natales d'un même somite et sert à régulariser les mouvements de natation.

5<sup>e</sup> patte thoracique de la femelle. — Elle est beaucoup moins développée que les précédentes. La partie basale non segmentée comprend un exopodite formé d'une seule pièce et supportant 3 soies, et un endopodite réduit à un moignon sans aucune production sétigère.

Abdomen. — 1<sup>o</sup> Chez la femelle. — L'abdomen comprend chez *Hæmocera Danae* ♀ trois segments distincts, plus la furca. Le premier somite abdominal est le segment qui porte les orifices et les appendices génitaux ; il existe donc chez la femelle de cette espèce deux segments ordinaires entre le segment génital et la furca. C'est là, comme nous le verrons, une des caractéristiques du g. *Hæmocera* par rapport aux g. *Thaumaleus* et *Monstrilla*.

Le segment génital est plus large et plus long que les segments suivants. Sa longueur dépasse celle des deux segments suivants

réunis ; sa région postérieure est, sur certains exemplaires, délimitée par une légère constriction qui le fait ressembler à un somite double. Cette forme est, en somme, compréhensible, puisque l'on admet généralement que le premier segment abdominal est un segment complexe (dans la femelle du g. *Monstrilla*, ce segment est dédoublé, de sorte que l'abdomen possède un segment de plus que chez *Hæmocera*).

Les orifices génitaux sont difficiles à distinguer ; et dans aucun des dessins qui accompagnent les différents travaux sur la morphologie de l'adulte, il n'y a d'indication sur leur situation.

Si l'on examine par la face ventrale le premier somite de l'abdomen, on aperçoit sur le tiers antérieur une forte éminence chitineuse en arc de cercle supportant deux grosses soies très longues qui se prolongent en arrière et atteignent environ trois fois la longueur de l'abdomen. La surface de ces soies est rugueuse, irrégulière ; avant leur terminaison en pointe, elles présentent un renflement. Ce sont les soies destinées à supporter le sac ovigère, lorsque les œufs ont été pondus.

Beaucoup d'auteurs (Bourne, Giesbrecht, etc.) figurent ces soies comme étant soudées à leur base sur une certaine étendue ; il n'en est rien chez notre espèce ; leur insertion sur l'éminence chitineuse basilaire est distincte. Il en est de même chez les autres espèces du g. *Hæmocera*.

Les deux conduits génitaux oviductaires viennent se terminer un peu en arrière des soies génitales. Ils s'accolent ventralement aux parois du corps et présentent chacun un petit orifice.

Je n'ai pas observé de pore de fécondation, et, sans en contester l'existence, je ne l'ai pas vu chez les femelles avant ou après la ponte.

Les deux segments abdominaux qui suivent le génital sont d'égale dimension.

La furca présente sur chacune de ses divisions trois soies divergentes régulièrement effilées et barbelées de filaments très fins diminuant progressivement de taille vers la pointe.

*Abdomen du mâle.* — L'abdomen du mâle comprend quatre segments en outre de la furca, c'est-à-dire un de plus que chez la femelle.

Le premier segment abdominal porte, comme chez la femelle, un appendice génital qui comprend une partie basilaire et deux appendices cylindriques divergents.

Avant la mue qui suit la mise en liberté, les spermatophores sont engagés par leur extrémité terminale dans la partie basilaire. Après la mue, les spermatophores s'engagent respectivement par leur extrémité dans les appendices droit et gauche et font saillie par les orifices terminaux. C'est dans cette situation qu'ils ont été figurés dans les dessins nos 4 et 5 de la pl. II.

Les trois segments abdominaux qui sont compris entre le génital et le furcal sont sensiblement égaux en longueur, mais diminuent légèrement de largeur.

Les deux branches de la furca présentent, comme chez la femelle, de fortes soies divergentes et barbelées; leur nombre est de quatre sur chacune des branches furcales.

## 2. ORGANISATION INTERNE

Dans cette étude de la structure interne, je n'indiquerai que les grands traits de l'organisation; ce sera une étude préliminaire destinée à faciliter la compréhension des phénomènes ontogéniques. Dans l'exposé de ces derniers, nous serons amenés tout naturellement à la connaissance anatomique et histologique de l'adulte en suivant la différenciation des organes.

*Téguments.* — La structure des téguments est très simple chez l'adulte capturé dans les pêches au filet fin. Mais chez le Monstrillide qui vient de sortir de l'hôte, la cuticule chitineuse est double; cela tient à ce qu'il existe une mue au début de la vie libre. Lors de l'éclosion, les deux enveloppes cuticulaires coexistent. Après la mue, les soies, masquées auparavant par l'enveloppe cuticulaire externe, apparaissent nettement avec leurs barbelures.

L'épiderme de l'adulte est réduit à une couche extrêmement mince, dont il est impossible de délimiter les éléments; à mesure que la vie libre s'avance, ces cellules épidermiques finissent par disparaître, et nous verrons que le cephalothorax de la femelle, après la ponte, ne présente extérieurement que la cuticule (pl. III, fig. 3).

*Rudiment du tube digestif.* — Il existe, comme cela a été indiqué, un orifice buccal. Cette bouche minuscule donne accès dans un tube étroit, revêtu intérieurement de chitine. Chez les individus du sexe mâle et chez les femelles à leur sortie, ce tube se dirige vers la face dorsale en s'inclinant légèrement vers l'arrière, pénètre à travers le système nerveux et se termine en cul-de-sac à peu près à égale distance de la face dorsale et de la face ventrale. La structure de ce rudiment est très simple; il consiste en un épithélium revêtant et sécrétant le tube chitineux interne. Il correspond à une invagination stomodéale ectodermique.

C'est là tout ce qui existe, en fait de tube digestif. Mais il se produit au début de l'ontogénèse, et l'on peut en retrouver des vestiges chez l'adulte, un amas de cellules embryonnaires qui représentent les éléments endodermiques indifférenciés. Cet amas est accolé contre le cerveau, et le stomodeum se termine contre lui.

*Système nerveux.* — Le système nerveux ne présenterait rien de remarquable, et il ne s'écarterait pas de la structure qu'il offre d'ordinaire chez les Copépodes, si l'état rudimentaire du pharynx ne venait en quelque sorte modifier les rapports du cerveau et de la masse nerveuse sous-œsophagienne. La présence d'un tube stomodéal étroit, au lieu d'un pharynx ordinaire aboutissant à un estomac, disposition qui nécessite la séparation nette des masses nerveuses supra et sous-œsophagienne, amène une coalescence presque complète entre la partie dorsale et ventrale du système nerveux.

Le cerveau est limité en avant par les trois yeux volumineux, contre lesquels il vient buter. En arrière, il se prolonge dans la cavité du céphalon, sans adhérer aux parois du corps.

Le cordon ventral ganglionnaire s'étend dans toute la longueur du

céphalothorax et des segments thoraciques, il cesse avant l'abdomen. Les ganglions sont beaucoup plus nets chez le mâle que chez la femelle. Chez cette dernière, le système nerveux ventral est un cordon d'un calibre à peu près uniforme dans toute sa longueur. Chez le mâle, en arrière de la masse sous-œsophagienne, la chaîne nerveuse présente plusieurs ganglions distincts et compris dans le céphalon.

L'absence de ganglions céphalothoraciques chez la femelle se conçoit aisément; elle est liée à la disparition des appendices de cette région. La présence des ganglions nettement accusés chez le mâle, malgré le manque d'appendices céphalothoraciques, ne peut s'expliquer que par l'existence dans cette région d'une musculature très puissante.

*Organes des sens.* — Les organes des sens spéciaux sont :

1° Les *soies tactiles* des antennes, dont il a été question ;  
2° Les *soies olfactives*, de forme pénicillée qui existent également sur les antennes antérieures ;

3° Enfin les *yeux*, dont je vais donner ici une étude macroscopique, renvoyant pour leur étude histologique et pour leur développement au chapitre où sera traitée la différenciation des organes.

Les yeux, au nombre de trois, sont très volumineux chez les Monstrillides. Ils occupent chez le mâle toute la région antérieure ou frontale du céphalothorax et en emplissent toute la largeur et toute l'épaisseur, tandis que chez la femelle, il reste un espace vide entre les parois du corps et les yeux. Chez le mâle, non seulement les yeux sont plus développés proportionnellement que dans l'autre sexe, mais ils le sont aussi d'une façon absolue. Leur disposition et leur structure est fondamentalement la même.

Les organes visuels sont formés de trois coupes pigmentaires, dont chacune comprend un peu plus que la moitié d'une sphère et disposées ainsi : deux vers la face dorsale, une vers la face ventrale. Elles sont juxtaposées et réunies au centre par leur surface convexe. Le pigment est abondant, de couleur brun rougeâtre foncé.

L'intérieur de chaque coupe est occupé par des éléments clairs venant affleurer à la surface. Ces éléments, observés sur le vivant, sont très réfringents; sur les individus fixés et montés, ils se décomposent, si l'on observe la surface externe de la coupe, en polygones assez réguliers, au nombre de 9, de forme sensiblement hexagonale (pl. I, fig. 2 b.)

Comme je l'ai indiqué, nous étudierons le développement et la structure histologique de ces organes, en même temps que l'ontogénèse.

*Musculature* (v. fig. 4 à 5, pl. II; fig. 80 à 84, pl. III). — La musculature, très développée principalement chez le mâle, comprend : 1° les muscles généraux du céphalothorax, du thorax et de l'abdomen ; 2° la musculature des appendices, en y comprenant les muscles communs au tronc et à l'appendice. Les muscles sont tous striés.

1° *Musculature générale du corps.* — Étudions-la d'abord chez le mâle. Les muscles céphalothoraciques forment trois groupes symétriques à direction longitudinale. Le premier est formé de deux muscles dorsaux (*M. d.*) composés chacun de deux faisceaux de fibres; le second par deux muscles latéro-dorsaux, très voisins du groupe précédent, comprenant chacun trois faisceaux; le troisième groupe, par deux muscles ventraux, plus larges que les précédents et possédant cinq faisceaux chacun.

Dans la région postérieure du céphalothorax, dont le diamètre est plus étroit, ces muscles sont serrés les uns contre les autres. Ils s'écartent davantage, s'étalent dans la partie antérieure du céphalon et vont se terminer sur les téguments dans la partie contiguë à la région oculaire.

Dans les segments thoraciques et abdominaux, il n'existe plus que deux groupes de muscles longitudinaux qui vont en s'amincissant presque dans la furca où ils se terminent. L'un dorsal, est le prolongement des deux groupes dorsaux et latéro-dorsaux du céphalothorax, l'autre est ventral. Ils arrivent à se fusionner dans les deux branches furcales.

Chez la femelle, la musculature du céphalothorax est extrêmement réduite. Elle n'existe que dans la partie correspondant au premier somite thoracique et s'étend un peu en avant (fig. 1, 2<sup>a</sup>, 3). L'on y retrouve les muscles dorsaux et ventraux s'insérant en éventail sur les parois du corps et se continuant dans les différents somites du thorax et de l'abdomen avec la disposition qui a été indiquée plus haut chez le mâle.

### 2<sup>o</sup> *Musculature spéciale.*

a) *Des antennes antérieures.* — Les muscles antennaires s'unissent sur la région antérieure céphalique, à droite et à gauche des yeux. Ils se partagent en deux groupes principaux cheminant dans la cavité de l'appendice. Ils envoient des branches accessoires se fixant sur les différents articles.

b) *Des yeux.* — Deux muscles latéraux à direction légèrement descendante vers la face ventrale s'attachent d'une part sur les téguments, d'autre part sur les yeux latéraux.

c) *Des pattes thoraciques.* — Les muscles moteurs des appendices locomoteurs comprennent deux sortes de muscles : les uns extrinsèques sont en grande partie situés dans le somite thoracique, les autres intrinsèques sont placés en totalité dans l'intérieur du membre (v. fig. 4 à 5; fig. 1 dans le texte).

*Muscles extrinsèques.* — Pour chaque patte thoracique, il existe un groupe musculaire formé de cinq faisceaux de fibres striées avec la même disposition pour les différents somites; dans les deux sexes. Chaque groupe s'insère en éventail sur les téguments dorsaux, traverse la cavité du corps en se dirigeant vers la partie ventrale du somite au point où s'articule le protopodite du membre thoracique. Les cinq faisceaux, d'abord écartés et étalés, se rapprochent et se serrent les uns contre les autres pour pénétrer dans l'intérieur du membre.

*Muscles intrinsèques.* — Les muscles intrinsèques sont répartis par faisceaux parcourant plus ou moins obliquement la longueur des deux articles du protopodite (v. fig. 1. dans le texte). Ces

faisceaux sont, d'une part, ceux qui pénètrent du somite dans le protopodite et qui vont se jeter sur ses parois, et, d'autre part, des faisceaux obliques qui actionnent l'exopodite et l'endopodite.

Deux faisceaux obliques, presque transversaux par rapport à l'axe de l'appendice, servent à imprimer les mouvements à l'exopodite. Il existe également deux faisceaux plus courts et à trajet longitudinal servant à actionner les endopodites.

*Système cavitaire, circulation.* — Le système cavitaire se confond complètement avec le système circulatoire. Il n'y a ici aucun organe spécial pour la propulsion du sang; il n'existe pas davantage de vaisseau ou même de lacune endiguée par des parois, bien qu'il y ait, ainsi que nous le verrons en étudiant le développement, un courant sanguin déterminé.

Les espaces interorganiques sont dépourvus de parois propres. Il n'y a pas trace d'endothélium, tant sur les parois du corps qui limitent la cavité du corps que sur les muscles qui la traversent.

Chez l'adulte, on peut dire que la circulation sanguine n'existe plus. Il persiste quelques espaces sanguins où les éléments figurés disparaissent rapidement. Le sang ne se renouvelle pas, en effet, puisque l'animal ne peut prendre aucune nourriture. Mais il emporte avec lui quelques substances de réserve.

*Substances de réserve.* — Elles consistent en gouttelettes huileuses de couleur brun rougeâtre disséminées dans la cavité du corps et principalement *le long des muscles*. Ces substances de réserve sont donc disposées pour ainsi dire parallèlement au système musculaire (v. fig. 4 à 5). C'est ainsi que le céphalothorax des mâles en est abondamment pourvu, tandis que la même région chez la femelle n'en présente que dans la partie correspondant au premier segment thoracique.

La quantité de substances de réserve ainsi représentée par les globules sphériques, huileux et colorés, diminue à mesure de l'éloignement de la mise en liberté du Copépode; elles sont brûlées pendant cette période de locomotion active et rapide. Il est vraisemblable

que ce dépôt d'aliments huileux est consommé directement par les muscles, dont le travail est considérable. Le tissu musculaire est celui qui disparaît le dernier dans cette vie éphémère. En effet, ainsi que nous le verrons, tous les organes sont frappés de dégénérescence; dans cette atrophie régressive, le système des muscles striés est encore respecté, et le Monstrillide nage activement alors que les yeux ont complètement disparu. D'autre part, la répartition des substances de réserve sur les muscles eux-mêmes, et en rapport avec le développement des muscles dans certaines régions (céphalothorax du mâle), rend très vraisemblable cette supposition.

*Organes génitaux.* — 1° Chez la femelle. — a) Avant la ponte (fig. 1 et 2<sup>a</sup>, pl. II), les ovaires, dont les produits sont mûrs au moment où la vie libre commence, remplissent toute la cavité céphalothoracique. Les œufs sont verts<sup>1</sup> et forment deux masses allongées, symétriques, fusionnées en avant, où la masse ovarienne s'avance jusqu'à une petite distance du cerveau (fig. 2 a, 2 b). Puis les deux moitiés de l'ovaire s'étendent parallèlement en arrière pendant toute la longueur du céphalothorax et en diminuant peu à peu d'épaisseur. Elles se continuent directement par les deux oviductes qui prolongent la glande génitale, traversent les différentes somites du thorax et se terminent dans le premier segment abdominal, en arrière de la plaque chitineuse portant les deux longues soies destinées à soutenir le sac ovigère.

b) *Après la ponte.* — Je n'ai pas vu l'accouplement. Mais j'ai pu récolter dans les bacs d'observation une femelle avec un sac ovigère intact que j'ai représenté pl. II, fig. 3. J'ai observé, d'autre part, comme je l'indiquerai plus loin, des individus femelles provenant, l'une d'une pêche pélagique et deux autres se rapportant à *Thaumaleus Thompsonii* et *Th. rigidus*, qui m'ont été communiqués par I.-C. Thompson, mais les sacs ovigères de ces femelles étaient incomplets et ne présentaient plus qu'un petit nombre d'œufs très avancés.

Le sac ovigère est supporté par les deux longues soies génitales, et

<sup>1</sup> Dans quelques cas exceptionnels, j'en ai observé de jaune brun.

les œufs y sont agglutinés par une substance muqueuse. Ce mucus est produit dans la partie terminale des deux oviductes dont les parois épithéliales sont formées par des cellules sécrétantes (fig. 84 a, pl. VII, *ovd*). Le sac ovigère est de forme assez irrégulière, de couleur verte naturellement, comme les œufs. Il est épais, allongé dans le sens des soies; sa production a lieu après la mue.

*Modifications que présente la femelle par suite de la ponte.* — Comme nous l'avons dit, le céphalothorax est complètement occupé par les œufs mûrs. Lorsque ces derniers sont pondus, la cavité céphalothoracique se vide à peu près complètement. Il ne reste plus en avant que les yeux et le cerveau. Tout l'espace compris entre ces organes et le premier somite thoracique est tapissé par la paroi mince épidermique. Cette paroi se décolle et se rétracte, vers le milieu du corps, quand les œufs ont quitté leur situation primitive; seule la cuticule reste en place. Il en résulte que cette région du corps conserve son aspect extérieur (fig. 3), mais que la cuticule en forme uniquement la paroi. L'épiderme rétracté dans l'axe du corps forme un tractus qui part du cerveau et des yeux et s'étend jusqu'au segment thoracique. On y reconnaît, quand l'état de dégénérescence n'est pas trop avancé, le cordon nerveux ventral qui a suivi le mouvement de la couche épidermique. Mais le décollement n'a pas lieu dans la partie où le stomodeum s'insère sur la bouche; de sorte que le tractus axial est relié par le pharynx rudimentaire à la paroi ventrale du corps.

2° *Chez le mâle.* — Les produits sexuels mâles ont abandonné leur situation primitive dans le céphalothorax, au moment de la mise en liberté; ils sont contenus à cette période de l'existence dans deux spermatophores. Au début de la vie libre et avant la mue, les deux spermatophores sont contenus dans les canaux déférents droit et gauche. Ils occupent les derniers segments thoraciques (3<sup>e</sup>, 4<sup>e</sup> et 5<sup>e</sup>) et leur extrémité distale est engagée dans la partie basilaire des appendices génitaux situés sur la face ventrale du premier segment de l'abdomen (v. plus haut).

Après la mue, les spermatophores s'engagent respectivement dans chacun des appendices du mâle et font saillie à leur extrémité (fig. 4 et 5).

Comme j'y ai fait allusion déjà, il existe une mue au début de la vie libre et pélagique. L'aspect du Monstrillide avant et après cette mue varie, quant aux appendices sétigères. La première enveloppe cuticulaire, l'externe qui doit tomber, engaine la plus grande partie des soies antennaires, et, d'autre part, les soies des pattes thoraciques, ainsi que les grandes soies furcales, ne prennent leur aspect plumeux qu'après la chute de la cuticule externe. Celle-ci précède en quelque sorte la maturité sexuelle complète. La figure 1 montre une femelle avant la mue, les figures 2 a et 3 sont dessinées d'après des exemplaires qui ont mué.

### 3. DIMORPHISME SEXUEL

Les différences sexuelles ont été signalées dans les pages qui précèdent, à propos de chacun des organes. Les individus mâles et femelles, ainsi qu'on a pu le voir, présentent un certain nombre de caractères qui leur sont propres; toutefois il n'existe pas entre eux un dimorphisme bien considérable. Les deux sexes ont, en effet, le même genre de vie à l'état adulte, et les conditions de leur évolution sont les mêmes. Pour marquer nettement les différences sexuelles, j'ai résumé ci-dessous les caractères des individus adultes mâles et femelles de *Hæmocera Danae*.

#### ADULTE ♀

Taille de 2<sup>mm</sup> à 2<sup>mm</sup> $\frac{1}{2}$

Corps épais; céphalothorax renfermant les organes génitaux très développé, dont le contenu se vide après la ponte; les parois du corps et le cordon nerveux ventral se rétractent alors au centre de la cavité céphalothoracique.

#### ADULTE ♂

Taille de moitié plus petite  
1<sup>mm</sup> à 1<sup>mm</sup> $\frac{1}{4}$

Le corps est grêle, élancé. Les testicules n'occupent qu'une faible place dans le céphalothorax et les produits sexuels l'ont abandonné lors de la mise en liberté.

Les muscles n'existent que dans la partie postérieure de cette région, dont la paroi est alors réduite à la cuticule chitineuse.

Antennes antérieures à 4 articles.

Cinq paires de pattes thoraciques, la cinquième est peu développée.

L'abdomen comprend, outre le segment génital et la furca, deux segments intermédiaires.

Segment génital avec une plaque chitineuse soutenant deux longues soies destinées à supporter le sac ovigère.

Trois soies furcales.

Les trois yeux n'occupent pas toute la largeur de la tête.

Le système nerveux ventral a l'aspect d'un cordon, sans renflement ganglionnaire.

La musculature y est très puissante; les globules huileux de réserve y sont abondants et l'aspect de cette région ne varie pas.

Antennes antérieures à 5 articles; le cinquième est transformé en pince pour la copulation.

Quatre paires de pattes thoraciques, la 5<sup>e</sup> manque totalement.

Il existe trois segments abdominaux entre le segment génital et la furca.

Segment génital présentant deux appendices cylindriques avec une partie basilaire très large. Les spermatophores sont portés par ces appendices.

Quatre soies furcales.

Les trois yeux sont plus développés que dans l'autre sexe. Ils occupent toute la largeur du céphalon, en avant du cerveau.

Le système nerveux ventral présente des renflements ganglionnaires céphalothoraciques.

## IV. LA FAMILLE DES MONSTRILLIDES

## TAXINOMIE

Mon intention n'est pas de faire, dans ce chapitre, la révision de la famille des Monstrillides, ce serait recommencer en grande partie ce qui a été fait d'une façon complète par Giesbrecht (92). Je prendrai donc, comme point de départ, le travail de cet auteur et j'y ajouterai les réflexions qui m'ont été suggérées par mes observations sur les Monstrillides adultes au point de vue de leurs caractères taxonomiques. Comme j'ai principalement étudié des espèces se rapportant au genre *Hemocera*, que j'ai créé en 1896, je m'attacherai à justifier la nécessité de cette nouvelle coupe générique<sup>1</sup>.

Les genres *Thaumaleus*, Kröyer.

*Monstrilla*, Dana.

*Hemocera*, Malaquin.

C'est à Giesbrecht que revient le mérite d'avoir mis de l'ordre et de la clarté parmi les espèces déjà nombreuses dont beaucoup étaient insuffisamment connues ou faisaient double emploi; cet auteur y a ajouté quelques espèces bien décrites. Bourne avait tenté, en 1890 (90, p. 574), une révision de ce groupe. Il avait classé les espèces connues d'après le nombre des soies qu'elles possèdent sur chaque branche furcale: il fit ainsi deux catégories d'espèces, les unes à trois soies, les autres avec six soies furcales.

Dans sa révision systématique, Giesbrecht précisa les caractères employés par Bourne, il les vérifia sur les espèces observées par ses devanciers et sur celles qu'il décrivit lui-même. Il fit deux catégories d'espèces, la première resta dans le genre *Monstrilla* créé par Dana, et pour l'autre, il fit revivre l'ancien genre *Thaumaleus* oublié depuis Kröyer. Voici les diagnoses de ces deux genres d'après Giesbrecht.

<sup>1</sup> De même, je ne traiterai pas ici la question des caractères généraux de la famille, puisqu'ils ont été indiqués dans l'introduction au début de ce mémoire.

*Genus Thaumaleus Kröyer*

Il existe entre le segment génital et la furca, chez la ♀, un seul, chez le ♂ deux segments; 5<sup>e</sup> paire de pattes thoraciques manquant complètement chez le ♂. Furca de la ♀ avec 3 soies; furca du ♂ avec 3 ou 4 soies.

♀ Région antérieure du corps 4-segmentée; région postérieure 3-segmentée. Antennes antérieures 3-4 articulées. Pattes natatoires avec partie basilaire volumineuse, branches (exo- et endopodites) 3-articulées.

♂. Antennes antérieures 5-articulées avec goniculation entre le 4<sup>e</sup> et le 5<sup>e</sup> article; appendice du segment génital bien développé.

*Genus Monstrilla Danae*

Très voisin de *Thaumaleus*, mais: bouche située plus en arrière; entre le segment génital et la furca, il existe 3 segments chez le ♂, tandis que chez la ♀ le premier des trois segments qui suivent le segment génital en est imparfaitement séparé et peut être même confondu avec lui; la 5<sup>e</sup> paire de pattes thoraciques du ♂ se compose d'ordinaire d'une soie assez longue (ou bien d'une soie rudimentaire); l'appendice du segment génital du ♀ est peu développé.

Furca chez le ♂ et chez la ♀ ayant toujours 5 à 6 soies.

La *Monstrilla Danae* de Claparède, dont la ♀ a un abdomen qui possède deux segments entre le segment génital et la furca avec 3 soies furcales, et dont le mâle a trois segments abdominaux intermédiaires et 4 soies furcales, ne rentrait pas facilement dans le cadre de ces deux genres. Giesbrecht, en attendant une étude plus détaillée de ce Monstrillide, le plaçait provisoirement dans le g. *Thaumaleus*, parmi les espèces douteuses (*zweifelhafte Species*) en compagnie de *Th. typicus* Kröyer.

Non seulement les caractères de l'espèce décrite par Claparède sont bien ceux que je viens de résumer, mais plusieurs autres Monstrillides présentent des caractères semblables; j'en ai rencontré deux.

autres formes; et dans les descriptions antérieures, il en existe également qui présentent ces caractères. Ces différentes espèces qui ne rentrent ni dans le genre *Thaumaleus*, ni dans le genre *Monstrilla*, prendront place dans le nouveau genre *Hæmocera*<sup>1</sup> dont voici la diagnose.

*Genus Hæmocera* Malaquin (96)

Entre le segment génital et la furca, il existe chez la ♀ deux segments, chez le ♂ trois segments abdominaux intermédiaires. 5<sup>e</sup> paire de pattes thoraciques manquant complètement chez le ♂. Furca de la ♀ avec 3 ou 4 soies, du mâle avec 4 soies.

Antennes antérieures de la ♀ 4-articulées, du ♂ 5-articulées.

Appendice du segment génital du ♂ très développé.

Le tableau suivant résume les rapports et les différences des trois genres de la famille des Monstrillides.

	THAUMALEUS KROYER	HÆMOCERA MALAQUIN	MONSTRILLA DANAE
Nombre des segments abdominaux intermédiaires entre le segment génital et la furca.	♀	1	2
	♂	2	3
Soies furcales.	♀	3	3-4
	♂	3-4	4
5 <sup>e</sup> paire de pattes thoraciques du ♂.	0	0	1 soie plus ou moins développée.
Antennes antérieures.	♂	3-4	4
	♀	5	5
Appendice du segment génital chez le ♂.	bien développé	bien développé	peu développé
Situation de la bouche dans le céphalothorax.	en avant	en avant	au milieu

Comme ce tableau l'indique, les caractères qui différencient les trois

<sup>1</sup> Ce nom rappelle les appendices tentaculiformes, antennes postérieures modifiées, qui baignent dans le sang d'un hôte et y puisent la nourriture pendant toute l'existence parasitaire.

genres sont principalement tirés du nombre des segments abdominaux et du nombre des soies furcales. Ces deux catégories de caractères se complètent l'un par l'autre. Ils permettent de distinguer rapidement les trois genres.

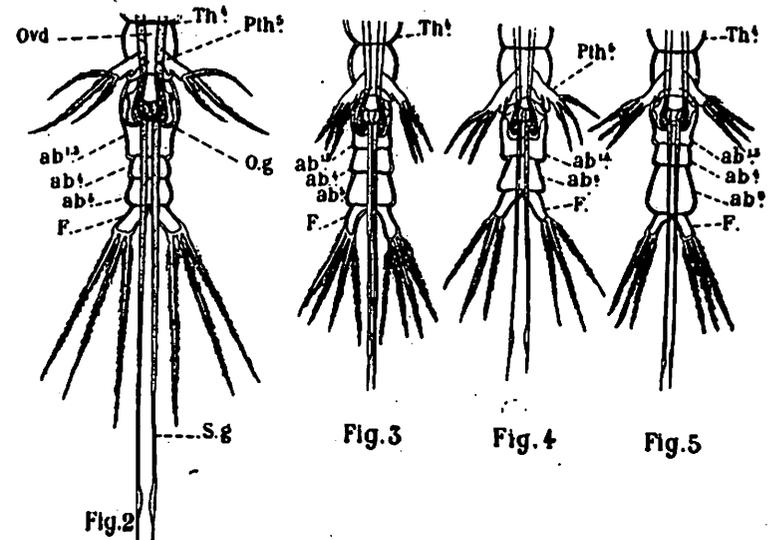


Fig. 2, *Hæmocera Danae*; fig. 3, *H. filigranarum*; fig. 4, *Thaumaleus germanicus*; fig. 5, *H. roscovita*. Abdomen et cinquième somite thoracique d'individus femelles. Vue ventrale.

Th<sup>4</sup>, 4<sup>e</sup> somite thoracique; Pth<sup>5</sup>, 5<sup>e</sup> paire de pattes thoraciques rudimentaire; ab<sup>1,2,3,4,5</sup>, somites abdominaux; F, furca; Ovd, oviducte; O. g, orifice génital; S. g, grandes soies génitales destinées à supporter le sac ovigère.

Espèces du genre *Hæmocera*.

Diagnoses.

Les différentes espèces qui peuvent rentrer dans le genre *Hæmocera* sont celles que j'ai observées vivant en parasites dans les petits Serpuliens des genres *Filigrana* et *Salmacyna*. J'en ai trouvé infestant trois espèces d'Annélides.

*H. Dunae* (Clapd) Malaquin

Syn.: *Monstrilla Danae* Claparède, 1863, Saint-Waast-la-Hougue.

- non Mobius (1884 et 87),
- Bourne, 1890, Plymouth.
- Thompson, 1893.

♂ Avec trois soies furcales ; ♀ avec quatre soies furcales.

Segments intermédiaires abdominaux de même dimension chez la femelle (fig. 2.)

Habite le système vasculaire de *S. Dysteri* pendant l'existence parasitaire.

*H. roscovita* n. sp.

♀ Ayant également trois soies furcales comme la précédente ; le segment abdominal qui précède la furca est deux fois plus long que le précédent. (fig. 3.)

♂ Inconnu.

Habite la *Filograna setosa*, Langerhans, Roscoff.

*H. filogranarum* Malaquin

Syn. : *Th. filogranarum*, Malaquin, 1896, Pas-de-Calais.

*H.* — — 1897, —

♂ Avec 4 soies furcales ; ♀ avec 4 soies furcales. Les segments abdominaux intermédiaires sont de taille égale. Parasite de *Filograna implexa* (fig. 4.)

*H. Ostroumowii* Kricz.

Syn. : *Monstrilla Ostroumowii* Kriczagin, 1895, Mer Noire.

♀ Avec 4 soies furcales comme *H. filogranarum*, mais en diffère par la 5<sup>e</sup> patte thoracique qui présente un endopodite chez *H. filogranarum*, lequel n'existe pas sur le dessin de Kriczagin. De plus, chez *H. Ostroumowii* les antennes sont moins longues ; les soies furcales inégales, l'interne étant plus courte que les trois autres ; au contraire, chez *H. filogranarum*, les 4 soies furcales sont également longues.

Espèces du genre *Monstrilla* Dana

Je n'ai observé aucune des espèces se rapportant à ce genre ; j'indique ci-après la liste de celles que Giesbrecht admet dans son mémoire :

? *Monstrilla viridis*, Dana, 1848 (mer de Sulu).

— *anglica*, Lubbock, 1857, Weymouth, Firth of Forth...<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Cette espèce considérée comme douteuse a été revue et étudiée par TIMM (94).

? *Monstrilla helgolandica*, Claus, 1863, Helgoland.

— *longiremis*, Giesbrecht, 1892, Naples.

— *gracilicauda*, Giesbrecht, 1892, Naples.

— *grandis*, Giesbrecht, 1891 et 1892.

Espèces du genre *Thaumaleus* Kröyer

? *Thaumaleus typicus*, Kröyer, 1849, Drontheimsfjord.

— *longispinosus*, Bourne, 1890, Plymouth.

— — Giesbrecht, 1892, Naples.

— *Claparedii*, Giesbrecht, 1892, Naples. (Syn. : *Cymbasoma rigidum*, Thompson, 1888-1889).

— *reticulatus*, Giesbrecht, 1892, Naples.

— *Thompsonii*, Giesbrecht, 1892. (Synonymie).

— *germanicus*, Timm, 1893 et 1894, Helgoland.

J'ai rencontré cette dernière espèce à Roscoff, au moment où elle abandonnait son hôte, *Polydora ciliata*. De plus, J.-C. Thompson a bien voulu me communiquer des individus femelles de *Th. Claparedii* Giesbrecht, (*C. rigidum*, Thompson), et de *Th. Thompsonii*.

*Thaumaleus germanicus* Timm (fig. 4). J'ai observé un individu femelle de cette espèce au moment où il quittait son hôte, une *Polydora ciliata*.

Le principal caractère qui la distingue des autres espèces du genre est l'existence sur la cinquième paire de pattes thoraciques d'un endopodite bien développé, dépassant en longueur l'exopodite. Un certain nombre d'autres espèces du genre *Thaumaleus* présentent bien un endopodite sur cette partie (*Th. longispinosus*, *Th. Thompsonii*), mais il n'atteint pas la taille de celui de l'espèce de Timm.

Caullery et Mesnil ont rapporté également à *Th. germanicus* le Monstrillide parasite de *Polydora Giardi*.

L'on ne connaît pas actuellement les deux sexes de toutes les espèces décrites. Si, pour rapporter les individus ♂ et ♀ des Monstrillides à une espèce déterminée, l'on se flait à la capture simultanée

des individus des deux sexes, ou bien même si l'on se basait sur certains caractères morphologiques, tels que le nombre des soies furcales, l'on pourrait réunir, sous le même nom spécifique, la femelle d'une espèce et le mâle d'une autre espèce.

Ainsi prenons pour exemple *H. Danae* et *H. filogranarum*. L'une infeste *S. Dysteri*, la seconde infeste *Filograna implexa*. Or, ces Annélides habitent les mêmes fonds. Il peut donc se faire que l'on récolte un mélange des deux espèces bien distinctes par ce caractère facile à vérifier sur les ♀, que chez *H. Danae*, il existe trois soies furcales, tandis qu'il y en a quatre chez *H. filogranarum* ♀. Mais dans les individus mâles des deux espèces, le nombre des soies furcales est le même, quatre sur chaque branche de la furca. Comment faire le triage des mâles, si l'on n'a pas auparavant reconnu les différences minimes qui les distinguent et que l'on a pu apprécier, en se procurant les Monstrillides issus d'hôtes différents ?

Je crois donc que la liste des Monstrillides est susceptible de révision, et cette révision ne sera véritablement efficace que lorsque l'on aura étudié l'habitat parasitaire des différentes espèces et que l'on aura décrit le ♂ et la ♀ d'une espèce de Monstrillide infestant une espèce déterminée d'Annélide.

#### V. RAPPORTS TAXIONOMIQUES DES ESPÈCES ET DES GENRES PARASITES AVEC LES ANNÉLIDES QU'ILS INFESTENT

Le tableau suivant indique, d'une part, les Monstrillides et, d'autre part, les Annélides dont ils sont les parasites.

<i>G. Monstrilla</i> .	Hôtes inconnus.
<i>Hæmocera Danae</i> .	<i>Salmacyna Dysteri</i> .
» <i>filogranarum</i> .	<i>Filograna implexa</i> .
» <i>roscovita</i> .	» <i>setosa</i> .
<i>Thaumaleus germanicus</i> .	<i>Polydora ciliata</i> .
»	» <i>Giardi</i> <sup>1</sup> .

<sup>1</sup> De plus, dans la note citée plus haut, CAULLERY et MESNIL signalent un Monstrillide dans un Syllidien, mais sans y insister davantage.

Græffe a récemment trouvé *M. rigida* (*Th. Claparedi* Giesbrecht ?) dans l'estomac d'un *Syllis* (1900).

Malgré l'insuffisance de nos connaissances à l'égard des autres espèces de Monstrillides et, en particulier, pour celles qui appartiennent au genre *Monstrilla*, l'on peut constater cependant que la distribution parasitaire des Monstrillides est constante et que des espèces déterminées sont parasites d'espèces d'Annélides déterminées.

Les trois espèces du genre *Hæmocera* que j'ai étudiées habitent toutes trois les Filogranes et Salmacynes, c'est-à-dire deux sous-genres de Serpuliens extrêmement voisins. D'autre part, *Th. germanicus* a été observé chez deux espèces du genre *Polydora*.

Cette répartition sera-t-elle constante, c'est ce que l'avenir nous apprendra. Mais si l'on peut émettre une hypothèse, en s'appuyant sur ce que l'on connaît actuellement, il est permis de croire que c'est parmi les différentes espèces du genre *Polydora*, ou chez les genres voisins de la famille des Spionidiens que l'on aura des chances de rencontrer les autres espèces du genre *Thaumaleus*.

Quant au genre *Monstrilla*, rien ne peut nous indiquer à présent le groupe que ses espèces infestent; peut-être les Serpuliens qui vivent si souvent en touffes sont-ils également leurs hôtes ?

## DEUXIÈME PARTIE

### LE DÉVELOPPEMENT

(Type: *Hæmocera Danae*)

#### I. INTRODUCTION A L'ÉTUDE DU DÉVELOPPEMENT

##### 1. RÉSUMÉ HISTORIQUE

Le caractère le plus remarquable des Monstrillides adultes est certainement l'absence du tube digestif et des appendices céphalothoraciques; la plupart des auteurs qui les ont étudiés ont été frappés par ce caractère aberrant chez des Copépodes normaux à tous les autres points de vue.

Certains d'entre eux ont tenté de donner une explication de cette

structure en essayant de deviner l'existence antérieure du crustacé. Dana plaçait les *Monstrillidae* avec les *Caligacea*, les *Lernaeacea* et les *Nymphacea*, dans son groupe de Copépodes parasites, les *Cormostomata*. Dans sa description de *M. Danae*, Claparède fit remarquer le peu de ressemblance des Monstrillides avec les formes parasites si modifiées des *Cormostomata*, et montra leurs affinités avec les Pontellides. Claus les range avec les Corycéides, et cette opinion fut admise par la plupart des auteurs qui vinrent ensuite. Giesbrecht les décrit, comme nous l'avons dit, avec ses Copépodes podopléodes, dans une famille spéciale, voisine des Cylopides et des Harpaticides, par conséquent, auprès des Copépodes libres, et cela en se basant principalement sur la morphologie générale de l'adulte.

Mais, cependant, à cause du caractère aberrant qu'ils présentent, la tendance générale est de les considérer comme des Copépodes se rattachant à des formes parasites ou semi-parasites. Bourne cependant s'élève contre cette manière de voir (90, p. 377). Selon lui, il est possible que ces Copépodes présentent des analogies avec les Ephémérides; l'adulte peut être précédé par une larve pourvue de pièces buccales et du tube digestif, laquelle, après une succession de mues rapides, se développe en la forme sexuelle mère, dont la seule fonction est la reproduction.

Dans son travail sur « *Monstrilla and the Cymbasomatidae* » (90, p. 417), Thompson, examinant la possibilité du parasitisme, la repousse et accepte l'opinion de Bourne. « De l'absence complète, dit-il, des organes buccaux, on pourrait supposer que l'animal était un parasite suceur, dépendant d'un hôte pour sa nourriture; la trompe cylindrique, terminée par une bouche que possèdent certaines espèces, semble appuyer cette hypothèse. Mais il faut noter que cette bouche est très rudimentaire et manque complètement chez les mâles de la plupart des espèces (lesquels sont aussi dépourvus d'yeux<sup>1</sup>); de plus, comme l'ont fait remarquer Claparède et Bourne,

<sup>1</sup> Nous verrons plus loin que cette absence d'yeux résulte de leur dégénérescence et non de leur absence chez l'adulte libre, après qu'il a mené, pendant un certain temps, une vie active sans prendre aucune nourriture.

tous les spécimens de *Monstrilla* recueillis jusqu'à présent, nageaient librement à la surface. Ainsi, la théorie de parasitisme n'est pas suffisamment justifiée et, pour le moment, j'incline à penser avec Bourne que peut-être ces crustacés présentent quelque analogie avec les *Ephemeridae*... » Quelque temps après (95 et 96), Giard signalait le parasitisme d'un *Thaumaleus* sur une Annélide *Polydora Giardi*, d'après une préparation qui lui fut communiquée par M. Mesnil: « Le Crustacé, dit Giard, embrassait solidement, par « ses antennes préhensiles, le corps de la Polydore, dans lequel sa « trompe s'était enfoncée. En le détachant, une partie du tégument « de l'Annélide et un cirre dorsal restèrent adhérents à l'une des « antennes du parasite. Celui-ci ressemblait beaucoup au mâle de « *Thaumaleus longispinosus* Bourne... (95) ».

Dans une seconde note (96), Giard revient sur le parasitisme de *Thaumaleus* chez *Polydora Giardi* d'après un matériel plus abondant. Voici comment cet auteur indique les rapports du parasite et de son hôte.

« A première vue, dit Giard, le *Thaumaleus* parasite semble « plongé dans la cavité générale de l'Annélide. On croirait avoir sous « les yeux un cas de parasitisme interne. Une étude plus approfondie « prouve qu'en réalité le Copépode se comporte comme les Ento- « nisciens et comme un grand nombre de larves de Tachinaires. Il est « entouré d'une membrane appartenant à l'hôte et qu'il a refoulé en « grandissant comme une sorte d'annios. Cette membrane demeure « en communication avec l'extérieur par l'ouverture d'entrée du « parasite. Je pense, sans pouvoir l'affirmer, que, dans le cas actuel, « la porte d'entrée est l'orifice externe d'un organe segmentaire, et « que le Copépode a déterminé une invagination de la paroi de la « néphridie, comme certaines larves de Tachinaires ayant pénétré « par les stigmates de leur hôte produisent une invagination de la « paroi du tronc trachéen. La membrane est intimement appliquée « contre le corps du crustacé dont elle suit tous les contours. »

Après quelques lignes consacrées à l'orientation et à la situation

du parasite dans l'Annélide, Giard ajoute : « Le rostre et ses dépendances sont les seules parties de l'organisme du *Thaumaleus* qui soient en contact direct avec l'hôte. Tous les exemplaires que nous avons vus étaient déjà complètement dépourvus de tube digestif. Mais au point buccal sont insérés deux longs appendices foliiformes, acuminiés, d'une structure homogène. Ces appendices ont une longueur égale à celle du thorax, c'est-à-dire qu'ils mesurent à peu près la moitié de la longueur totale du Copépode. Ils sont plongés dans la cavité générale de l'hôte et généralement dirigés vers le haut au-dessus de la tête du parasite. »

Comme on le verra, d'après les descriptions qui vont suivre, mes observations sont en contradiction avec celles de Giard. Cela tient, je crois, à ce que cet auteur n'a vu le parasite qu'au terme de son évolution et qu'il est moins facile, à cette époque, de se rendre aussi bien compte de ses rapports avec l'hôte. Le parasite est interne, il est logé dans le système vasculaire de l'hôte et complètement isolé de l'extérieur sans trace de membrane ammotique.

Je crois, du reste, qu'après mes communications au congrès de l'Association française de Boulogne en 1899, M. Giard s'est rallié à mon opinion.

MM. Caullery et Mesnil, dans une démonstration au congrès de Cambridge, ont bien admis que le *Thaumaleus* parasite habite dans le système vasculaire de la *Polydora Giardi*<sup>1</sup> et, par conséquent, paraissent abandonner la théorie du parasitisme externe. Mais, dans les quelques lignes qui composent leur communication, ils ajoutent, en parlant de leurs préparations : « Les unes montrent le Copépode à l'intérieur de l'Annélide, dans un vaisseau sanguin; les autres, le parasite sorti artificiellement de la Polydore, mais encore enveloppé dans son sac ammotique et muni de ses deux suçoirs. » Il est difficile de concilier la présence du Monstrillide dans un vaisseau avec l'existence d'un sac ammotique; d'autre part, les organes, que les

<sup>1</sup> *Proced. of the International Congress of Zoology, Cambridge 1898.* — Démonstrations, p. 222.

auteurs appellent suçoirs, n'ont aucunement la fonction ni la structure d'organes suceurs.

Dans mes premières notes en 1896 et 1897, j'indique les rapports de l'hôte et du parasite; son évolution dans l'intérieur du système vasculaire. Pour ne pas m'exposer à des redites, je me bornerai à transcrire ici le résumé de ma deuxième note (97), parce qu'elle provoqua une communication de Giesbrecht, et qu'à la suite de cette dernière, je dirigeais mes recherches dans une voie nouvelle qui m'amena à découvrir une des parties les plus curieuses de l'évolution des Monstrillides.

« La pénétration de l'embryon du Monstrillide dans l'hôte, disais-je en 1897, se fait à un stade voisin de *blastula*, tandis que chez les autres crustacés, le parasitisme de commence souvent qu'à un stade bien postérieur à la larve *Nauplius*.

« Il en résulte que les modifications adaptatives occasionnées par le parasitisme se font particulièrement sentir sur les premières phases de l'évolution, à l'inverse de ce qui a lieu chez les autres parasites : 1° les appendices primitifs du *Nauplius*, qui devraient le mieux résister à l'influence du parasitisme, sont précisément ceux qui sont transformés par l'adaptation chez la forme larvaire parasite correspondante du Monstrillide; 2° les appendices et les organes acquis dans la suite de l'évolution parasitaire (yeux, appendices locomoteurs, abdomen), au lieu de présenter les modifications inhérentes à cette condition biologique, se développent au contraire d'une façon normale. Le parasitisme est donc pour le Monstrillide un moyen d'accomplir son évolution, et l'on serait presque tenté de considérer leur cas comme une sorte de *parasitisme évolutif*. »

Vient alors la note dans laquelle Giesbrecht affirme avoir observé le *Nauplius* de deux espèces de Monstrillides, dans le sac ovigère de la femelle. Il décrit ce *Nauplius* constitué normalement avec son œil en X, ses trois paires d'appendices, mais sans tube digestif.

Cependant j'étais certain de l'exactitude de mes observations; les préparations que j'avais sous les yeux montraient à l'évidence des

embryons internes sans traces d'appendices, formés de cellules sphériques indifférenciées et qui se transformaient en une forme pourvue du début de deux ou trois paires d'appendices, dont les antennes antérieures articulées de l'adulte.

Malgré cette contradiction entre ce que j'observais et la communication de Giesbrecht, ou plutôt même à cause de cette contradiction, je pouvais mes recherches dans une direction nouvelle. La logique m'avait fait dire que, du moment où une phase nauplienne interne était précédée par toute une série de stades dont le plus jeune était une masse ovalaire de cellules embryonnaires, c'est que la pénétration se faisait à un stade pré-nauplien. Et cela parce que (je le supposais du moins) il ne pouvait y avoir un premier stade nauplien externe, puis une masse indifférenciée et ensuite un deuxième nauplius parasite, cette interprétation étant contraire à ce que l'on sait de la marche générale de l'ontogénèse et de son irréversibilité. Eh bien, j'eus tort en voulant être trop logique, car la suite me montra que l'ontogénèse des Monstrillides ne se soucie pas d'être d'accord avec les lois que nous voulons imposer au développement des êtres. C'est ce que j'ai montré dans ma dernière note (1900) et c'est ce qui va faire l'objet des chapitres suivants.

## 2. L'HÔTE PARASITÉ (*Salmacyna Dysteri* Huxley)

Ayant de commencer l'étude du développement du Monstrillide, il est utile d'indiquer au moins succinctement ce qu'est l'hôte dans lequel il doit évoluer. Je vais donc décrire en quelques lignes l'organisation de l'Annélide infesté par *H. Danae*, et en particulier le système vasculaire que cette dernière habite pendant une longue période de son existence.

La *Salmacyna Dysteri*, Huxley, est un Serpulier dont les tubes calcaires blancs très délicats sont juxtaposés ou enchevêtrés pour former une colonie élégante que l'on peut comparer, par son aspect avec un polypier. Ces colonies peuvent être composées d'un petit nombre de tubes rampants, ou peu élevés; c'est le cas ordinaire des

formes que l'on rencontre sur les rochers de la côte ou sur les algues à basse mer (Pas-de-Calais, Bretagne). Mais dans les fonds du détroit du Pas-de-Calais, les touffes sont plus volumineuses; certaines atteignent une grande taille, et le nombre des tubes qui les composent et par conséquent le nombre des *Salmacynes* qui les habitent est considérable<sup>1</sup>.

Dans certains points du Pas-de-Calais, le fond est couvert de ces colonies que la drague ramène, soit par fragments, soit entières avec les roches qui leur servent de support.

Cet habitat dans des tubes fixés obligeant l'hôte à une vie sédentaire, cette réunion en grosses touffes parfois réparties surtout un fond en grande abondance, constituent deux conditions excellentes pour les parasites qui doivent les rechercher afin de vivre à leurs dépens.

Lorsque ces petits Serpuliens sont au repos, leurs branchies pennées et une partie du corps, de couleur rouge, font saillie hors du tube (pl. II, fig. 13 c). Les dimensions de *S. Dysteri* sont naturellement variables avec l'âge, elles le sont aussi avec l'état de la reproduction; l'on sait que ces Annélides se reproduisent par scissiparité. La longueur moyenne est de 4 à 5<sup>mm</sup>, branchies comprises; quelques grands exemplaires atteignent pourtant 6 à 7<sup>mm</sup>.

La *Salmacyne* présente une coloration rouge vermillon plus intense dans la région thoracique, plus diffuse dans la région moyenne et très faible sur les branchies où elle est presque absente. L'intensité de la coloration varie selon les points où l'on récolte les colonies; elle est moins intense sur celles de la côte, et chez ces dernières elle est moins franchement rouge.

*Forme générale*<sup>2</sup>. — Le corps se partage en trois régions : 1<sup>o</sup> l'antérieure ou *thorax*, plus large avec les branchies qui émergent de la tête; 2<sup>o</sup> l'intermédiaire, lisse, dépourvue de soies<sup>3</sup>; 3<sup>o</sup> la

<sup>1</sup> Dans certaines grosses touffes, j'estime de 30 à 40,000 le nombre des tubes.

<sup>2</sup> V. les différentes figures de la pl. III pour la forme et l'organisation générale de la *Salmacyne*.

<sup>3</sup> Cette région allongée, insegmentée en apparence provient d'un certain nombre de segments dont les soies ont disparu.

postérieure ou *abdomen*, formée d'anneaux de largeur un peu inégale.

Le segment céphalique fait saillie entre les deux troncs branchiaux droit et gauche ; cette région est couverte de longs cils vibratiles. Elle porte des taches oculaires indiquées par un pigment brun (pl. IV, fig. 19). Elle est précédée de deux filaments ciliés, cylindriques, ressemblant aux barbules des branchies, mais plus longs qu'eux. Antérieurement et ventralement, l'œsophage se prolonge sous le lobe céphalique et se termine par la bouche ; l'orifice néphridien unique est situé dorsalement et termine en avant de la région céphalique le tube néphridien cilié qui court dorsalement au-dessus du cerveau et qui résulte de la réunion des deux organes néphridiens bruns, terminés en cœcum dans les premiers segments thoraciques.

Les branchies, au nombre de huit, sont symétriques. Elles procèdent d'un tronc cylindrique commun inséré de chaque côté de la tête. Chacune d'elles est formée d'un axe portant, du côté interne, deux rangées de barbules ciliées, cylindriques, au nombre de 12 à 20 paires ; sur le côté interne sont disséminés des amas glandulaires de couleur grisâtre. Chacune des branchies se termine à son extrémité distale par une massue cylindrique formée principalement de cellules glandulaires entremêlées de cellules sensorielles à cils raides.

Le *thorax* comprend de 7 à 9 segments parfois asymétriques ; il présente latéro-dorsalement une production lamelleuse épithéliale, la *membrane thoracique*. Celle-ci est plus développée en avant qu'en arrière, elle se replie sur la face dorsale et ses deux lobes se continuent en avant et ventralement avec la *collerette* qui est son prolongement, entourant la région céphalique comme une collerette véritable ouverte sur la ligne dorsale. Les différents segments du thorax portent les deux sortes de soies des Serpuliens, c'est-à-dire des soies longues, limbées ou géciculées sur le parapode dorsal et des soies courtes ou plaques onciales sur le parapode ventral.

La *région intermédiaire* est dépourvue de soies. Elle s'étend sur une longueur correspondant à plusieurs anneaux. Les téguments de cette partie du corps sont particulièrement minces, peu musculaires.

L'*abdomen* comprend des segments sétigères avec soies cylindriques ventrales, soies courtes dorsales et dont la disposition est, en conséquence, inverse de celle des segments thoraciques. Cette région présente un nombre d'anneaux extrêmement variable, selon l'âge et selon l'époque de la reproduction asexuelle ou sexuelle. C'est en effet dans cette région que, d'une part, sont situés les organes génitaux ♂ ou ♀, et que, d'autre part, se fait la reproduction schizogonique<sup>1</sup>.

*Tube digestif*. — Cet organe s'étend en droite ligne de la bouche, portée sur un prolongement ventral céphalique, à l'anus, situé sur le dernier segment de l'abdomen. L'œsophage, ou mieux le pharynx, est très nettement distinct de l'intestin proprement dit. Au point de rencontre de ces deux parties, les parois pharyngiennes se prolongent légèrement en arrière, formant une sorte de cul-de-sac annulaire. Puis l'intestin parcourant le thorax se dilate dans la région intermédiaire, s'étend dans toute la longueur de l'abdomen avec un calibre à peu près uniforme ; toutefois, il présente quelques faibles sinuosités variables avec l'état d'extension de l'Annélide.

Le *système nerveux* est construit sur le plan de celui des Serpuliens, mais avec une plus grande simplicité.

Les *téguments* comprennent : une cuticule mince, un épiderme, une couche peu développée de muscles circulaires, les muscles longitudinaux disposés en quatre bandes, et enfin l'endothélium péritonéal du coelome. En un mot, c'est la constitution typique des parois du corps, chez les Annélides, avec cette particularité commune aux Annélides tubicoles de petite taille que l'épaisseur en est très faible.

*Système circulatoire*. — Cette partie de l'organisation demande

<sup>1</sup> V. A. MALAQUIN. La formation du Schizozoïte chez les Filogranes et les Salmacynnes in. C. R. Ac. Sc. 16 décembre 1895.

une étude plus détaillée, puisque c'est dans les troncs sanguins de la Salmacyne que le Monstrillide parasite doit évoluer. (Voir les différentes figures de la pl. III, particulièrement la fig. 13 ; pl. IV, fig. 19 ; pl. VII, fig. 85, etc.)

L'appareil circulatoire de la Salmacyne est construit sur le plan assez uniforme de l'appareil circulatoire des Serpuliens<sup>1</sup>, mais avec le caractère de simplicité que l'on trouve dans l'organisation primitive de ce petit groupe de Serpuliens (*Salmacyna* et *Filograna*).

Le sang est de couleur verte ; grâce à cette coloration, l'on peut suivre assez facilement les troncs vasculaires et lacunaires.

Chaque branchie est parcourue par un seul tronc vasculaire, *v. br.*, d'où se détachent symétriquement des petits vaisseaux qui se rendent dans chaque paire de pinnules ou barbules ; chacune de ces dernières ne renferme qu'un seul vaisseau. L'appareil branchial étant formé, comme nous l'avons vu, de deux groupes de quatre branchies, avec chacun une base commune insérée sur la région céphalique, il existe quatre vaisseaux branchiaux venant se fusionner à la base de chaque groupe branchial, et les troncs vasculaires droit et gauche, issus des groupes branchiaux, descendent vers la tête, contournent le cerveau latéralement et viennent se réunir en arrière de celui-ci. Ils forment donc une sorte de boucle post-cérébrale.

De cette partie commune partent cinq troncs ainsi répartis ; 1° un médian dorsal ; 2° deux latéro-dorsaux ; 3° deux troncs qui contournent le pharynx et se réunissent ventralement pour former le *vaisseau ventral*.

Les vaisseaux dorsal et latéro-dorsaux n'ont qu'un parcours très restreint ; ils se jettent immédiatement dans le *sinus péri-intestinal*. Ce dernier entoure complètement l'intestin depuis le point où le pharynx se joint à ce dernier dans le 2°-3° segment thoracique,

<sup>1</sup> Voir principalement les travaux suivants pour la description de l'appareil circulatoire de cette famille :

CLAPARÈDE : *Recherches sur la structure des Annelides sédentaires*, in : Mém. Soc. Phys. et Hist. nat., Genève 1873.

E. MEYER : *Studien über den Körperbau der Anneliden*, in : Mitth. Zool. Stat. Neapel, VII, 1880-1887.

jusqu'à l'extrémité postérieure du corps. Ce sinus est compris chez les Salmacynes et les Filogranes entre la couche endothéliale splanchnopleurique du cœlome et l'épithélium de l'intestin. Comme chez les Annelides de petite taille et à organisation très primitive, les parois intestinales ne comportent ici que ces deux couches, sans intercalation d'un feuillet musculaire.

Ce sinus péri-intestinal correspond au *vaisseau dorsal*, aux deux points de vue physiologique et morphologique.

Les deux vaisseaux qui partent de la boucle céphalique et qui se dirigent inférieurement pour former un collier vasculaire péripharyngien aboutissent, comme je l'ai indiqué plus haut, au *vaisseau ventral*.

Ce dernier se distingue difficilement dans l'examen de l'animal vivant ; il se confond avec le sinus péri-intestinal contre lequel il repose. Dans les exemplaires parasités, il est fortement distendu et c'est ce qui explique qu'il semble se confondre, dans les différents dessins de la planche III, avec la lacune péri-intestinale. En réalité, comme le montrent les coupes, on retrouve toujours la mince membrane qui les sépare (fig. 85, *Vv*).

Du tronc vasculaire ventral partent des vaisseaux latéraux situés en arrière de chaque segment, et qui se terminent en cul-de-sac (fig. 13, pl. III, fig. 85, pl. VII).

Telle est la structure du système sanguin. C'est en quelque sorte le cadre schématique du système vasculaire des Serpuliens plus perfectionnés, chez lesquels de nombreux troncs secondaires vascularisent les différentes régions du corps (téguments, membrane thoracique, etc.).

C'est à peu près toujours *dans le vaisseau ventral que le parasite évolue* ; il est presque exceptionnel *qu'il soit logé dans d'autres points* (vaisseaux branchiaux, vaisseaux de la région antérieure) ; cependant j'en ai observé plusieurs cas.

*Organes génitaux.* — La Salmacyne est hermaphrodite ; on sait d'autre part qu'elle peut se reproduire par scissiparité, mais les deux

modes de reproduction, asexué et sexué, s'excluent chez un même individu.

Les éléments sexuels mâles sont produits dans les premiers segments abdominaux. Ils occupent deux à cinq anneaux.

Les ovules sont produits dans les segments qui suivent, et la région ovarienne est contiguë à la région testiculaire; elle occupe 6 à 10 segments. Les ovules, de grande taille et par conséquent, peu nombreux, sont de couleur rouge vermillon, et ils donnent une coloration intense à cette partie du corps lorsqu'ils sont développés.

Dans la reproduction asexuée, c'est la partie postérieure qui se détache après avoir bourgeonné une région céphalique nouvelle ainsi que les premiers anneaux thoraciques. (V. A. Malaquin, *loc. cit.*)

Comme on le voit par les exemplaires parasités qui ont été représentés dans la planche III, c'est surtout dans la région génitale et abdominale que se trouvent placés le ou les parasites.

## II. LES PREMIERS PHÉNOMÈNES ONTOGÉNIQUES

### 1° DÉVELOPPEMENT DE L'ŒUF DANS LE SAC OVIÈRE JUSQU'AU NAUPLIUS A L'ÉCLOSION

Les premiers phénomènes du développement s'accomplissent dans le sac ovigère porté sur les longues soies abdominales de la femelle. Cette dernière, on le sait, mène l'existence des Copépodes libres, et on la rencontre dans les pêches pélagiques de surface. L'œuf se développe donc dans les mêmes conditions que celui de tous les Copépodes libres; de même que chez beaucoup de ces derniers, il évolue en la larve caractéristique, le *Nauplius*. Ce dernier présentera le caractère du *Nauplius* des copépodes avec certains caractères particuliers au type Monstrillide.

Le matériel que j'ai pu obtenir n'est pas considérable. Malgré l'abondance des individus adultes qui éclosent dans les bacs, il ne m'a été possible d'observer les premiers phénomènes de l'ontogénèse

que chez deux femelles pourvues de leur sac ovigère (l'une d'elles a été représentée pl. II, fig. 3). J'ai mis parfois en observation dans ces mêmes bacs plusieurs centaines de mâles et de femelles; j'ai renouvelé maintes fois cette expérience, dans les différentes saisons que j'ai consacrées à mes recherches, sans obtenir de résultat satisfaisant. Ces individus vivaient plusieurs jours et mouraient sans se reproduire. Les conditions de l'observation étaient sans doute défec- tueuses; heureusement, j'ai pu capturer, en pêche pélagique, entre autres exemplaires, une femelle de *Hæmocera Danae*, ayant encore une vingtaine d'œufs très avancés dans leur développement et qui me permirent d'observer la larve *Nauplius* du Monstrillide<sup>1</sup>.

*L'œuf.* — L'œuf est de petite taille, 0,050 de diamètre; il est de couleur verte, assez transparent et ne renferme que peu de lécite.

*Segmentation.* — La segmentation est totale; les quelques phases que j'ai observées ne me permettent pas d'en donner une description étendue, et ce n'est pas, du reste, l'objet de ce travail. Ce que j'en ai vu m'incline à croire qu'il y a, entre la segmentation de l'œuf de *H. Danae* et celle de *Cetochilus*, observée par Grobben<sup>2</sup> de grandes ressemblances. J'ai observé, entre autres, des phases de la segmentation en tout semblables à celles figurées par Grobben dans sa planche I, figure 11, et planche II, fig. 15.

Les œufs de la femelle capturée en pélagique, dont il a été question plus haut, étaient très avancés. Il n'en restait qu'une vingtaine, les autres avaient sans doute été disjoints pendant la pêche et pendant les diverses manipulations subies avant l'examen. Peut-être aussi avaient-ils abandonné le sac ovigère sous la forme *Nauplius*. Ces œufs avaient la structure de l'embryon représenté dans la figure 7 de la planche II; après les avoir isolés, l'un d'eux parvint à rompre l'enveloppe vitelline et à présenter des mouvements natatoires sous la forme nauplienne (fig. 8).

<sup>1</sup> J'ai reçu de M. I.-C. THOMPSON deux exemplaires de *Thaumaleus rigidus*, avec des œufs, les uns en segmentation, les autres à un stade avancé, pré-nauplien.

<sup>2</sup> C. GROBGEN, *Die Entwicklungsgeschichte von Cetochilus australis*; in: Arb. Zoolog. Institute der Univ. Wien, tome III, 1880.

*Le Nauplius avant l'éclosion.* (fig. 7) — Les œufs développés et encore fixés aux soies génitales de *Hæmocera Danae*, ont un diamètre de 0,050 ; la membrane vitelline est nettement détachée du corps de l'embryon, ce dernier est encore sphérique. On y distingue les trois paires d'appendices naupliens, serrés les uns contre les autres, leurs extrémités libres dirigées vers les parties latérales du corps. L'œil nauplien consiste en une double bande de pigment formant les futures branches de l'X ; mais ces deux bandes au lieu d'être écartées par leurs extrémités sont complètement juxtaposées dans toute leur étendue.

L'examen par transparence ne montre pas de tube digestif, mais un amas de lécithes de couleur verte, sous forme de globules sphériques disposés en trois bandes inégales : deux latérales et une médiane qui se confond en arrière avec les deux autres. Cette disposition ne se voit nettement que si l'on observe l'embryon de face. Plus tard, les deux bandes latérales seules persistent, l'amas lécithique médian se confondant de plus en plus en arrière avec les bandes latérales. A ce stade, il n'y a donc pas trace de tube digestif, et l'endoderme est représenté par un amas cellulaire indifférencié qui renferme le lécithes.

Cependant, il existe une différenciation histologique interne et dont la nature est : 1° neuro-sensorielle pour l'ébauche de l'œil et l'amas nerveux sous-jacent ; 2° musculaire, que l'on aperçoit sous forme de stries et dont il va être question dans les lignes qui suivent.

Ces embryons remuent dans leur enveloppe ; conservés dans une chambre humide, ils continuèrent à se développer, et l'un d'eux présenta des mouvements de natation, entraînant avec lui les restes de l'enveloppe vitelline.

*Le Nauplius à l'éclosion* (pl. II., fig. 8). — Comme je l'ai signalé plus haut, Giesbrecht a observé le Nauplius de *Thaumaleus longispinosus*, ainsi que d'une autre espèce indéterminée (97). Mes observations sur la larve de *H. Danae* concordent avec celles de

cet auteur ; j'ajouterai, dans ma description, quelques détails relatifs à la morphologie et à la structure interne.

Le corps s'est allongé, il est de forme ovulaire long de 0<sup>m</sup>055, large de 0<sup>m</sup>035 environ. Ces dimensions sont toutes relatives, car, tout au début de l'éclosion, le corps est presque sphérique, l'augmentation de la longueur et la diminution correspondante de la largeur se font d'une façon progressive.

Les trois paires d'appendices naupliens sont présents, mais avec quelques modifications particulières.

Les *antennes antérieures* (*Nan*<sup>1</sup>) comptent trois articles, dont le dernier porte des soies tactiles raides, dirigées dans le sens de l'appendice.

Les *antennes postérieures* (*Nan*<sup>2</sup>) sont biramées. Une partie basilaire commune supporte l'exopodite et l'endopodite. L'exopodite est formé de deux articles : sur le premier s'insère une longue soie grêle, sur le second, plusieurs soies de tailles inégales. L'endopodite n'a qu'un article, avec une forte soie, légèrement recourbée à sa pointe et dirigée à peu près perpendiculairement à l'axe de l'appendice. Giesbrecht signale chez *Thaumaleus longispinosus* une soie de ce genre.

Les *Mandibules* (*N, ml*) sont formées de deux articles, l'un basilaire, l'autre distal transformé en un crochet puissant que Giesbrecht compare à une pince de Scorpion<sup>1</sup>.

Le corps porte, en arrière, les deux soies furcales caractéristiques du Nauplius de Copépode.

L'œil frontal a pris sa forme caractéristique en X ; il est de grande taille et ainsi constitué : à droite et à gauche, dans la concavité des branches, existent deux lentilles réfringentes ; en ayant, entre les deux branches de l'X, existe également une lentille. Cet œil repose sur une masse claire, de couleur verdâtre, représentant l'amas nerveux sous-jacent.

<sup>1</sup> Cet auteur signale en outre quelques soies sur la base de la mandibule et qui représenteraient peut-être l'endopodite. Je n'ai pas vu de soies semblables, mais elles peuvent néanmoins apparaître dans la suite.

Le système musculaire est constitué par des fibres striées qui forment deux bandes longitudinales, à direction oblique, s'écartant l'une de l'autre vers l'avant. Assez nettes pendant leur trajet dans l'intérieur du corps, les fibres se perdent à la base des divers appendices où elles se continuent vraisemblablement. Mais il est possible qu'on ne pouvait les y suivre, parce que leur état de différenciation n'était pas encore assez avancé dans l'intérieur des membres.

Enfin, pas plus que Giesbrecht, je n'observe de bouche, ni de tube digestif. On remarque encore dans l'intérieur du corps les deux bandes lécithiques reconnaissables à leur couleur verte, sans trace autour d'elle d'un organe à forme définie, ce qui indique (et nous en verrons plus loin la confirmation) que les éléments internes sont toujours indifférenciés. Nous retrouverons pendant longtemps, jusque dans l'embryon parvenu dans le système sanguin de l'Annélide, ces globules vitellins faciles à distinguer, grâce à leur couleur et à leur réfringence.

En résumé, les éléments histologiques internes sont les uns différenciés, les autres indifférenciés. Les premiers comprennent : 1° l'œil nauplien et la masse nerveuse sous-juvante ; 2° les fibres musculaires striées ; les autres sont formées de cellules sphériques très petites (2 à 3  $\mu$  dans un embryon *pré-nauplien* de *Th. rigidus*) englobant les sphérules vitellins.

## 2. COMMENT LE NAUPLIUS ARRIVE SUR L'HÔTE

Le Nauplius ainsi produit par les phénomènes ontogéniques ordinaires est peu apte à mener une existence pélagique. Il est mal organisé pour une locomotion rapide et active et surtout il ne peut vivre pendant une durée bien longue puisqu'il est dépourvu de tube digestif.

Or, ce Nauplius doit, pour évoluer, rencontrer un hôte déterminé : la *Salmacyna Dysteri*, dans le cas de *Hæmocera Danae*. Si cette larve n'a que ses propres moyens, c'est-à-dire des appendices bien imparfaits au point de vue locomoteur, il est à présumer que bien

peu parmi celles qui éclosent arriveront au lieu d'élection si la route à parcourir est un peu longue.

Il est permis de supposer, pour les différentes raisons que je vais exposer, que la femelle vient apporter ses larves et pour ainsi dire « semer » sa progéniture au-dessus des touffes de *Salmacynes*. Ce n'est là qu'une supposition, et l'on pourrait m'objecter que l'observation directe est plus probante que des raisonnements inductifs. C'est aussi mon avis, et j'ai tenté l'observation expérimentale dans les bacs d'élevage ; mais, comme je l'ai dit déjà, je ne suis guère arrivé à des résultats satisfaisants dans l'élevage des Monstrillides adultes.

Il est facile à la femelle de transporter ses larves, grâce à sa locomotion active, au-dessus des colonies de *Serpuliens* ; ses organes des sens bien développés lui permettent de choisir, en quelque sorte, les hôtes et d'y déposer sa progéniture. Voilà pour la possibilité du phénomène. Voyons maintenant les faits constatés, qui permettent de croire que son existence est vraisemblable.

1° J'ai observé à maintes reprises de très jeunes embryons parasites, encore dans les téguments de l'Annélide et par conséquent ayant, depuis peu, pénétré dans l'hôte. Ces formes embryonnaires sont parfois groupées sur une région très circonscrite d'un même individu et elles y sont manifestement parvenues en même temps.

2° Il est fréquent de constater plusieurs embryons parasites évoluant synchroniquement dans le système vasculaire de l'hôte commun. Certaines *Salmacynes* hébergent ainsi de cinq à huit parasites, et même plus, d'âges peu différents. Une *Salmacyne* présentait une fois 14 embryons, peu avancés et à peu près semblables, quant à la structure et à la taille. Ils avaient dû pénétrer à la même époque.

Ces observations, qui montrent que les larves de Monstrillides peuvent se rencontrer en assez grand nombre sur un même hôte, seraient difficiles à expliquer par une arrivée en bande de larves disséminées par la femelle à une assez grande distance de la colonie de *Serpuliens*.

D'autre part il est facile de constater la ressemblance des soies génitales de la femelle avec les oviscaptés de certains insectes. L'on ne conçoit pas que des appendices de ce genre, avec leur pointe acérée et le renflement qui la précède, soient destinés uniquement à supporter des œufs, tandis que chez tous les autres Copépodes pareilles productions n'existent pas. Les soies de la femelle du *Thaumaleus longispinosus* sont remarquables à ce point de vue, par leur longueur qui dépasse celle du corps tout entier. A moins de considérer ces appendices sétigères comme un luxe ornemental et inutile, l'on peut se demander à bon droit s'ils ne servent pas à l'introduction des larves dans les tubes habités par les Annélides, hôtes des Monstrillides. Et à ce point de vue, si cette supposition très vraisemblable, est confirmée par les observations ultérieures, il est très probable que l'hôte de *Th. longispinosus* est une Annélide qui se rétracte dans un tube allongé, cette particularité nécessitant les dimensions exceptionnelles des soies ovigères de l'espèce en question.

### III. LE PARASITISME

#### 1. LA PÉNÉTRATION

Le Nauplius doit donc parvenir sur la Salmacyne, pour accomplir son évolution ultérieure dans le système sanguin de l'Annélide. Il faut en conséquence que la larve du Monstrillide traverse les tissus de l'hôte; autrement dit, il faut, pour qu'elle parvienne dans un vaisseau, qu'elle se fraye un chemin à travers les téguments composés de la cuticule, de l'épiderme, des muscles circulaires et (selon la région) des muscles longitudinaux, et enfin de l'endothélium somatopleurique; puis elle traversera la cavité générale et ne sera plus séparée du liquide sanguin que par la mince membrane endothéliale du tronc vasculaire.

Pendant longtemps, le stade le plus précoce que j'ai observé était représenté par des embryons parasites situés encore dans l'épiderme, simplement recouverts par la cuticule mince de l'Annélide et dont la

pénétration était évidemment toute récente. La structure de ces embryons formés d'éléments cellulaires indifférenciés, sphériques; me fit longtemps supposer, pour les raisons que j'ai déjà indiquées et qui apparaîtront plus nettement dans le cours de cet exposé, que la pénétration était prénauplienne. La communication de Giesbrecht en 1897, signalant l'existence du Nauplius dans l'ontogénèse de deux espèces de Monstrillides, et d'autre part la constatation d'un œil en forme d'X bien conservé chez certains embryons parasites, ne me permirent plus de douter qu'il y avait dans l'évolution des crustacés que j'étudiais une série de phénomènes dont la succession bouleverse les règles normales de l'ontogénèse. Cependant il fallait faire l'observation décisive, constater la forme sous laquelle la larve du Monstrillide pénètre dans l'hôte. Après l'examen suivi, pendant plusieurs années, de milliers de Salmacynes prises dans des colonies infestées, je vis un Nauplius en voie de pénétration, au moment où aucun doute n'était permis sur ses desseins: une partie de son corps était engagé dans le Serpulien, et l'autre partie était encore extérieure.

#### a) *Le Nauplius en voie de pénétration*<sup>1</sup>

La larve nauplienne que j'observais au moment où elle entrait dans les tissus de la Salmacyne était fixée sur la membrane thoracique, en un point indiqué par l'embryon n° 1 de la fig. 13 (pl. III), c'est-à-dire vis-à-vis de l'espace compris entre les soies dorsales du 3<sup>e</sup> et du 4<sup>e</sup> segments thoraciques

Le Nauplius avait, à ce moment, le tiers antérieur du corps engagé dans l'épaisseur de la membrane thoracique, entre les deux lames épithéliales qui la composent (v. pl. II, fig. 9). Son œil en X, très net, volumineux, le rendait de suite reconnaissable avec la masse verdâtre sous-jacente et légèrement rejetée en arrière. Il présentait, du reste, les deux lentilles réfringentes latérales et la lentille antérieure comprise entre les deux branches de l'X, c'est-à-dire la taille et la structure sans altération de la larve récemment éclosée.

<sup>1</sup> V. pl. III, fig. 13, n° 1; pl. II, fig. IX; Microphotogr., pl. VIII, fig. 1 et 2.

Les antennes antérieures, précédant le corps, étaient engagées dans l'intérieur des tissus. Elles présentaient des mouvements actifs : ces appendices étaient vigoureusement projetés dans les tissus de l'hôte, et ces mouvements fréquemment répétés paraissaient jouer un rôle prépondérant dans la pénétration de la larve à l'intérieur des téguments. Les soies raides portées sur le dernier article étaient facilement visibles. Sur un côté, l'on pouvait remarquer des vestiges d'un appendice articulé dont je n'ai plus ensuite retrouvé de trace après fixation, ce qui semble indiquer que cet appendice n'était pas engagé dans les téguments de la Salmacyne. Il représentait l'une des deux antennes postérieures, l'autre avait disparu. Les mandibules naupliennes, avec leur forme en crochet, étaient fixées sur le bord de la membrane thoracique et maintenaient solidement la larve monstrillienne.

Le corps tout entier présentait lui-même des mouvements d'oscillation latérale qui se manifestaient sur la partie postérieure restée en dehors des téguments. Les périodes de mouvement oscillatoire étaient séparées par des périodes de repos, et leur action avait évidemment pour résultat de favoriser l'introduction lente de la partie de la larve encore extérieure. Cette dernière était revêtue par la cuticule nauplienne fripée et plissée en arrière; les soies furcales étaient tombées. La partie antérieure du corps était débarrassée, au contraire, de cette cuticule; de sorte que les éléments cellulaires de la larve étaient en contact immédiat avec les éléments histologiques de l'hôte.

Les deux bandes lécitiques de couleur verte étaient disposés parallèlement en arrière de l'œil.

Pendant l'observation qui dura environ 2 heures, le Nauplius gagna à peu près un deuxième tiers de sa longueur dans l'intérieur de la membrane thoracique, ce qui semblerait indiquer une durée totale de pénétration assez courte. Mais les conditions dans lesquelles je faisais l'observation (n'ayant pu la prévoir), sous un couvre-objet, ne me permirent pas de la prolonger. Les mouvements du Nauplius en pénétration se ralentirent et, craignant de perdre le matériel, je

fixais la Salmacyne et son compagnon, pour les colorer et les monter *in toto*, ce qui me permit de compléter ou plutôt de vérifier la structure de cet embryon, tout à fait identique en effet, à celle d'embryons situés dans les téguments et pour l'étude desquels j'avais un matériel et des coupes nombreuses.

C'est cette préparation que j'ai photographiée (pl. VIII, fig. 1 et 2), à titre de document, afin qu'aucun doute ne soit permis sur cette observation d'importance fondamentale pour toute la suite du développement.

En résumé, la pénétration a lieu au stade Nauplius. Il n'existe pas d'organe spécial de perforation pour faciliter l'entrée de cette larve dans un hôte. Les mandibules transformés en crochets servent à la fixation de la larve monstrillienne sur les téguments de l'hôte. Les antennes postérieures, qui ont gardé la forme biramée d'organes natatoires, tombent. Les antennes antérieures, malgré l'absence de modifications spéciales sont les principaux agents de la pénétration par leurs mouvements actifs de projection dans l'intérieur des téguments. La cuticule reste dehors; d'autre part nous allons voir que dans l'embryon interne, mais encore superficiel, on ne retrouve plus aucun des appendices naupliens.

La délicatesse des tissus tégumentaires de la Salmacyne rend du reste cette perforation extrêmement facile, et l'on conçoit qu'il ne soit pas indispensable pour le Nauplius de posséder des armes puissantes pour s'ouvrir un chemin dans des tissus aussi peu résistants. Nous allons du reste suivre l'embryon interne dans le trajet qu'il parcourt pour arriver au vaisseau sanguin; aucun appareil de perforation n'existe sur le corps de cet embryon sans appendices et sans enveloppe périphérique.

#### b) De l'épiderme au vaisseau sanguin

Dans les colonies de Salmacynes infestées par les Monstrillides, l'on trouve, au moins en août et septembre, toutes les phases de l'évolution parasitaire; parfois une même Annélide peut héberger

plusieurs parasites montrant les phases successives, depuis la pénétration dans l'épiderme jusqu'au vaisseau sanguin. Mais lorsque l'embryon parasite est encore dans les téguments ou lorsqu'il vient de pénétrer dans le système vasculaire, sa taille très petite, son absence presque complète de coloration, le rendent difficile à distinguer dans l'observation sur le vivant. C'est presque toujours dans des coupes faites en vue de l'étude d'embryons plus avancés que j'ai rencontré les stades jeunes. Ces derniers sont nombreux chez certains exemplaires, et l'on peut suivre les différentes phases du parcours de l'embryon dans les diverses régions de l'hôte.

Dans la figure 43 de la planche III, j'ai représenté un certain nombre d'embryons dans les diverses régions du corps, en m'attachant à n'indiquer que ceux dont il sera question dans ce chapitre.

Parmi les embryons déjà parvenus dans les téguments, il faut faire deux parts : 1° ceux qui sont dans des conditions favorables pour parvenir au lieu d'élection ; 2° ceux qui, pour une cause quelconque, sont arrêtés en un point de leur parcours et présentent des symptômes de dégénérescence.

*Embryons en dégénérescence.* — Il n'est pas toujours possible de dire avec certitude que tel embryon encore dans l'épiderme parviendra jusque dans un vaisseau ; mais l'on peut certifier que certains embryons sont arrêtés dans leur trajet, et qu'ils dégèrent sur place. La forme de ces embryons est souvent irrégulière, plus ou moins lobée. Les éléments cellulaires qui les composent se sont multipliés sans qu'il y ait eu accroissement du corps, et sont devenus très petits ; l'œil nauplien n'est plus représenté que par des vestiges de pigment, qui lui-même finit par disparaître entièrement. De sorte que l'embryon interne est représenté par une masse plus ou moins lobée, parfois encore régulièrement sphérique ou ovale, mais dont les éléments cellulaires, très nombreux, sont tous d'une taille extrêmement petite (1 à 2  $\mu$ ).

J'ai figuré pl. V, fig. 38 et 42 (fig. 43, embryons n° 2 et 3) deux embryons dans ces conditions, parmi un nombre considérable. L'un

est engagé dans la membrane thoracique, fig. 38 ; il est formé de cellules de 2  $\mu$  de diamètre environ, et il présente encore des restes pigmentaires de l'œil frontal. Il est situé entre les deux feuilletts épidermiques, où il ne pouvait que difficilement cheminer. Les contours sont irréguliers, il est aplati parallèlement à la membrane. D'autres embryons observés dans des conditions analogues sont complètement dépourvus des restes pigmentaires, ils se sont fragmentés et leurs éléments cellulaires deviennent de plus en plus petits. Il est facile de prévoir que ces embryons n'arriveront pas à destination ; ils se sont engagés dans une région où le trajet est beaucoup plus long et plus difficile que dans n'importe quel autre point. La fragmentation du corps et la diminution de la taille, la modification de la structure cellulaire, comparativement à celle des embryons que nous allons étudier tout à l'heure, sont des indices non équivoques de dégénérescence. C'est le sort qui attendait sans doute le Nauplius dont la pénétration a été décrite plus haut.

L'embryon de la figure 42 présente le cas de beaucoup de ses congénères. Il est situé dans l'épiderme, la cuticule n'est pas encore réparée complètement au-dessus de lui. Il s'est logé entre les cellules épidermiques, les écartant et se creusant une cavité au milieu des cellules disjointes de l'hôte. Il est encore régulier, ovulaire, non lobé ; mais les éléments embryonnaires qui le composent se sont fragmentés et multipliés beaucoup ; il existe encore un reste de pigment oculaire. Son extrémité antérieure est aplatie sur la couche de fibres circulaires des téguments de l'Annélide, et il semble impuissant à franchir cet obstacle.

Le nombre des embryons que l'on rencontre dans cette situation est considérable, et chez eux l'on peut distinguer les caractères plus ou moins avancés de la dégénérescence : 1° multiplication des éléments cellulaires ; 2° diminution du pigment de l'œil nauplien, jusqu'à disparition complète ; 3° réduction de la taille et fragmentation du corps.

Quelles sont les causes qui arrêtent ces embryons dans leur migration à travers les tissus de l'hôte ? Dans le premier exemple cité, nous

avons vu que la cause tenait évidemment au lieu de pénétration de la membrane thoracique ; dans le second cas, l'embryon s'était arrêté à la couche des muscles circulaires. Mais le dernier obstacle existe dans presque toutes les régions ; il ne peut être invoqué, tout au plus, que comme une difficulté normale dans le trajet parcouru par l'embryon parasite. Dans la plupart des cas, les raisons pour lesquelles la pénétration n'aboutit pas au vaisseau sanguin nous échappent.

Pendant longtemps j'ai cru que les embryons de forme régulière, à cellules extrêmement petites, toutes semblables et sans trace d'œil nauplien, dont il a été question plus haut, étaient une forme normale. L'absence de toute espèce d'élément indifférencié rappelant le stade *Nauplius* antérieur n'avait pas été sans influence sur l'interprétation première que j'ai donnée dans mes notes préliminaires (96 et 97).

*Embryons normaux en pénétration.* — Nous allons suivre l'embryon dans son parcours. Nous savons qu'il doit franchir : 1° Les téguments composés (dans un segment moyen) : de l'épiderme, des muscles circulaires, parfois des muscles longitudinaux et enfin de l'endothélium coelomique ; 2° qu'ensuite il doit traverser une partie du coelome pour arriver en troisième lieu dans le vaisseau sanguin dont il perfore la paroi endothéliale très mince.

Nous allons étudier successivement l'embryon parasite dans les différentes étapes de ce voyage.

*L'embryon dans les téguments.* — Parmi les nombreux embryons que j'ai pu observer dans les téguments, j'ai choisi pour cette étude celui d'entre eux dont l'œil nauplien était le mieux conservé.

Comme cela résulte de ce qui va suivre, l'intégrité de la structure de l'œil frontal du nauplius originel se perd à mesure que l'embryon avance vers le vaisseau sanguin. Cet organe s'histolyse, l'état de désagrégation est de plus en plus avancé à mesure de l'éloignement de l'époque de sa pénétration. C'est donc, en conséquence, chez les embryons dont l'œil nauplien est dans le meilleur état que nous avons chance de trouver celui dont la pénétration est la plus récente. Celui que nous étudions en premier lieu était placé dans la région

céphalique de la *Salmacyne* ; sa situation est indiquée dans la figure 13 de la planche III, par le n° 4. La coupe transversale n° 39, indique l'endroit où il se trouve placé ; les figures 40 et 41 donnent les détails de sa structure.

La section transversale de la région céphalique de la *Salmacyne*, dans le point où se trouve placé l'embryon (fig. 39), rencontre la base des branchies *Br*, la partie antérieure du cerveau *Cer* et le pharynx *Ph*, dont la position indique la partie ventrale de la coupe. Latéralement, on voit les vaisseaux branchiaux *V. br*, dans une cavité qui se continue avec celle des branchies et qui est un prolongement du coelome. Dans la région dorsale, placé sous l'épiderme, existe un canal, *Né*, qui est le tube excréteur commun des néphridies. L'embryon est situé entre la paroi pharyngienne dorsale et les éléments périphériques du cerveau. Il s'y est creusé une cavité artificielle au milieu des éléments nerveux du cerveau, les écartant et les refoulant de telle façon qu'il se constitue comme une sorte d'endothélium revêtant. Les coupes de l'Annélide ont été pratiquées avec une épaisseur de 8  $\mu$  ; l'embryon y est rencontré pendant 6 coupes successives<sup>1</sup>. Les figures 40 et 41 représentent à un grossissement plus fort l'embryon et correspondent à la troisième et à la cinquième sections de ce dernier. Le parasite jeune est orienté de telle façon que son extrémité antérieure est dirigée vers l'extrémité postérieure de son hôte.

La première, fig. 40, passe par l'œil nauplien dont la structure est encore parfaitement intacte. Les deux coupes pigmentées, formant les branches de l'X, ont 8  $\mu$  de hauteur et présentent chacune deux lentilles réfringentes. Les cellules de cette région antérieure du corps sont très petites et sphériques, de dimensions sensiblement égales. Dans les deux coupes qui précèdent, et par conséquent dans la région du parasite située en avant de l'œil, les éléments

<sup>1</sup> L'embryon aurait donc 48  $\mu$  de longueur. Mais il faut tenir compte de la direction des coupes qui sont probablement légèrement obliques par rapport au parasite. La dimension de ce dernier, d'après des mensurations faites sur des embryons correspondants et en place, devait être d'environ 55  $\mu$ .

cellulaires sont semblables à ceux-ci. Dans la seconde moitié de l'embryon, la structure est légèrement différente comme l'indique la fig. 44, laquelle correspond à la cinquième coupe et se trouve être en conséquence la première coupe de la moitié postérieure du corps. Les cellules indifférenciées y sont sphériques ou légèrement déformées par compression réciproque. Mais on y observe deux sortes d'éléments, distincts par leur situation et par leur taille. Les uns plus petits (de 2 à 3  $\mu$ ), périphériques, forment le revêtement de l'embryon ; les autres, internes, de taille plus grande (6 à 8  $\mu$ ), constituent une masse pleine. Le corps du jeune embryon n'est limité par aucune espèce de sécrétion cuticulaire. Notons, comme nous pouvons le constater sur des embryons montés *in toto*, l'existence des globules vitellins qui ont été dissous par les passages successifs dans les essences chez les exemplaires distribués en coupes.

La situation de l'embryon dans les téguments est essentiellement variable, et, comme je l'ai dit déjà, la pénétration peut avoir lieu dans tous les points du corps de l'hôte. Les figures 13 a et 13 b représentent deux embryons, dont la situation dans les téguments de la Salmaeyne est indiquée sur la figure 13. Ces deux embryons ont été figurés l'un 13 a, d'après un embryon observé sur une Salmaeyne colorée et montée *in toto* dans le baume ; le second, figure 13 b a été dessiné d'après le vivant et l'on y observe l'œil nauplien à peu près conservé, ainsi que les deux bandes léciithiques de couleur verte.

*L'embryon dans le coelome.* — Dans la figure 13 l'embryon n° 5 est situé dans la cavité générale, dans la région thoracique de la Salmaeyne. C'est celui que nous allons étudier ; il est placé dans la région thoracique antérieure, à peu près au point où les deux vaisseaux péri-œsophagiens viennent se réunir pour former le vaisseau ventral. La section transversale, fig. 44, qui rencontre cet embryon passe par la ligne indiquant l'embryon n° 5 de la fig. 13, et cet embryon est grossi dans la fig. 45. Comme nous allons le voir, il n'y a pas de différence essentielle entre cet embryon coelomique et le précédent.

Le jeune parasite a donc réussi à gagner le coelome. Par quel

moyen ? Quel est son mode de locomotion ? L'embryon composé d'éléments très petits est une masse plastique, facilement déformable ; il se meut vraisemblablement à la manière d'une cellule migratrice ou de tout autre élément cellulaire amœboïde.

Déjà nous avons pu observer, en étudiant l'embryon n° 4 qu'il s'était creusé dans la partie céphalique de la Salmaeyne une cavité artificielle par le refoulement et la compression des neurones cérébraux. La structure de cette région indique nettement que cet écartement des tissus est dû au déplacement même de l'embryon.

L'embryon coelomique dont il s'agit, va nous permettre également de vérifier cette assertion. La fig. 44 le montre en place<sup>1</sup>. Il est sectionné à peu près selon son plan sagittal comme l'indique, à un grossissement plus fort, la fig. 45. Son extrémité antérieure tournée du côté ventral de l'Annélide est presque contiguë à l'un des deux vaisseaux péri-œsophagiens. Il semble même, à voir les rapports de cette partie et la faible distance qui la sépare du vaisseau, que la paroi antérieure de l'embryon était en contact avec la paroi vasculaire. Le réactif fixateur aurait rétracté légèrement l'embryon et détruit le contact. D'autre part, si l'on examine cette région antérieure du jeune embryon, l'on observe, dans la partie la plus voisine du vaisseau, une irrégularité dans le contour qui ne se montre pas dans le reste du corps, et qui semblerait attester l'existence d'une sorte de prolongement amœboïde que la fixation n'a pas réussi à rétracter entièrement.

L'examen de la coupe transversale de l'Annélide montre les traces du passage de l'embryon. A l'insertion de la membrane thoracique, l'on remarque, à l'endroit indiqué par une flèche, que les cellules épidermiques sont plus claires, leurs rapports ne sont pas aussi réguliers que dans le point symétrique. En second lieu les brides musculaires dorso-ventrales qui existent dans cette région antérieure thoracique sont détruites dans la région où se trouve l'embryon, tandis que de l'autre côté elles sont régulièrement disposées. On suit le chemin d'ailleurs très court, qu'a tracé l'embryon pénétrant sous

<sup>1</sup> On trouvera une description succincte de cette coupe à l'explication des planches.

la membrane thoracique, perforant les téguments pour aboutir ensuite dans la cavité cœlomique.

La structure histologique de cet embryon (fig. 43) est peu différente de ce que nous avons vu chez le premier. Toutefois la section étant sagittale par rapport à l'embryon, l'on pourra se rendre mieux compte de la répartition des deux sortes de cellules. Les petites cellules antérieures occupent environ les  $\frac{2}{5}$  de la longueur du corps, l'autre partie étant remplie par les cellules également indifférenciées, de plus grande taille. Les cellules périphériques forment encore la limite externe, sans qu'il y ait, comme précédemment, d'enveloppe cuticulaire. Cependant l'œil nauplien est ici beaucoup moins net. Le pigment est tout aussi abondant, mais il est dissocié ; les éléments qui composent l'œil sont disjoints, et l'on ne retrouve plus la forme caractéristique en X, mais un amas désorganisé de pigment.

3° *L'embryon dans le système sanguin.* — Enfin la description d'une troisième étape dans le trajet du jeune embryon parasite nous amène à étudier la forme la plus jeune, ou plutôt celle dont la pénétration est la plus récente dans un vaisseau. La fig. 51 de la planche V, les figures 46 à 50, les figures 20 a, 20 b, montrent la structure de plusieurs de ces embryons. Nous allons les étudier en détail et examiner les modifications qui résultent de leur nouvel habitat.

Nous devons noter tout d'abord ce fait, et la fig. 51 le montre bien, que l'embryon à son arrivée dans le système vasculaire est encore dépourvu de toute espèce d'enveloppe externe isolante. Ce n'est qu'après avoir réussi à se loger dans le système sanguin qu'il présente les phénomènes dont il va être question maintenant.

Pour le moment constatons que, pendant qu'il chemine, l'embryon reste nu, qu'il n'augmente pas de taille, que les modifications de sa structure interne se résument presque uniquement par la régression de l'œil qui lui a été légué comme une marque originelle, par le Nauplius dont il provient.

c) *Structure de l'embryon à son arrivée dans le système sanguin*

Le jeune parasite qui vient de pénétrer dans l'appareil sanguin présente donc, à très peu de chose près, la structure qu'il avait pendant son parcours dans les tissus tégumentaires et dans la cavité générale. Le parasite jeune représenté pl. V, fig. 51 ressemble suffisamment à ceux précédemment décrits pour supposer que son arrivée dans le sang est toute récente. Il est sectionné selon son plan sagittal, comme l'embryon cœlomique, dont il vient d'être question ; il est long de 60  $\mu$ , et ses éléments cellulaires présentent la même disposition. L'œil complètement histolysé, est représenté par un amas formé de vacuoles noyées dans le pigment ; les cellules centrales ont augmenté de volume et la couche des cellules périphériques a pris un aspect revêtant plus net.

A cause de leur petite taille il est difficile d'observer, sur le vivant, les embryons à ce stade. C'est au hasard des coupes qu'on les rencontre, en débitant un matériel préparé pour l'étude d'embryons plus âgés et facilement visibles. Ces jeunes embryons sont alors sectionnés au hasard dans une direction quelconque ; il n'est pas toujours commode de les reconstituer dans ces conditions. Parfois j'ai rencontré ces formes jeunes dans des *Salmacynes* infestées et montées *in toto* ; quand ces embryons étaient dans une situation favorable, je sortais le matériel du baume pour le débiter en coupe, et malgré leur séjour dans le milieu éclaircissant, la conservation était toujours suffisante, si le matériel avait été préalablement fixé avec soin.

Dans une *Salmacyne* ainsi montée j'observais deux jeunes embryons, dont la fig. 19 de la planche IV indique la situation. Ces deux embryons, à peu près identiques, étaient logés l'un dans le vaisseau sanguin venant de la base des branchies et contournant le cerveau ; l'autre était placé dans le vaisseau longitudinal qui, partant

de l'anastomose cérébrale, vient aboutir, en suivant latéralement l'œsophage, à la lacune péri-intestinale. L'un d'eux a été représenté dans la fig. 20 a, dessiné en place, sa structure étant observée par transparence, il mesurait 55  $\mu$  environ de longueur; c'était également la mesure du second embryon.

Connaissant la longueur de ces embryons, leur situation et même leur structure autant que la transparence la laissait voir, je sortis la Salmacynce du baume et je lui fis subir les traitements ordinaires pour l'enrobage et la distribution en coupes. Ces dernières pratiquées suivant une épaisseur de 7  $\mu$  et en direction transversale par rapport à l'Annélide, rencontrèrent les embryons, en particulier le 2<sup>e</sup>, suivant la même direction. Ce dernier fut débité complètement par 8 coupes; quatre de ces coupes ont été représentées dans les figures 47 à 50; elles correspondent respectivement aux 2<sup>e</sup>, 3<sup>e</sup>, 5<sup>e</sup> et 6<sup>e</sup>. Cet embryon présentait deux prolongements chitineux que montre la fig. 46. Passons maintenant à l'étude détaillée de sa structure.

L'embryon a conservé la forme allongée ovulaire; sa section est régulièrement circulaire et son diamètre de 22  $\mu$ . Comme le montre l'étude par transparence du premier embryon, fig. 20 a, plus favorable pour ce genre d'observation, l'œil nauplien est représenté par un amas pigmenté où l'on peut encore discerner la forme primitive de l'X; dans le second, l'état de dissociation des éléments visuels, est plus avancé. Le corps est entouré par une enveloppe cuticulaire très mince, et l'on y distingue: 1<sup>o</sup> les petites cellules antérieures; 2<sup>o</sup> les cellules plus volumineuses postérieures, avec les deux bandes de sphérules lécithiques de couleur vert jaunâtre, nettement visibles dans la pièce avant qu'elle ait été démontée.

L'examen des sections transversales, fig. 47 à 50, va nous renseigner d'une façon plus précise sur la structure intime de l'embryon.

Les cellules périphériques se sont juxtaposées pour former une couche limitante externe. l'*ectoderme*; de plus elles ont sécrété une mince cuticule déjà visible dans l'embryon observé par transparence. A l'intérieur de cette couche ectodermique, le corps est formé par une

masse cellulaire pleine, sans la moindre trace de cavité. Les cellules embryonnaires de deux tailles s'y répartissent à peu près également. La moitié antérieure est remplie par les petites cellules sphériques, comprenant les restes pigmentaires de l'œil nauplien; cette masse s'étend sur les corps 1, 2, 3, qu'elle occupe complètement et sur la partie dorsale seulement des coupes 4 et 5. Les éléments embryonnaires plus volumineux se rencontrent dans les coupes 8, 7, 6 et les parties ventrales des coupes 4 et 5. Les deux amas chevauchent donc l'un sur l'autre dans la partie moyenne de l'embryon.

Les cellules antérieures et dorsales, entourant les vestiges de l'œil frontal, donneront naissance au système nerveux et aux yeux de l'adulte: elles dépendent de l'*ectoderme* comme le montrent leurs relations et leur forme en tout semblable aux cellules périphériques ectodermiques. Dans les embryons étudiés précédemment, et en particulier dans le premier, il est impossible de voir une séparation entre les cellules périphériques et les cellules profondes dans la région antérieure.

Le pigment oculaire est noyé dans les éléments ectodermiques antérieurs; il est représenté par des vacuoles entourées par le pigment brun rougeâtre. La masse interne postérieure comprend des éléments cellulaires mesurant environ 5 à 8  $\mu$  de diamètre. Nous avons vu que c'est dans cette région que sont compris des globules de couleur verte, restes du vitellus ovulaire, et nous avons pu suivre ce dernier depuis le Nauplius avant l'éclosion sous forme de deux bandes longitudinales.

Cette masse interne constitue l'ébauche commune aux organes génitaux, aux muscles, etc., c'est-à-dire aux tissus et organes mésodermiques. D'autre part, l'existence des restes vitellins semble indiquer qu'il s'y trouve des éléments endodermiques. Cette supposition se trouve confirmée par un phénomène dont il sera question plus loin, de sorte que cette masse est un complexe endo-mésodermique, bien qu'il ne se forme pas de mésenteron dans le cours ultérieur du développement.

De la situation et de la destinée de cette masse interne, l'on peut légitimement conclure qu'elle représente, encore fusionnées, les deux ébauches de l'*endoderme* et du *mésoderme*, lorsque dans les phénomènes ontogéniques ordinaires, ces deux parties ne se sont pas encore séparées.

Comme je l'ai indiqué précédemment, il existe en avant et ventralement deux productions cuticulaires creuses, encore très petites et qui sont probablement l'origine des tentacules dont il va être question plus loin.

De ce que nous avons dit plus haut, de la pénétration des embryons post-naupliens dans les téguments, il résulte que la pénétration intra-vasculaire peut se faire dans toutes les régions du corps. Nous venons d'en voir deux situés dans les vaisseaux antérieurs ; le plus grand nombre se développe dans le vaisseau ventral ; nous en avons vu un cependant dans la lacune péri-intestinale. Il semble en tout cas que les embryons se développent là où ils pénètrent, mais certaines situations sont défavorables au développement ultérieur. Ainsi, par exemple, l'embryon, logé dans le vaisseau afférent branchial, se trouve comprimé entre les branchies et le cerveau. Il est vrai qu'il peut gagner un tronc situé dans la cavité générale et pourra le distendre à son aise. Cependant, des embryons dans cette situation défavorable peuvent évoluer, comme j'en indiquerai plus loin un exemple (v. fig. 72, pl. VI). Il est facile de comprendre que si le jeune Monstrillide atteint un vaisseau situé dans une cavité spacieuse, il pourra le distendre et s'y développer sans contrainte ; c'est pour ainsi dire ce qui arrive presque toujours comme l'indiquent les dessins de la planche III. Le *Nauplius* paraît donc choisir, si l'on peut s'exprimer ainsi, le point de pénétration. Cependant il se trompe parfois, témoin celui dont la pénétration a été décrite plus haut.

Certains d'entre eux pénètrent par les branchies, et j'ai observé

plusieurs embryons dans les vaisseaux branchiaux. L'un d'eux a été représenté dans la figure 43<sup>1</sup>. Cet embryon, dont on reconnaît le pigment oculaire qui décèle son origine nauplienne, avait pénétré dans le vaisseau branchial pourtant très étroit (5-7  $\mu$  de diamètre) et l'avait distendu fortement. Les embryons qui pénètrent dans les branchies ne sont pas nombreux ; en tout cas, ils ne peuvent s'y développer, car jamais je n'ai observé, dans ces organes, d'embryon plus âgé que celui dont il vient d'être question. Ceux qui y pénètrent doivent, pour se développer, gagner l'intérieur du corps ; mais il est probable qu'ils sont résorbés sur place.

## 2. PHASE D'ADAPTATION. — FORMATION DE L'EMBRYON HÉMOPOTE

Nous avons vu qu'une des premières manifestations de l'embryon à son entrée dans le système vasculaire est la *secrétion d'une enveloppe cuticulaire externe*. C'est là un phénomène en apparence d'ordre secondaire, mais dont la signification ou plutôt dont les conséquences sont importantes pour l'ontogénèse. Cette dernière, en effet, doit tirer parti d'éléments nouveaux résultant de la transformation de la larve *Nauplius* issue de l'œuf ; il est bon, avant de continuer l'exposé de ces phénomènes, de préciser les conditions du développement.

*Éléments nouveaux de l'ontogénèse. — a) Intrinsèques.* La forme du corps, chez l'embryon récemment parvenu dans le vaisseau, est ovulaire, sans trace d'aucun appendice. La structure interne est la suivante : 1° un *ectoderme périphérique* avec sa très mince cuticule ; 2° un *ectoderme profond*, ébauche renfermant les restes pigmentaires de l'œil nauplien dissocié ; 3° une masse interne de cellules, ébauche complexe *mésodermique* et *endodermique* comprenant les restes du vitellin ovulaire transmis par le *Nauplius*.

Tel est le substratum embryonnaire très simple dont l'ontogénèse doit tirer parti pour aboutir à la forme copépode monstrillienne.

<sup>1</sup> Voir l'interprétation de cette coupe transversale à l'explication des planches.

Cette masse est en somme indifférenciée ; à ce dernier point de vue, elle ne dépasse guère la différenciation d'une forme blastula de crustacé.

b) Les conditions extérieures par rapport à l'embryon sont les suivantes : il est plongé dans le système vasculaire, baigné de toutes parts par le liquide sanguin de l'hôte, la *Salmacyna Dysteri*, dans le cas présent. Cette dernière est elle-même logée dans un tube calcaire. La masse embryonnaire, si malléable qu'est le jeune parasite, est donc sous l'influence d'un facteur biologique, milieu nutritif par excellence, où elle n'a qu'à puiser pour trouver une nourriture directement assimilable.

Comment, dans de telles conditions, l'être embryonnaire, emprisonné au sein des tissus de l'hôte qui l'héberge, va-t-il se transformer et évoluer, et comment au lieu de présenter une régression constante va-t-il évoluer progressivement, c'est ce que nous allons maintenant étudier, nous en tenant, dans cette partie du travail, à l'exposé des faits, sans sortir des limites du *comment*, quitte à nous demander, dans une autre partie, quels sont les éléments permettant d'en déduire le *pourquoi*.

Dans le milieu essentiellement nutritif qu'est le liquide sanguin, l'embryon parasite s'accroît. La première manifestation de son activité a été la formation d'une enveloppe cuticulaire ; la seconde est la production de deux appendices qui prennent naissance antérieurement sur la face ventrale. Ce sont, au début, deux bourgeons ectodermiques creux qui soulèvent la cuticule et forment deux éminences dirigées antérieurement par rapport au parasite. Chez un embryon de 66  $\mu$  de longueur, ils atteignent une taille d'environ 20  $\mu$ . La structure de ce dernier est à peine différente de l'embryon étudié précédemment ; voyons donc de suite un stade un peu plus avancé.

Embryon de 75 à 80  $\mu$  de longueur. (v. pl. IV, fig. 21 a et

21 b, pl. V, fig. 52-54.) — Les appendices ventraux d'un embryon de cette taille ont la forme de tentacules cylindro-coniques, longs de 40 à 50  $\mu$  ; ils baignent dans le liquide sanguin de l'hôte. Le corps de l'embryon s'est peu allongé, mais en revanche, il s'est accru en diamètre ; ce dernier atteint 40 à 45  $\mu$  dans la partie moyenne. La cuticule revêt le corps sur toute la périphérie.

Pour nous rendre compte de la structure de cet embryon, nous allons l'étudier : 1° par transparence sur le vivant ; 2° en préparation *in toto* montée et colorée ; 3° en sections transversales sériées. 1° Examiné vivant, soit en place, soit extrait de l'hôte, l'embryon est d'une teinte grise à peu près uniforme, à peine transparent. Dans la région moyenne et postérieure apparaissent des éléments sphériques clairs (fig. 21 a). La cuticule accolée à la surface du corps partout ailleurs, en est détachée dans la partie postérieure et ne lui est reliée que par des tractus. Les tentacules antéro-ventraux sont plus gris et plus opaques que le corps lui-même ; ils renferment de nombreuses granulations, cause de leur opacité. Bien qu'éloigné déjà de la période de vie libre, le parasite jeune présente encore des vestiges de la larve nauplienne ; c'est, en premier lieu, une tache pigmentaire encore visible, reste de l'œil frontal, située en avant et dorsalement ; en second lieu, c'est la présence de deux petites traînées de sphérules vertes, qui s'engagent dans la cavité de chacun des deux tentacules.

2° L'embryon de même dimension, monté et coloré, présente la structure indiquée fig. 21 b, pl. IV<sup>1</sup>. Il permet de reconnaître que les éléments clairs de la partie centrale du corps correspondent à des cellules sphériques que nous connaissons déjà et qui se sont accrues beaucoup plus que les éléments antérieurs ectodermiques. L'on y reconnaît encore les sphérules léolithiques engagées dans la cavité des deux tentacules, ainsi que le pigment nauplien.

<sup>1</sup> Cet embryon a été dessiné en place dans une *Salmacyna* colorée et montée dans le baume. La figure 18, dans laquelle sont représentés deux embryons plus âgés dans le vaisseau ventral, permet de se rendre compte des rapports d'un embryon de cet âge avec l'hôte. Voir également les figures 11 et 14.

3° Dans la série des coupes transversales, j'en ai représenté trois : pl. V, fig. 52, 53 et 54; la fig. 69, pl. VI est une section d'un tentacule à une plus grande échelle.

La première section (fig. 52) passe par la base des tentacules, à leur point d'insertion. Elle montre l'ectoderme périphérique avec la cuticule sécrétée par lui; au centre la masse ectodermique nerveuse formant un gros amas dorsal, ébauche cérébrale et sensorielle (yeux). De cette portion principale descend vers la face ventrale, entre l'insertion des deux tentacules, un prolongement de cellules semblables qui s'étale lorsqu'il arrive sur la face ventrale; c'est l'ébauche du système nerveux ventral et du collier péri-œsophagien.

L'on peut observer sur la ligne médiane ventrale une légère dépression de la cuticule correspondant à une saillie de l'ectoderme vers l'intérieur, et qui n'est autre que l'*incagination stomodéale*.

L'ébauche nerveuse se prolonge de plus, en arrière et dorsalement, comme le montre la figure 52 (qui représente la 5<sup>e</sup> coupe de la série, laquelle compte 10 coupes pour le corps seulement). Dans cette partie du corps, les cellules de cette ébauche nerveuse sont, on peut le voir nettement, séparées des cellules centrales mésodermiques qui s'avancent au-dessous d'elles. Le corps de l'embryon commence, en effet, à se creuser, et un espace vide sépare les deux ébauches.

Dans cette région moyenne du corps, ainsi que dans toute la région postérieure (fig. 54), les cellules centrales ont augmenté en nombre et en volume; elles atteignent maintenant jusque 20  $\mu$  de diamètre. Leur activité prolifératrice se manifeste par de nombreuses figures karyokinétiques.

Les tentacules de cet embryon ont la structure suivante (v. fig. 69, pl. V.). Extérieurement chacun d'eux est limité par une cuticule mince sous laquelle se trouve la couche épidermique qui l'a produite. Cet épiderme est très net et forme la couche épithéliale revêtante. La cavité du tentacule est occupée en grande partie par des cellules disposées sans ordre bien apparent; d'aspect amœboïde. Ce sont des cellules migratrices provenant de la masse cellulaire centrale.

L'on distingue entre elles de petites plaquettes de coagulum que l'on peut mieux voir dans la figure 52, c'est le liquide sanguin que ces organes tentaculaires sont chargés de produire. Ils puisent à même le sang de l'hôte qui les baigne, mais le transforment.

Comme nous le verrons de mieux en mieux par la suite, ces tentacules sont les organes intermédiaires entre l'embryon parasite et son hôte; ils vont prendre un développement de plus en plus considérable dans la suite du développement et pendant toute l'évolution parasitaire. Ce sont les organes nutritifs de cet embryon *hémopote*<sup>1</sup>.

J'ai dit plus haut que les cellules centrales des organes tentaculaires, *hémopotiques*, proviennent des cellules occupant la partie centrale de l'embryon. Cette émigration peut se suivre en quelque sorte sur l'embryon examiné par transparence; et, comme je l'ai indiqué, l'on observe nettement les deux bandes léctithiques d'origine nauplienne, ou plutôt d'origine ovulaire, s'engager dans la cavité des appendices en question.

Quelle est la raison de cette émigration? Est-elle simplement physiologique? Ces globules vitellins, qui disparaissent par la suite, s'engagent-ils dans la cavité des tentacules pour y être digérées, ou bien accompagnent-ils des éléments migrants qui s'y rendent et qui auraient, dans ce cas, la signification morphologique d'éléments endodermiques?

Si l'on s'en rapporte aux phénomènes ordinaires de l'ontogénèse, l'on constate que les éléments vitellins sont contenus à l'intérieur ou à l'extérieur des cellules dont la signification est toujours endodermique. En quelque sorte, la présence du vitellus ovulaire, sa concentration dans certains éléments embryonnaires déterminent leur qualité endodermique.

Mais nous allons voir que certains éléments se détachent de la masse commune méso-endodermique et représentent l'endoderme. Y aurait-il dédoublement de ce dernier?

<sup>1</sup> Hémopote de αἷμοποτέω, boire du sang.

## 3. FORMATION D'UNE DEUXIÈME PHASE NAUPLIENNE OU NAUPLIUS HÉMOPOTE

Embryon de 100  $\mu$ , pl. IV, fig. 22.

Deux embryons de 100  $\mu$  environ, en place dans le vaisseau ventral, pl. IV, fig. 18.

Embryons de 120  $\mu$ ; quatre coupes transversales, pl. VI, fig. 55, 56, 57 et 58; fig. 6 dans le texte.

Embryon de 150  $\mu$ , pl. IV, fig. 23.

Embryon de 180  $\mu$ , pl. IV, fig. 24.

Embryon de 200  $\mu$ , pl. IV, fig. 25, 26 et 27. Six coupes transversales, pl. VI, fig. 59 à 64; embryons de cette dimension en place, pl. III, fig. 11, fig. 14, fig. 15.

*Développement de la forme extérieure.* — Pendant la période qui suit le stade précédemment décrit, la croissance du corps en largeur l'emporte sur la croissance en longueur. C'est ainsi qu'un embryon long de 0<sup>mm</sup>120, a un diamètre transversal de 0<sup>mm</sup>075. Après cette inégalité en faveur de l'augmentation en épaisseur succède une régularisation dans les rapports de la longueur et de la largeur du corps, qui se maintient jusqu'à la fin de l'évolution parasitaire.

La progression des tentacules est plus rapide que celle du corps. Ces appendices, longs de 40  $\mu$  chez l'embryon dont le corps est long de 75  $\mu$ , atteignent une longueur de 0<sup>mm</sup>250 chez l'embryon de 0<sup>mm</sup>100; ils ont 0<sup>mm</sup>3 à 0<sup>mm</sup>4 chez l'embryon dont le corps a une longueur totale de 0<sup>mm</sup>2. Ces dimensions sont toutes relatives; les appendices tentaculaires présentent, en effet, un accroissement variable avec les conditions favorables dans lesquelles l'embryon se trouve.

La bouche dont nous avons vu l'apparition prend maintenant l'aspect d'un orifice de plus en plus net; elle est bordée par un épaissement de chitine.

Le corps de l'embryon, lorsqu'il a dépassé 0<sup>mm</sup>100, se pince vers son milieu; il se produit dans la région correspondante une large dépression ventrale dont nous verrons l'explication dans l'étude de la structure interne, et que l'on aperçoit mieux sur les embryons observés de profil.

L'enveloppe cuticulaire entoure l'embryon d'un fourreau cylindrique terminé en pointe aux deux extrémités antérieure et postérieure. L'antérieure est cannelée denticulée; la postérieure présente des rangées d'épines disposées en cercles prenant l'aspect de plis longitudinaux à l'extrémité effilée. Nous reviendrons du reste en détail sur la formation de cette enveloppe et sur son rôle.

Pendant la croissance de l'embryon, l'apparition de nouveaux appendices va apporter à l'interprétation des développements de la forme extérieure un point de repère précieux. L'extrémité antérieure de l'embryon se termine par un prolongement rostral, logé dans la pointe antérieure du fourreau et relié indirectement à la surface cuticulaire par des tractus d'origine superficielle, c'est-à-dire épidermiques (fig. 23 à 27, r). A droite et à gauche de ce rostre, latéro-dorsalement apparaissent deux bourgeons ectodermiques, clairs, plus transparents que le reste du corps, qui proéminent parallèlement au rostre. D'abord invisibles du côté ventral, ils s'allongent peu à peu et débordent en avant sur les parois antérieures du corps. Chez l'embryon de 0<sup>mm</sup>2, ils présentent même en leur milieu une légère constriction circulaire qui trahit la qualité d'un futur appendice articulé. Ces bourgeons sont en effet les ébauches des antennes antérieures articulées de l'adulte.

La région antérieure, céphalique de l'embryon possède donc à ce moment (fig. 26) deux paires d'appendices: l'une antérieure, d'apparition plus récente, l'autre insérée plus ventralement, un peu en avant de l'orifice buccal, et qui n'est pas autre chose que les tentacules si développés que nous connaissons depuis longtemps. Notons l'asynchronisme qui existe ici dans l'ordre d'apparition de ces deux paires d'appendices: les postérieures apparaissent avant les antérieures, contrairement à la règle générale chez les Arthropodés. Mais, en somme, ce n'est qu'un incident dans l'ontogénèse de la forme que nous étudions; l'explication en est, du reste, facile; nous y reviendrons plus tard.

Dans la plupart des cas, l'apparition des appendices céphaliques

se limite à ceux indiqués ci-dessus. Cependant, chez quelques embryons, à l'état d'exception dans l'ontogénèse de *Hæmocera Danae*, plus fréquemment dans celle de *H. filigranarum*, apparaît une troisième paire d'appendices céphaliques. Ces derniers naissent ventralement à droite et à gauche, un peu en arrière de l'orifice buccal. Ils présentent l'aspect et la structure de leurs congénères immédiatement antérieurs, c'est-à-dire les appendices tentaculaires, mais ils sont d'ordinaire plus petits (fig. 27). Souvent frappés d'arrêt de développement, ils restent rudimentaires; d'autres fois, au contraire, ils se développent tout autant que les premiers, comme le montre l'embryon plus âgé représenté pl. IV, fig. 31.

*Développement de la structure interne.* — Nous avons laissé cette étude chez l'embryon hémopote de 0  $\mu$  75 de long. Nous allons voir comment les ébauches internes de cet embryon s'organisent pendant que s'est développée la forme extérieure de l'embryon jusqu'au stade représenté fig. 26 et 27. Pour cela nous allons étudier : 1<sup>o</sup> la structure d'un embryon de 0<sup>mm</sup>120; 2<sup>o</sup> la structure d'un embryon de 0<sup>mm</sup>2, c'est-à-dire correspondant au stade des fig. 26 et 27. Mais au lieu de faire une étude distincte pour chacun des deux embryons, nous étudierons la différenciation des ébauches dans chacun d'eux.

L'examen des coupes transversales, fig. 55 à 58, de l'embryon de 0<sup>mm</sup>120 permet de constater que le corps a augmenté beaucoup de diamètre (les figures 52 à 54 sont à la même échelle), il s'est gonflé, distendu, mais sans que la partie massive des éléments internes ait pu s'accroître parallèlement. Il en résulte que le corps de l'embryon présente une vaste cavité; ce fait existe chez tous les embryons de cet âge, ou venant immédiatement après. Chez certains d'entre eux même, la place occupée par les ébauches massives est minime, relativement au volume total du corps.

Suivons successivement la différenciation des ébauches, dans les coupes transversales, fig. 55 à 58 pour l'embryon de 0,120, fig. 59 à 64 pour l'embryon de 0,2<sup>mm</sup> et la vue sagittale de ce dernier, reconstituée d'après les coupes et combinée avec l'examen sur l'embryon entier.

L'ectoderme a pris l'aspect d'un épithélium formé de cellules aplaties sur presque toute la surface du corps; c'est cet épiderme qui sécrète l'enveloppe cuticulaire. Mais cette sécrétion, d'abord généralisée, se localise peu à peu dans la région antérieure et surtout dans la région postérieure, où les cellules épidermiques prennent un aspect tout à fait particulier (fig. 64). Mais laissons de côté pour le moment l'étude du fourreau cuticulaire, nous la reprendrons plus loin.

L'épiderme de la région antérieure, correspondant à la base du rostre (fig. 55, r), est plus colonnaire; c'est dans cette région que bourgeonnent les antennes antérieures (fig. 59, an<sup>1</sup>). A droite et à gauche du prolongement rostral, médian, l'on voit deux bourgeons pleins ectodermiques, formés de cellules cylindriques qui se colorent de façon plus intense que les éléments voisins. Ces deux bourgeons épidermiques ainsi que le rostre sont contenus dans la cavité antérieure de l'enveloppe cuticulaire, détachée des téguments dans cette partie terminale du corps (fig. 59, fig. 25-27).

*Origine de l'abdomen.* — L'on pourrait croire que l'extrémité caudale de l'embryon deviendra son extrémité abdominale, il n'en est rien. Sur la face ventrale de l'embryon et de très bonne heure, l'on observe une dépression très large des téguments, sorte d'invagination de l'ectoderme qui s'enfonce dans la cavité du corps de l'embryon (fig. 57, 58, fig. 61, 62, 63, fig. 27), et que nous avons déjà signalée plus haut. Cette dépression délimite un repli ventral *ab*, dont la cavité communique en arrière avec la cavité du corps, et qui est fermé en avant; la limite antérieure de ce repli n'est autre que la dépression ventrale dont il a été question; c'est l'origine de l'abdomen qui apparaît donc comme un repli, appliqué au début tout contre la face ventrale de l'embryon, et dont la situation est postéro-antérieure (v. fig. 27 et fig. 6 dans le texte).

Le processus de formation de l'abdomen pourrait présenter matière à discussion, quant à son origine. L'on pourrait soutenir, en effet, que son mode de formation ne vient pas d'une invagination ventrale de l'ectoderme, mais d'une prolifération prenant naissance

vers l'extrémité postéro-ventrale et cheminant d'arrière en avant en restant intimement appliquée contre la face ventrale. Il y aurait ainsi formation d'une cavité comprise entre ce repli et la face ventrale de l'embryon qui ressemblerait à s'y méprendre à une véritable invagination. Cette explication est très vraisemblable, peut-être l'est-elle même davantage que la première. Mais ce qui tend à me



Fig. 6

Vue sagittale, combinée, d'un embryon long de 120 µ. R, rostre; S. n., ébauche nerveuse et sensorielle; St, stomodeum; Més + Znd, ébauches de l'endoderme et du mésoderme; g, ébauche génitale; Lac, lacune sanguine; ab, abdomen; Zet, Ectoderme; Caud, Extrémité caudale.

L'enveloppe cuticulaire de l'embryon ne prend aucune part à ces formations. Le stomodeum (st, fig. 56, 60, 27) est une invagination encore très étroite, cylindrique, qui s'élève presque verticalement à travers la masse des cellules nerveuses.

Cette dernière s'est accrue beaucoup dans la partie dorsale antérieure neuro-sensorielle et dans la partie ventrale qui a proliféré et a gagné vers l'arrière. Ces deux ébauches sont largement réunies dans la région stomodéale (fig. 56); cette dernière production restant rudimentaire et n'arrivant pas à perforer la masse nerveuse, le collier

faire croire qu'il y a bien invagination et non bourgeonnement, ce sont les rapports de la production abdominale avec le corps. Dans le cas de bourgeonnement, en effet, l'abdomen serait une production saillante au début; au contraire, comme le montre les coupes transversales et les embryons observés de profil, la ligne ventrale du corps se continue sans se soulever à l'endroit où l'abdomen se produit. De plus, comme l'indiquent les sections passant dans cette région du corps, le repli abdominal soulève, refoule les ébauches internes; la fig. 61 montre bien qu'il s'agit d'une véritable invagination de l'ectoderme, laquelle déterminant la formation d'une cavité ventrale délimite le repli abdominal.

oesophagien. passe au-dessus du stomodeum, et les deux ébauches dorsale et ventrale se continuent sans interruption.

L'ébauche dorsale neuro-sensorielle doit fournir le ceryeau et les yeux. En examinant cette ébauche dans l'embryon le plus jeune (fig. 56), l'on aperçoit des éléments cellulaires, allongés, plus clairs et beaucoup plus grands que les cellules voisines. Ils sont disposés normalement à la surface externe. Puis ces cellules augmentent en nombre et en dimensions (fig. 60) et arrivent à prendre l'aspect d'un épithélium dorsal, régulier chez l'embryon de 0<sup>mm</sup>2. C'est l'ébauche commune des trois yeux si développés de l'adulte.

La partie cérébrale proprement dite qui se confond pendant longtemps avec la précédente, comprend des cellules de petite taille encore sphériques, sans prolongements.

Enfin l'ébauche ventrale est formée de deux cordons distincts à ce stade; appliqués sur l'ectoderme ventral et s'étendant en arrière au dessus de l'invagination ventrale.

La masse des cellules endo-mésodermiques s'est séparée en deux parties: l'une antérieure, moins volumineuse, est venue se placer contre l'ébauche neuro-sensorielle, elle représente les éléments endodermiques (end, fig. 26), qui ne seront pas utilisés et resteront indifférenciés, ainsi que nous le verrons mieux plus loin. L'autre que nous pouvons appeler mésodermique, à présent, est isolée complètement des téguments. Elle est formée de cellules régulières, presque sphériques ou légèrement déformées par leur juxtaposition. Elles prolifèrent activement, et il commence à s'en détacher des éléments migrants, sans parler de ceux qui se sont engagés dans les tentacules. Ces cellules migratrices se répandent dans toutes les régions du corps, rostre, abdomen, parois, etc; elles formeront les tissus et organes du mésoderme. Toutefois, chez l'embryon dont nous nous occupons en ce moment, ce processus est encore fort peu marqué.

Sur la partie latéro-ventrale de l'ébauche mésodermique, fig. 61 'b', l'on observe des cellules qui se colorent d'une façon plus intense et se

multiplient activement: ce sont les initiales génitales encore indifférenciées.

Le sang qui vient des deux tentacules, où il est contenu dans les lacunes centrales de ces appendices, pénètre dans le corps à leur point d'insertion. C'est un liquide qui charrie des éléments figurés ou hématies, et dont on voit le mouvement sur le vivant. Il forme deux courants provenant des appendices tentaculaires, non endigués par des parois propres, mais cependant toujours bien limités (fig. 56, 59, 60, etc.) Le sang chemine latéralement, suit les bords de la masse mésodermique, se répand dans une lacune unique postérieure qui s'étend jusqu'à l'extrémité postérieure caudale et qui enverra par la suite un courant dans l'extrémité abdominale.

Au point de vue du développement de la forme extérieure du corps et de la différenciation interne; les phénomènes ontogéniques ayant comme point de départ une masse embryonnaire sans appendices et indifférenciée, ont produit un embryon dont nous venons de voir la disposition des ébauches internes, et qui est pourvu de deux ou trois paires d'appendices céphaliques.

Avant d'aller plus loin et, sans interpréter les phénomènes généraux du développement, ce qui viendra dans la troisième partie du travail, essayons de déterminer la valeur morphologique des appendices chez l'embryon parasite; par cela même nous préciserons le stade auquel l'évolution est parvenue.

Dans les conditions ordinaires, normales de l'ontogénèse, l'œuf du Monstrillide a donné, comme chez les autres Copépodes, une larve, le *Nauplius*. Ce dernier possède les trois paires d'appendices céphaliques ordinaires: antennes antérieures, antennes postérieures, mandibules modifiées, mais procédant de la forme typique. Il présentait comme structure interne un œil frontal en X, avec une ébauche neryeuse peu différenciée, des muscles moteurs et une masse cellulaire interne avec globules lécithiques, restes du lécithe

ovulaire. Par suite de la pénétration de ce *Nauplius* dans les tissus d'un hôte, dans l'exemple présent la *Salmacyna Dysteri*, la jeune larve devient parasite interne.

Ses appendices, sa cuticule revêtante tombant, l'embryon qui succède à cette forme *Nauplius*, immédiatement après son entrée, est une masse ovulaire, nue, formée de cellules sphériques indifférenciées, qui possède encore les restes de l'œil nauplien, ce dernier toutefois ne persiste pas, il se dissocie et se fusionne dans les éléments embryonnaires. Puis l'embryon en question gagne le système vasculaire et il acquiert la forme et la structure que nous achevons de décrire.

Il possède, nous l'avons vu, deux ou trois paires d'appendices céphaliques. Mais ces nouveaux venus occupent exactement la même place morphologique que leurs congénères aînés; parmi les nouveaux appendices, les uns sont ou deviendront identiques aux anciens, les autres sont tout différents. Les appendices les plus antérieurs sont encore à l'état d'ébauches, mais déjà une constriction indique leur future qualité, ils deviendront les antennes articulées, très riches en soies tactiles ou olfactives de l'adulte. Cette paire d'antennes est donc produite deux fois avec les mêmes caractères: une première fois dans le *Nauplius* libre, une seconde fois dans l'évolution à l'état parasitaire.

Les appendices qui viennent ensuite sont céphaliques; la première paire est insérée en arrière des antennes antérieures et en avant de l'orifice buccal.

La troisième paire apparaît rarement, peut rester rudimentaire et prend exceptionnellement l'importance de la précédente; elle est insérée un peu en arrière de l'orifice buccal.

Ces deux paires d'appendices sont, comme nous l'avons vu, inarticulés, cylindriques et terminés en pointe.

Quelles sont leurs homologues ?

1° Ils apparaissent symétriquement et occupent les premiers la position des antennes antérieures, les seconds la position des mandibules.

2° Ils se répètent métamériquement.

Ces deux caractères de symétrie et de répétition métamérique sont ceux des appendices du corps ; on peut objecter contre cette assimilation qu'ils ne sont pas articulés. A cela il est aisé de répondre. Les modifications apportées à la forme et à la structure des appendices, selon la fonction qui leur est dévolue, sont tellement fréquentes chez les Crustacés qu'il n'est pas besoin d'insister sur le peu de fondement de cette objection<sup>1</sup>.

D'autre part ces appendices, en particulier la première paire manquent complètement chez la forme adulte libre. C'est qu'en effet, les appendices tentaculaires sont transitoires, ils n'existent que pendant l'évolution parasitaire et tombent à la fin de cette période. Ceci explique l'absence des antennes postérieures chez l'adulte ; comme les antennes antérieures elles ont été produites, mais adaptées à une fonction spéciale de nutrition, elles sont devenues inutiles chez la forme libre.

En conséquence, nous pouvons conclure que l'embryon parasite à ce stade de son évolution possède les deux ou trois paires d'appendices céphaliques suivants :

- 1° Les antennes antérieures, qui seront normalement articulées.
- 2° Les antennes postérieures, longs appendices tentaculiformes, inarticulés.
- 3° Les mandibules, semblables aux précédentes quand elles existent.

Le corps n'est pas segmenté et ne possède pas encore d'autres appendices.

Si nous ne connaissions pas les stades antérieurs de développement avant l'existence parasitaire de l'embryon interne du Monstrillide, nous donnerions à ce stade de l'ontogénèse le nom de

<sup>1</sup> Les *Gorycoïdes*, parmi lesquels on a classé souvent les Monstrillides, ont les antennes postérieures transformées en organes de fixation.

Les *Lernéïdes* ont les antennes postérieures préhensiles et terminées par un crochet ou par une pince. Il en est de même des *Lernéopodites*.

Beaucoup de Copépodes, plus ou moins adaptés au parasitisme, ont leur seconde paire d'antennes modifiée.

*Nauplius* ou plutôt *stade nauplien*. Et en cela, nous ne ferions que nous conformer à l'usage de donner ce nom à la forme embryonnaire qui, chez les crustacés à embryogénie condensée, présente les trois premières paires d'appendices céphaliques ainsi que les ébauches internes à peine différenciées. L'embrion parasite correspond à ce stade nauplien des formes à embryogénie condensée.

Il existe donc dans l'évolution du Monstrillide un premier stade larvaire ; le *Nauplius* libre, auquel succède, après une régression, suivie d'un développement progressif, un *deuxième stade nauplien* interne, modifié et adapté à une existence parasitaire, c'est le *Nauplius hémopote*, interne.

#### 4. LE DÉVELOPPEMENT PROGRESSIF

A partir de ce moment l'ontogénèse du Monstrillide va se faire progressivement, d'une façon normale, comme si les conditions du développement étaient celles d'une embryogénie condensée où l'embryon pourvu d'un lécithe abondant développe tous ses organes et appendices avant l'éclosion. Pour étudier cette partie de l'ontogénèse, nous allons, en premier lieu, suivre le développement de la forme extérieure du corps ; en second lieu, nous suivrons la différenciation des organes internes en prenant pour point de départ les ébauches internes du stade nauplien parasite.

##### a) Développement de la forme extérieure du corps

V. fig. 28 à 32, planche VI ; fig. 33 à 37, planche V ; fig. 13, planche II.

L'accroissement de la forme générale du corps se fait par la croissance en longueur et en épaisseur, mais à cause de la formation tout à fait particulière de l'abdomen et de la destinée de l'extrémité caudale, l'on peut considérer deux centres principaux de croissance en longueur, l'un pour l'abdomen, l'autre pour les régions céphalique et thoracique. Pendant que l'allongement et l'épaississement du corps se produisent, le *fourreau cuticulaire* cylindrique s'accroît.

il entoure comme d'un manchon très ample le corps de l'embryon qui s'y trouve toujours à l'aise.

L'abdomen dont nous avons vu la formation est d'abord appliqué étroitement sur la face ventrale de l'embryon, dont il couvre au début la plus grande partie. Mais comme la région antérieure du corps de l'embryon, qui doit donner naissance au céphalon et au thorax, prend un développement considérable, le repli abdominal n'a plus qu'une importance relative de moins en moins grande, comme il est facile de le suivre sur les figures 28 à 37.

Avec l'allongement de la région du céphalon et du thorax, encore indistincts, correspond l'apparition des appendices, et par conséquent l'indication de la segmentation du corps. Comme on le sait, si la 3<sup>e</sup> paire d'appendices céphaliques (les mandibules) apparaît quelquefois, par contre la 4<sup>e</sup> et la 5<sup>e</sup> paires (1<sup>res</sup> et 2<sup>es</sup> maxilles) ne se montrent pas.

Les premiers appendices qui apparaissent dans la région ventrale du céphalo-thorax correspondent à la première paire de pattes thoraciques; ils délimitent donc, en quelque sorte, la région thoracique de la céphalique. Ils naissent sous forme de deux bourgeons saillants (fig. 28 *Pth*<sup>1</sup>), situés à la limite de la région ventrale recouverte par l'abdomen embryonnaire. La croissance plus rapide du corps dans la région thoracique éloigne peu à peu la première patte thoracique du repli abdominal qui la cachait en partie au début. En arrière de cette première paire de membres thoraciques, les suivants prennent successivement naissance. C'est ce que montrent les embryons, d'âge à peu près identique, représentés l'un de profil fig. 29, l'autre par la face ventrale fig. 30<sup>1</sup>. De profil les pattes thoraciques *Pth*<sup>1</sup>, *Pth*<sup>2</sup>, *Pth*<sup>3</sup> apparaissent comme des bourgeons de moins en moins saillants en se dirigeant vers l'extrémité postérieure; de face, la région où se produit le bourgeonnement des appendices

<sup>1</sup> La figure 30 et la figure 32 ont été représentées à une échelle plus petite (X 100) que les autres embryons (X 140). Le stade du développement correspond à la phase *Métanauplius* des formes libres.

se montre plus claire, faisant une saillie ventrale, présentant sur la ligne médiane une incision profonde (v. coupes transversales 66 et 67).

Les autres pattes thoraciques apparaissent, la 4<sup>e</sup> seulement pour les embryons qui se différencient vers le sexe mâle, la 4<sup>e</sup> et la 5<sup>e</sup> pour ceux qui deviendront des femelles (fig. 31 et 32). Puis les bourgeons des pattes thoraciques se bifurquent par une division longitudinale, c'est l'origine de l'exopodite et de l'endopodite. Ils restent appliqués sur la face ventrale et se développent en restant accolés contre elle et en se recouvrant d'arrière en avant, à mesure que leurs dimensions augmentent.

L'abdomen conserve toujours sa situation, replié sur la face ventrale, mais il en est toujours de plus en plus distinct; il recouvre d'abord la première paire de pattes thoraciques, puis à cause de l'accroissement du corps, qui reporte de plus en plus ces appendices vers l'avant, il ne recouvre plus et successivement que la 2<sup>e</sup>, puis la 3<sup>e</sup> et, selon les cas, la 4<sup>e</sup> et la 5<sup>e</sup>.

La partie terminale de l'embryon, logée dans la pointe postérieure du fourreau cuticulaire et qui est chargée de sécréter le cuticule, ainsi que nous le verrons, continue directement le corps au début. La séparation de cette extrémité caudale avec le corps se fait de plus en plus nette. La région où elle s'insère se délimite par une constriction; elle se distingue du reste du corps par sa transparence plus grande. Tandis que le corps est d'une couleur grisâtre, qu'il est plutôt opaque, la partie terminale est d'une teinte rosée, claire et présente des striations longitudinales.

Puis la différenciation morphologique suit deux voies différentes selon que l'embryon est déterminé vers le sexe ♂ ou vers le sexe ♀. Toutefois un certain nombre de phénomènes restent communs, identiques dans les deux voies, tels que: la séparation des somites thoraciques et abdominaux, l'accroissement des divers appendices, l'articulation des antennes antérieures et des membres thoraciques, l'accroissement maximum des antennes tentaculiformes.

*Evolution morphologique du mâle.* — Pl. IV, fig. 32; pl. V, fig. 35, 36 et 37. — Elle est concordante avec la différenciation des ébauches internes génitales. Ainsi que nous le savons le mâle est de moitié plus petit que la femelle; le céphalothorax est d'autre part beaucoup moins développé que dans l'autre sexe. Il résulte de ces différences que, à partir d'un certain âge, il est possible, à la seule inspection de la forme extérieure, de distinguer les embryons mâles des embryons femelles. D'une façon générale, à taille égale, à partir d'une longueur de 0 mm 300, la différenciation extérieure est plus avancée chez les premiers que chez les seconds; de plus, la longueur et l'épaisseur du céphalothorax est plus petite; toutes proportions gardées bien entendu.

Chez un embryon mesurant 0 mm 340 (de la base du rostre à la courbure abdominale et représenté fig. 32), les pattes thoraciques sont toutes formées et en voie de différenciation, l'articulation des antennes antérieures est de plus en plus nette. Dans l'exemplaire représenté par la figure 32 et choisi à dessein, l'on peut observer que l'accroissement du fourreau cuticulaire a précédé de beaucoup celui du corps, en avant et en arrière. De la pointe antérieure à la pointe postérieure, cette enveloppe mesure 0 mm 850.

Dans la pointe antérieure, il existe un prolongement axial du corps, d'où partent des tractus finement granuleux qui s'attachent aux parois denticulées de l'enveloppe. C'est ce prolongement rostral qui secrète en avant le fourreau cuticulaire. Il atteint à ce moment son maximum d'accroissement, puis se résorbe peu à peu; mais dans la cavité ainsi produite, les antennes antérieures pourront se développer et elles arriveront à la remplir entièrement (fig. 35 et 37).

De même, l'extrémité caudale du fourreau est considérable et sera plus tard occupée par la partie postérieure du corps de l'embryon, comme nous l'indiquons plus loin.

L'embryon représenté fig. 35 a un fourreau de même longueur que le précédent. Le corps s'est beaucoup accru, les antennes antérieures accolées, serrées l'une contre l'autre, occupent toute

l'extrémité antérieure du fourreau. En arrière la portion caudale du corps est réduite à l'état d'un appendice faiblement rattaché à la courbure thoraco-abdominale. La segmentation du thorax et de l'abdomen et l'articulation des appendices sont nettement indiquées. Les productions sétigères ont apparu et accusent de plus en plus la différenciation morphologique externe.

A ce stade correspond un maximum dans la taille des antennes tentaculaires. La longueur de ces appendices est tout à fait relative, elle varie non seulement avec l'âge de l'embryon, mais aussi avec les conditions favorables qui permettent leur extension. L'embryon ♀ que j'ai représenté fig. 36 (et qui est le même, mais à une échelle plus réduite, que celui de la fig. 35) montre le développement considérable que peuvent atteindre ces tentacules dans des conditions exceptionnelles. Le corps a une longueur totale, avec le fourreau, de 0,780, la longueur des appendices tentaculaires est de 2 millimètres.

Enfin la différenciation morphologique est de plus en plus accusée, et comme la différenciation interne marche de pair, l'embryon parasite commence à présenter les mouvements qui précèdent la sortie. A ce moment (fig. 37), tous les appendices ont acquis la forme qu'ils ont chez l'adulte. Le corps emprisonné dans le fourreau cylindrique, les appendices serrés les uns contre les autres pour occuper le moins de place possible, l'abdomen replié sous la face ventrale et se prolongeant par les longues soies furcales font ressembler le parasite à une nymphe emmaillotée dans un cocon trop étroit.

Le Monstrillide commence à présenter les mouvements précurseurs de l'« éclosion », si l'on peut employer ce terme dans une telle occurrence. Les yeux volumineux, pigmentés, quoique devant être considérés comme des organes internes, ne sont pas sans donner une note caractéristique à la différenciation morphologique externe, grâce à leur couleur foncée et à leur taille considérable.

*Evolution morphologique de la femelle,* pl. IV, fig. 31; pl. V, fig. 33, 34; pl. I, fig. 13. — L'évolution de la forme extérieure de la

femelle est parallèle à celle du mâle. J'indiquerai seulement les caractères qui lui sont propres.

Le volume considérable des ovaires nécessite un accroissement correspondant de la région céphalothoracique qui les renferme. Aussi chez les jeunes femelles, fig. 32, 33 et 34, cette partie du corps est-elle plus longue et plus épaisse que chez les embryons mâles d'âge correspondant. Au point de vue de la différenciation extérieure des régions du corps et des appendices, les embryons, représentés fig. 35 pour le sexe mâle et fig. 34 pour le sexe femelle, se correspondent sensiblement, et l'on saisit de suite les différences qui séparent ces deux formes. La taille, prise d'une extrémité à l'autre du fourreau, de l'embryon ♂ est de 0<sup>mm</sup>750, celle de l'embryon ♀ est de 1<sup>mm</sup>05. Outre ces différences, la femelle acquiert une 5<sup>e</sup> paire de membres thoraciques plus petits que les précédents. D'autre part on observe, chez la femelle, encore placée dans le fourreau cuticulaire, les longues soies génitales de l'abdomen, se développant entre l'abdomen et la face ventrale.

Tandis que la teinte générale du corps chez le parasite ♂ est généralement grise avec des gouttelettes huileuses pigmentées en brun rouge, la femelle (fig. 6, pl. II) est d'une couleur vert minéral, comme le sang de l'Annélide; cette coloration est due aux œufs qui remplissent non seulement tout le céphalothorax, mais s'étendent en arrière dans les divers segments thoraciques jusqu'à la courbure thoraco-abdominale.

Chez les parasites des deux sexes arrivés au terme de leur développement, les antennes logées parallèlement dans l'extrémité antérieure du fourreau sont serrées l'une contre l'autre. Le prolongement rostral a complètement disparu, et la compression mécanique qu'il a subi de la part des antennes n'est peut-être pas sans influence sur sa disparition. La région céphalique se termine par une partie arrondie, sans éminence rostrale. L'extrémité caudale, chargée de sécréter le fourreau en arrière, s'est de plus en plus réduite, à mesure que son importance diminuait, et peu à peu elle s'est résorbée.

#### b) Différenciation de la structure interne<sup>1</sup>

*Productions tégumentaires. — Sécrétion de la cuticule.*  
*Fourreau cuticulaire. — Son rôle isolant. — Destinée de l'extrémité caudale*

Nous aborderons de suite la question des productions tégumentaires parce qu'elle se relie étroitement au développement de la forme extérieure du corps.

Ainsi que nous l'avons constaté dans les pages précédentes, la première cuticule du jeune embryon parasite, d'abord en contact avec toute la surface du corps, ne tarde pas à s'en séparer à mesure que le corps s'accroît. Elle prend peu à peu l'aspect d'un fourreau cylindrique terminé en pointe aux deux extrémités, où elle adhère intimement à l'épiderme superficiel; mais sur le reste du corps, particulièrement sur la face ventrale, elle s'en sépare complètement, et elle ne participe ni à la formation de l'abdomen ni à celle des membres thoraciques. L'adhérence persiste plus longtemps du côté dorsal. Mais peu à peu une deuxième cuticule mince, revêtant toutes les productions saillantes, appendices et membres, moulée exactement sur toute la surface, se forme à l'abri de la première qui conserve son aspect d'étui ou de fourreau.

C'est aux extrémités postérieure et antérieure que l'adhérence entre le corps et le fourreau persiste le plus longtemps, et cela tant que l'allongement du corps n'est pas terminé; nous avons vu aussi que la croissance du fourreau est plus rapide que celle du corps.

La partie postérieure s'accroît par une sécrétion cuticulaire de l'épiderme de la région *caudale*. Comme nous le savons déjà, cette extrémité caudale n'est pas l'extrémité postérieure *morphologique* de l'embryon; cette dernière n'est autre que l'abdomen qui, chez l'embryon, est replié sur la face ventrale. Les deux extrémités, l'une *caudale*, l'autre *abdominale*, sont à un moment donné d'impor-

<sup>1</sup> Figures 65 à 84.

tances à peu près égales : la première dans le prolongement de l'axe du corps, la seconde recourbée vers l'avant et à direction postéro-antérieure (v. fig. 7 dans le texte). Toutes deux communiquent largement par leur cavité avec la cavité du corps. Nous connaissons

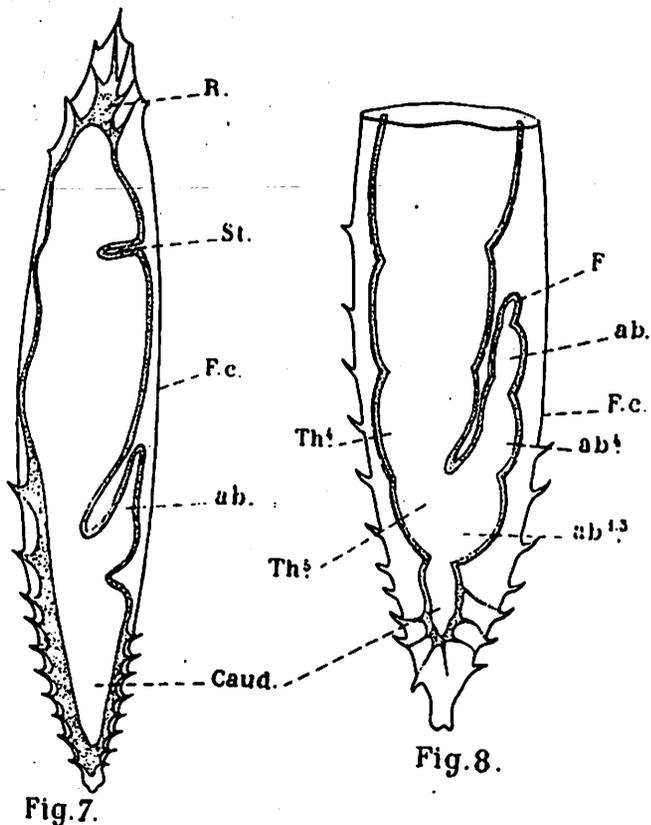


Fig. 7 et 8. — Figures schématiques destinées à faire comprendre les rapports des extrémités caudale, caud., et abdominale, ab.

La fig. 7 est une section sagittale d'un embryon de 0<sup>me</sup> 250 environ; la fig. 8 est une section sagittale d'un parasite plus âgé dont on n'a représenté que la partie postérieure.

R, prolongement rostral sécrétant l'extrémité dentelée du fourreau cuticulaire F. c.; St, stomodaeum; ab, abdomen non revêtu par le fourreau; caud., extrémité caudale sécrétant le fourreau cuticulaire; Th<sup>1</sup>, Th<sup>2</sup>, Th<sup>4</sup> et Th<sup>5</sup> somites thoraciques; ab<sup>1,2</sup>, ab<sup>3</sup> somites abdominaux; F, furca.

la destinée du prolongement abdominal, il devient l'abdomen de l'adulte. Quel est le rôle et la destinée de l'extrémité caudale ?

Cette dernière est engagée dans l'extrémité terminale du fourreau où elle se moule complètement (V. fig. 27, pl. III, fig. 64, pl. V, fig. 7 dans le texte). Les cellules épidermiques de cette région sécrètent activement la cuticule; elles forment, fig. 64, des éminences régulières qui donnent aux sections transversales un aspect régulièrement étoilé. Il en résulte que la cuticule, au lieu d'être déposée selon une surface lisse, prend l'aspect d'une enveloppe plissée longitudinalement et présentant des pointes saillantes, sortes d'épines chitineuses disposées en cercles à peu près réguliers.

A mesure que le corps s'allonge dans le fourreau et exige une place de plus en plus grande, l'enveloppe cuticulaire se déplisse peu à peu dans cette région postérieure (v. fig. 25 à 37, particulièrement la fig. 32). Il persiste cependant des épines saillantes qui s'espacent et s'atténuent de plus en plus dans les parties du fourreau les plus éloignées de l'extrémité terminale.

Tant que l'accroissement se fait, la sécrétion de la cuticule se continue activement, puis son importance diminue peu à peu. D'abord en communication très large avec le corps, dans la région de la courbure dorsale (qui correspond à la limite du thorax et de l'abdomen), le point d'attache du prolongement caudal se rétrécit de plus en plus (fig. 8 du texte). Les bords des téguments dorsaux se rapprochent et restreignent l'orifice qui fait communiquer la cavité du corps avec la cavité caudale de plus en plus réduite. Peu à peu les parties de l'extrémité caudale se séparent de la cuticule; ses parois diminuent d'importance, finissent par se confondre au-dessus de l'orifice thoraco-caudal (fig. 35 et 37) et l'obturent par le fait même de leur rétraction.

Le liquide sanguin, comme le montre la figure 77, qui représente une section passant par la courbure thoraco-abdominale, se partage en deux courants dont l'un pénètre dans l'extrémité caudale (v. fig. 64) et dont l'autre se répand dans l'abdomen.

L'accroissement en diamètre de l'enveloppe se fait par suite du déplissement de l'extrémité postérieure; toutefois il n'est pas impos-

sible qu'un nouvel apport de chitine se fasse en certains points du corps, particulièrement sur les régions dorsale et latérales, où l'adhérence de la cuticule avec l'épiderme persiste plus longtemps que du côté ventral.

La croissance antérieure du fourreau se fait d'une tout autre manière, et du reste elle est moins active, puisqu'elle est limitée à la production de l'extrémité effilée dans laquelle les antennes antérieures prennent place. Cette partie antérieure est dentelée à la manière du rostre de certains Décapodes, comme, par exemple, les Palémons (fig. 23 à 37 et particulièrement fig. 28 à 32); la sécrétion de la cuticule est produite par un prolongement rostral dont il a été question plus haut. Au début (fig. 27, *H*) le rostre était appliqué contre la cuticule; puis peu à peu, ses parois se sont rétractées et détachées de la cuticule. Elles ne lui sont restées unies que par des tractus, qui finissent eux-mêmes par se résorber quand l'accroissement terminal prend fin. Puis l'extrémité postérieure se régularise comme je l'ai indiqué plus haut.

*Rôle isolant du fourreau.* — La simple constatation des faits permet de suite de se rendre compte que la sécrétion d'un fourreau permet à l'embryon parasite de se développer à l'abri d'un étui protecteur dont l'extension est corrélative de l'accroissement du corps.

Mais si nous observons les choses de plus près, nous constatons que le résultat de la production de cette enveloppe n'est pas seulement de protéger l'embryon, protection en somme peu utile dans ce milieu interne, mais surtout de l'*isoler*. C'est bien si l'on veut un fourreau protecteur, mais qui, de plus, soustrait l'embryon à l'influence du milieu sanguin. Cette membrane est, en effet, *imperméable au liquide ambiant*. L'on ne trouve jamais de sang, lequel serait décelé par sa couleur verte sur le vivant ou par un coagulum dans les coupes, dans l'espace compris entre le corps de l'embryon et le fourreau qui l'enveloppe de toutes parts.

Il en résulte que le parasite n'est en rapport direct avec le milieu sanguin que par les organes tentaculaires qui y baignent totalement. L'importance physiologique de cette disposition est considérable; elle est, sans aucun doute, l'une des causes de l'évolution progressive du parasite. Grâce à elle, les organes et les tissus de ce dernier sont soustraits à l'action directe du milieu biologique. Le développement s'y fait comme celui d'un embryon protégé par une coque qui l'abrite des influences nocives extérieures. Mais comme le milieu nutritif est externe par rapport à ce fourreau isolant, les appendices adaptés à une fonction nutritive spéciale, c'est-à-dire les tentacules, sont placés en dehors, et l'embryon parasite n'est en relation avec le milieu ambiant que par leur intermédiaire. Si toute la surface du corps baignait directement dans le sang et y puisait sa nourriture par osmose, les conséquences morphologiques de cette disposition seraient, sans aucun doute, considérable et conduirait l'évolution dans une direction constamment régressive pour la plupart des organes.

Les épines, dont la présence a été signalée à plusieurs reprises, et qui résultent de la façon particulière dont sont disposées les cellules épidermiques sécrétantes de la région caudale, sont surtout nombreuses vers l'extrémité terminale effilée. Elles sont produites, comme nous l'avons dit, sur toute la longueur de l'enveloppe puisqu'elles existent chez l'embryon très jeune (v. fig. 22 et 23, pl. IV). Mais à cause de l'extension du fourreau, ces productions s'espacent de plus en plus et s'atténuent beaucoup. Elles ne persistent, chez le parasite arrivé au terme de son développement, qu'à l'extrémité du fourreau. Leur présence n'est certainement pas sans maintenir, d'une manière solide, le parasite dans le tronc vasculaire, mais leur rôle est bien plus efficace lors de la sortie du parasite qui, nous le verrons, sort à reculons, et qui, par les mouvements répétés de cette extrémité épineuse et effilée, déchire les parois du corps de son hôte.

*Nutrition du parasite. — Structure des tentacules. — Sang.*

L'origine des tentacules a été indiquée plus haut chez l'embryon hémopote jeune. Nous allons étudier dans ce paragraphe la différenciation histologique et la fonction de ces organes, producteurs du sang du Monstrillide.

*Différenciation histologique des tentacules.* — (V. fig. 69, 70, 71, pl. VI). Les tentacules, antennes postérieures modifiées, sont les premiers appendices qui apparaissent sous forme de deux bourgeons creux ectodermiques dans la cavité desquels viennent émigrer des cellules, provenant de la masse embryonnaire centrale. Comme nous l'avons indiqué, ces éléments migrants sont accompagnés d'éléments vitellins, restes du lécithe ovulaire.

Les sections transversales du tentacule jeune ou de l'extrémité libre d'un tentacule plus âgé, encore en voie d'accroissement, montrent que l'épiderme sous-cuticulaire est au début formé de cellules prismatiques, régulières. Puis à mesure que l'organe grandit et augmente en diamètre, cette couche périphérique diminue d'épaisseur; les cellules qui la constituent s'aplatissent (fig. 70) et finalement, dans les tentacules âgés, elles s'accolent contre la cuticule externe et forment une mince membrane parfois difficile à discerner (fig. 71).

Les cellules internes constituent une couche irrégulière, s'appuyant par leurs parties basilaires sur l'épiderme sous-jacent et libres par leurs extrémités internes. Cette disposition leur donne l'aspect des épithéliums amœboïdes digestifs des Cœlentérés et des Platodes. Cet aspect s'accroît de plus en plus dans les tentacules âgés, à tel point qu'il est parfois impossible de distinguer, dans cette couche, une limite nette du côté interne; leurs extrémités libres baignent dans la lacune centrale de l'appendice remplie par le liquide sanguin.

Comment fonctionnent ces organes? A considérer la structure histologique des parois, formées: 1° de la cuticule externe revêtante; 2° de l'épiderme de plus en plus réduit; 3° de la couche des cellules

internes amœboïdes et à contenu abondant, il est facile de constater que ces dernières sont les seules actives. Dans les échanges osmotiques qui se font à travers ces parois, il est vraisemblable que la cuticule et l'épiderme ne jouent que le rôle de membranes inertes; il n'en est pas de même pour la couche interne dans les phénomènes d'échange.

Le contenu des cellules amœboïdes présente un liquide abondant, tenant en suspension des granulations nombreuses et des petites gouttelettes réfringentes huileuses ou graisseuses. C'est la présence de ces derniers éléments qui donne aux tentacules leur aspect granuleux et leur opacité caractéristique. La majeure partie du cytoplasme et le noyau de ces éléments sont situés dans la région basilaire, adhérente à la couche épidermique, c'est-à-dire dans le point le plus voisin de l'absorption du sang de l'hôte.

*La production du sang du parasite.* — Comme on le sait, le sang du parasite remplit la cavité centrale de l'organe tentaculaire, et de là il est dirigé dans les lacunes du corps. Il est facile d'en suivre le mouvement dans l'examen du parasite vivant. Le sang de ce dernier est-il identique au sang de l'hôte qu'il habite? L'étude de ce liquide pris dans l'organe tentaculaire même, va nous permettre de répondre à cette question.

Nous savons que le sang de la Salmaeyne est vert, coloré par la chlorocruorine; le sang du parasite, lui, est incolore. Il n'y a donc pas eu simple passage osmotique à travers les parois du tentacule. Ou bien la chlorocruorine ne traverse pas les parois ou bien sa constitution chimique est modifiée; quelle que soit la modification subie, il est évident que les parois ou mieux les cellules amœboïdes interviennent activement dans cette occurrence. L'action modificatrice des cellules amœboïdes ne se borne pas, sans doute, à cette simple décoloration, et il est vraisemblable que la transformation chimique du sang de l'hôte est plus considérable.

Au point de vue histologique, le sang du Copépode renferme des éléments nucléés ou hématies elliptiques de très petite taille. Ils

sont produits dans les tentacules mêmes où l'on observe fréquemment des plaquettes semblant constituées par ces amas d'hématies (fig. 71).

*Système nerveux et organe des sens.*

1<sup>o</sup> *Différenciation de l'ébauche neuro-sensorielle.* Résumons d'abord les transformations subies par l'ébauche commune neuro-sensorielle, telles que nous les avons décrites précédemment chez les divers embryons.

Chez le jeune parasite interne, soit encore dans les téguments, soit dans la cavité générale ou à son arrivée dans le système sanguin, les cellules ectodermiques internes formant l'ébauche neuro-sensorielle sont groupées dans la région antérieure du corps; elles sont sphériques, toutes semblables et renferment les restes dissociés de l'œil nauplien.

Dans la suite, on voit apparaître des éléments clairs, allongés, lesquels finissent par se disposer normalement à la surface et forment un amas épithélial dorsal (fig. 56 et 60), au milieu des éléments plus petits et sphériques de la masse commune, c'est l'ébauche sensorielle qui donnera naissance aux trois yeux si développés du Monstrillide.

2<sup>o</sup> *Système nerveux.* Le développement des yeux et la modification consécutive qui en résulte dans leur situation respective rejette le cerveau un peu en arrière, la limite antérieure de ce dernier est indiquée par les trois yeux contre lesquels il vient buter. Puis l'accroissement transversal du corps, beaucoup plus considérable que celui du cerveau, amène la séparation de ce dernier d'avec les parois; finalement le cerveau constitue une masse isolée des téguments et fixée aux yeux dans sa partie antérieure (fig. 35, 37, 34. 1 à 6, *Cer*).

Les neurones de la région cérébrale restent toujours d'une taille relativement minime. Leur différenciation ne diffère en rien des éléments semblables des autres crustacés inférieurs (V. fig. 56, 60, 65). Aussi je n'insisterai pas sur ce point.

Quant à la chaîne nerveuse dont nous avons vu l'ébauche double, elle forme un cordon ventral simple chez la femelle, un cordon ganglionnaire céphalothoracique chez le mâle.

3<sup>o</sup> *Développement et structure des yeux.* La persistance de l'œil frontal nauplien et la question des homologies des organes visuels tripartites des Entomostracés, qui s'y rattache étroitement, ont fait l'objet de recherches dont les résultats sont peu concordants.

Déjà, l'on a observé, sur des Décapodes adultes la présence simultanée des vestiges de l'œil nauplien et des deux yeux composés; mais chez les Entomostracés où les organes visuels adultes occupent la place de l'œil frontal larvaire, la destinée de ce dernier est chose encore fort obscure. Les transformations et le développement de ces organes dans le cours de l'ontogénèse peuvent seuls nous renseigner d'une façon précise; lorsque l'on aura suivi l'organogénie des organes visuels chez un certain nombre d'Entomostracés, l'on pourra donner à la solution de ce problème une réponse suffisamment générale. J'apporte, quant à moi, non pas une réponse pour tous les Copépodes, mais les documents que m'a fournis l'étude embryologique des Monstrillides.

Pour traiter l'ensemble de cette question, nous allons reprendre, en les résumant, les documents épars dans les divers endroits de ce travail.

Nous avons vu que l'œil frontal de la larve Nauplius issue de l'œuf présente la forme caractéristique en X (fig. 8). Cet organe visuel est relativement très développé à la fois par sa taille et par sa structure; il possède des lentilles réfringentes dans les concavités des branches de l'X et une lentille dans leur écartement antérieur. Lorsque le Nauplius pénètre dans les téguments de l'hôte, l'œil conserve sa forme et sa structure (fig. 9, fig. 40); puis ses éléments se disjoignent, il persiste pendant quelque temps un amas pigmentaire dont la couleur brun-rougeâtre permet d'en constater l'existence (fig. 20<sup>a</sup>, 20<sup>b</sup>, 21<sup>a</sup>, 21<sup>b</sup>, 22, 43, 45, 48, 51). Finalement les derniers

vestiges de cet œil diffluent dans la masse ectodermique neuro-sensorielle, dans laquelle ils sont plongés et où ils disparaissent complètement.

L'œil frontal nauplien disparaît donc dans l'ontogénèse des Monstrillides sans laisser aucune trace. Remarquons que cette disparition de l'œil nauplien ne résulte pas directement de la pénétration dans l'hôte. La transformation des éléments naupliens en une masse cellulaire indifférenciée ne se fait sentir qu'après la pénétration dans les tissus; c'est même le seul organe différencié qui persiste aussi longtemps dans les conditions nouvelles de l'existence parasitaire à l'intérieur d'un hôte.

Puis une ébauche épithéliale sensorielle s'établit, comme nous l'avons vu, aux dépens de la masse ectodermique profonde (fig. 56 et 60). Au stade parasite nauplien, l'ébauche sensorielle est formée d'éléments clairs, allongés, disposés dorsalement en un épithélium régulier, reposant sur l'ébauche cérébrale (fig. 60, pl. XI). L'œil tripartite ou mieux les trois yeux de l'adulte vont se former par la différenciation de cette masse épithéliale unique.

Lorsque l'embryon acquiert des rudiments de pattes thoraciques, et qu'il atteint une longueur de 0<sup>mm</sup>,25 à 0<sup>mm</sup>,3, l'œil apparaît intérieurement et par transparence, sous la forme d'une tache pigmentaire dorsale, encore très claire (fig. 28 et 29). A cet état correspond une structure de l'ébauche représentée dans la figure 65, pl. IV. La disposition des éléments visuels est encore épithéliale, mais elle consiste en trois amas distincts. Chacun de ces derniers est entouré par une production pigmentaire en forme de coupe dont les parties convexes sont tournées vers le cerveau sur lequel elles reposent. Cette sécrétion est produite par des cellules plus profondes disposées sur le fond des coupes.

Les cellules affectent encore dans chacune la disposition épithéliale, mais à cause de la forme spéciale des parties, elles sont plus effilées dans la profondeur et plus larges au contraire vers la surface. Le pigment est sécrété en un dépôt de plus en plus épais et les

régions tangentielles des trois coupes finissent par avoir une partie pigmentaire commune.

La position des trois yeux en voie de différenciation est encore celle de l'ébauche épithéliale primitive: tous trois occupent la région dorsale céphalique: l'un médian dorsal, deux latéraux et dorsaux.

Les yeux subissent ensuite les changements suivants: 1<sup>o</sup> le pigment augmente considérablement; 2<sup>o</sup> chaque œil s'accroît en volume; 3<sup>o</sup> l'œil médian dorsal gagne la face ventrale, par un mouvement de rotation de 180° dans le plan sagittal, et devient médian ventral.

Extérieurement et par transparence, l'œil se montre de plus en plus nettement grâce au pigment dont la quantité augmente et dont la coloration s'accroît. (fig. 32 à 37, fig. 4 à 6 et particulièrement fig. 2<sup>b</sup>).

Nous avons vu la disposition des yeux chez l'adulte, en structure macroscopique (fig. 2<sup>b</sup>); chez le Monstrillide encore parasite, où les yeux ont acquis leur structure et pris leur situation définitives, les yeux sont plus faciles à étudier parce que le pigment, tout en y étant déjà fort abondant, est moins vivement coloré; il est par conséquent un obstacle moins grand pour l'observation. La coupe transversale, représentée (fig. 68), rencontre les trois yeux selon leur plan de symétrie; elle permet de se rendre compte de la différenciation de chacun deux et de leurs rapports généraux.

Les trois coupes visuelles ont augmenté considérablement de volume, à tel point qu'elles occupent presque toute la section transversale; il s'agit d'un Monstrillide mâle, et c'est dans ce sexe que les yeux sont le plus développés. Les deux yeux latéro-dorsaux ont conservé leur situation et sont placés symétriquement du côté dorsal. L'œil médian impair, de dorsal qu'il était primitivement, est devenu ventral et légèrement antérieur par rapport aux deux autres. Le mouvement de déplacement de cet œil est facile à saisir; il est provoqué par l'augmentation du volume des trois yeux. Cet œil médian se trouve comprimé entre les deux latéro-dorsaux, et la compression qu'exercent sur lui ses deux congénères est assez comparable à la compression d'une sphère placée entre deux autres; les

deux sphères externes agissant sur l'interne font accomplir à cette dernière un mouvement de glissement. Celui-ci, dans notre cas, s'effectue en avant, les trois coupes restant tangentes, par leur portion profonde hémisphérique.

Pendant ce phénomène, les trois yeux restent pour ainsi dire toujours adossés et unis par leur pigment commun. La rotation de l'œil médian qui l'amène à être successivement médian antérieur puis médian ventral est accomplie bien avant la fin de l'existence parasitaire.

A cause de ce mouvement et de l'extension des organes visuels, il s'ensuit que le cerveau, qui primitivement (fig. 65) s'étendait sous la masse commune des yeux, est maintenant limité en avant par les trois yeux contre lesquels il se termine. Cette disposition ne nécessite pas l'existence de nerfs optiques distincts, puisque les organes visuels reposent immédiatement sur les neurones cérébraux.

Les trois yeux présentent une structure identique. Chacun se compose : 1<sup>o</sup> d'une cellule axiale, centrale; 2<sup>o</sup> de huit cellules entourant celle-ci et disposées en un cercle régulier autour de la cellule axiale; 3<sup>o</sup> de quatre cellules occupant le fond de la coupe entre le pigment oculaire. (V. fig. 68 et fig. 2<sup>b</sup>.)

La cellule axiale et les huit cellules disposées autour d'elle sont identiques comme structure; ce sont des bâtonnets rétinien. Observées par la surface, leur contour a l'aspect d'un polygone à peu près régulier (pentagonal ou hexagonal); c'est l'aspect que présente l'œil lorsqu'il a été soumis à l'action d'un réactif fixateur, qui rend visible les limites des éléments visuels. Mais sur le vivant, cette masse centrale a un aspect très réfringent, et il est impossible d'y distinguer les éléments qui composent l'organe.

Les sections transversales rencontrent d'une part la cellule centrale, occupant l'axe, et deux autres cellules. Leur contenu se colore faiblement, la partie superficielle se colorant davantage, formant une sorte de zone plus sombre dans le dessin, laquelle correspond du reste à la partie qui est la plus claire et la

plus réfringente sur l'œil examiné à l'état frais. Le noyau, dont la chromatine est condensée en un nucléole central, occupe le tiers inférieur de chacun de ces éléments.

Les quatre cellules qui occupent le fond de chaque coupe sont accolées immédiatement contre le pigment. Elles sont plus larges et plus épaisses vers le fond de l'hémisphère, où le noyau est logé, et elles s'amincissent vers la surface, où elles se prolongent par une partie mince qui se soude aux parties correspondantes des cellules semblables, formant ainsi une sorte d'enveloppe périphérique complète.

Le pigment des trois yeux, distinct dans la région externe de chacun d'eux, est commun vers le centre. Il en résulte que les trois organes visuels sont pour ainsi dire cimentés par la substance pigmentaire. Cette dernière est sécrétée par des éléments cellulaires disposés extérieurement par rapport à l'ensemble de chacune des trois parties constitutives. (On les aperçoit fig. 65 et 68 c. p.)

L'œil des Copépodes a été principalement étudié par Grenacher<sup>1</sup>, Claus (90), Parker<sup>2</sup>, pour ne citer que ceux des travaux qui ont trait à des connaissances d'ensemble sur cet organe.

Claus, dans son mémoire, donne même quelques indications sur les organes visuels du g. *Monstrilla* (90, pl. XXVII, taf. III, fig. 14-16); mais les quelques lignes qu'il y a consacrées, ainsi que les dessins, n'ont trait qu'à leur aspect extérieur.

Le développement et la structure des organes visuels des Monstrillides apportent quelques faits intéressants sur les homologues et l'interprétation des diverses parties qui les composent.

Les organes visuels des Copépodes, avec leurs trois parties constitutives, l'une médiane, les deux autres latérales, ont été considérés : 1<sup>o</sup> comme formant un œil impair tout à fait particulier aux

<sup>1</sup> Grenacher. — Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden, insbesondere der Spinnen, Insecten und Crustaceen. — Göttingen, Vandenhoeck et Ruprecht, 8 — 188 p., 11 taf., 1879.

<sup>2</sup> Parker, G. H. — The Compound Eyes in Crustaceans. *Bulletin of Mus. of Comp. Zoology at Harvard College*. Vol. XXI, n<sup>o</sup> 2. 1891.

Entomostracés et dérivant par un perfectionnement progressif de l'œil frontal en X du Nauplius ; 2° ils ont été considérés d'une manière tout autre : la partie médiane correspond à l'œil frontal, tandis que les parties latérales ne sont autres que les yeux composés latéraux des autres Crustacés. Claus soutient cette manière de voir pour les organes visuels des *Pontelliens*, dont les trois parties disjointes représenteraient : l'antéro-médiane, l'œil nauplien ; les deux latéro-dorsales, les yeux latéraux composés des autres Crustacés. Pour d'autres Copépodes (Peltidiens), le même auteur admet que les trois parties constitutives de l'œil correspondent toutes trois à l'œil nauplien impair.

Chez les Monstrillides, nous avons vu que l'œil nauplien disparaît entièrement, qu'il est remplacé par une nouvelle ébauche épithéliale, laquelle produit les organes visuels tripartites de l'adulte. En conséquence, l'œil *nauplien impair* ne correspond pas, chez les Monstrillides, à l'une des parties ou aux trois parties de l'œil, lequel est un organe nouveau chez l'adulte. Mais cette conclusion, exacte pour les Monstrillides, peut ne pas l'être pour les autres Copépodes, à cause des conditions particulières d'histolyse et d'histogénèse, qui résultent des changements dans les conditions ontogéniques, amenés par la vie parasitaire.

#### *Stomodeum*

L'invagination stomodéale n'apparaît, chez l'embryon hémopode, qu'après la formation des tentacules ; elle est indiquée chez le parasite jeune de 0<sup>mm</sup>,075 à 0<sup>mm</sup>,080 ; elle s'accroît, comme nous l'avons vu, chez l'embryon nauplien et atteint son maximum de développement chez les Monstrillides encore parasites internes ; chez l'adulte, en effet, le pharynx n'est plus qu'un tube chitineux, et les cellules ectodermiques qui le revêtent sont réduites à une couche dont la structure épithéliale est difficile à distinguer. Comme nous l'avons vu chez les embryons jeunes, le *stomodeum* est au début un tube presque plein (fig. 56 et 60) de chitine, revêtu par les cellules ectodermiques.

L'étude du *stomodeum* chez un embryon plus avancé, long de 0<sup>mm</sup>,400 montre mieux la structure ; la coupe transversale, figure 73, passe par l'axe de cette production. Comme on le voit dans cette section, il s'agit bien d'une invagination creuse, dont les cellules régulières ont un aspect épithélial et sécrètent, vers la lumière du tube stomodéal, une couche de chitine plus épaisse près de l'orifice buccal. Toujours ce tube reste fermé à son extrémité interne, il est entouré de toutes parts par le massif nerveux qui représente le collier péri-œsophagien.

#### *L'endoderme indifférencié et inutilisé*

Bien qu'il ne se forme jamais de mésentéron, les éléments qui doivent le produire existent. J'ai indiqué plus haut que, de la masse commune endo-mésodermique, des cellules, se séparent et viennent se placer en avant, contre le cerveau. Chez les embryons dont les organes génitaux se différencient et commencent à être distincts, il se produit une démarcation nette entre eux et les éléments endodermiques qui se sont séparés de la masse commune. L'amas endodermique semble même bien plus adhérer au cerveau, contre lequel il est appliqué, qu'à la glande génitale dont il est éloigné et avec laquelle il n'a plus aucun rapport.

Dans tout le cours du développement, ces éléments restent indifférenciés, ils se colorent fortement et apparaissent à cause de cela, d'une façon très évidente, dans les embryons montés *in toto*, ou dans les coupes transversales. La section représentée figure 73 permet de se rendre compte de leur structure et de leurs rapports avec le *stomodeum*. Celui-ci vient se terminer contre la masse des grosses cellules endodermiques *End.* La forme de ces dernières est légèrement polyédrique par compression réciproque. Leur noyau est volumineux, très chromatique, et leur contenu cytoplasmique granuleux, de structure compacte. Le nombre des éléments composant cet amas, qui persistera avec cet état indifférencié jusque chez l'adulte, est relativement minime.

Chez les embryons avancés et chez l'adulte, le rudiment endodermique a conservé son caractère d'ébauche embryonnaire, il est comme appendu postérieurement sur le cerveau, avec sa position morphologique contre l'extrémité terminale imperforée du *stomodeum*. (V. fig. 27, 32 à 37, *End.*).

#### *Système musculaire*

On sait déjà, par l'étude de l'anatomie de l'adulte, quelle est la disposition du système musculaire chez les Monstrillides. Dans les deux sexes, la musculature est constituée sur un plan uniforme; mais tandis que la musculature céphalo-thoracique du ♂ est très développée, celle de la femelle est réduite dans cette région à la musculature du premier segment thoracique soudé au céphalon (V. plus haut l'Adulte).

Le système musculaire a la même origine dans les deux cas. Il dérive d'éléments qui se détachent de l'ébauche mésodermique centrale et qui vont se fixer sur les parois du corps pour y former les faisceaux primordiaux. Ces derniers ont déjà une position nettement déterminée chez les embryons de 0<sup>mm</sup>,3 à 0<sup>mm</sup>,4 de long. (V. fig. 67, 73, 74, 75.) Les cellules primordiales sont placées contre l'ectoderme où elles ont une disposition symétrique; ce sont des cellules prismatiques en nombre correspondant à celui des faisceaux musculaires. Leurs modifications intimes, pour se transformer en substance musculaire, se font selon le processus ordinaire. Il suffit de parcourir rapidement les différents dessins de coupes transversales pour suivre succinctement la transformation du système musculaire.

*Substances de réserve.* — Certaines cellules mésodermiques comprises dans les faisceaux musculaires des embryons présentent une vacuolisation qui est le point de départ de la production des substances de réserve (Pl. VI, fig. 75). Ces dernières sont disposées, nous l'avons vu, sur les muscles striés de l'adulte; elles sont représentées par des gouttelettes réfringentes dans les différents points du

corps. Une même cellule vacuolisée produit un certain nombre de ces gouttelettes.

#### *Organes génitaux*

*Ebauche indifférente.* — L'ébauche génitale se sépare de très bonne heure de l'amas mésodermique central. Ces cellules sont, comme nous l'avons vu, chez l'embryon jeune, en voie active de multiplication. Elles présentent le même aspect et les mêmes dimensions dans toute l'étendue de la masse. Mais chez l'embryon de 0<sup>mm</sup>,120 que nous avons étudié ensuite, l'on peut déjà remarquer, sur les parties latéro-verticales de la masse mésodermique, des cellules qui s'en distinguent et qui sont plus nettement visibles dans l'embryon correspondant au stade nauplien interne (G, fig. 57, fig. 61).

Ces éléments sont d'une taille plus petite, leur noyau est plus chromatique; dans l'embryon nauplien, ils se groupent régulièrement; ils constituent alors deux amas latéraux et ont une disposition rayonnante (fig. 61). Ces deux ébauches génitales sont placées tout contre les lacunes sanguines latérales.

Il n'est pas encore possible, à ce stade, de distinguer leur différenciation en ovogonies ou en spermatogonies. On peut cependant prévoir cette évolution, comme je l'indiquerai plus loin, par le nombre des embryons qui sont hébergés dans un même hôte. Mais la structure intime des ébauches génitales ne peut le déceler, et ce n'est que chez l'embryon plus âgé, lorsqu'il a atteint une taille de 0<sup>mm</sup>,3 et plus qu'il est possible de suivre l'évolution de l'ébauche sexuelle en testicule ou en ovaire.

*Différenciation des organes mâles.* — L'ébauche génitale, d'abord limitée à la région céphalothoracique médiane, s'étend d'avant en arrière (fig. 61 et 66) et forme deux bandes cellulaires qui, dans la partie postérieure (fig. 67) présentent une disposition très régulière de leurs éléments, s'associant en un canal à parois épithéliales, origine du spermiducte. En avant, les éléments de ce canal se continuent directement avec les éléments de la glande mâle.

Les cellules de la partie antérieure de l'ébauche se multiplient rapidement et forment deux masses de spermatogonies, situées dans la région moyenne du céphalothorax (fig. 35 et fig. 78). Les testicules ont chacun l'aspect d'une masse conique, dont la base est tournée vers l'extrémité céphalique. Les produits sexuels mâles à leur maturité s'engagent peu à peu dans les spermiductes (fig. 79, 80, 81, fig. 37). L'extrémité antérieure de ces derniers s'est contournée en S, disposition très fréquente chez les Copépodes, et qui, souvent, est plus complexe chez beaucoup d'entre eux. Lorsque les produits sexuels mâles arrivent dans les canaux déférents, une sécrétion des parois les englobe dans un long spermatophore cylindrique contenu dans chacun des canaux. Les deux spermatophores gagnent peu à peu l'extrémité postérieure du corps, c'est-à-dire le premier segment abdominal où sont situés les orifices génitaux. Ce déplacement des spermatophores se fait pendant l'existence parasitaire, de telle sorte que, lorsque le parasite du sexe mâle est sur le point d'abandonner son hôte, les deux spermatophores sont engagés dans la partie basilaire des appendices génitaux. (V. plus haut, l'Adulte.)

*Différenciation des organes femelles.* — La différenciation des organes génitaux femelles se fait, comme pour les organes mâles, parallèlement à la différenciation morphologique; elle est terminée également quand le parasite est sur le point de devenir libre.

L'ébauche génitale femelle, localisée tout d'abord dans la région du céphalothorax, chemine peu à peu vers l'arrière, pénétrant dans la région thoracique proprement dite, où elle s'organise en un oviducte (fig. 74, 75, *Ord.*: fig. 33).

Dans leur région antérieure, les deux ébauches génitales se fusionnent en une masse ovarienne commune (fig. 74); mais les deux glandes restent distinctes sur la plus grande partie de leur étendue dans le céphalothorax, et elles se continuent en arrière, à travers les segments thoraciques, avec les deux oviductes; ces derniers sont les prolongements des glandes sexuelles; ils dérivent de la même ébauche. (Fig. 75, fig. 33 et 34.)

Les deux oviductes ont leurs parois formées de cellules régulières, d'aspect granuleux, qui sécrètent une substance que l'on peut observer dans les canaux oviductaires des femelles parasites assez avancées (fig 84<sup>a</sup>, 84<sup>b</sup>, *Ovd*). Cette sécrétion de mucus est vraisemblablement destinée à agglutiner les œufs dans le sac ovigère. La partie terminale des oviductes est composée de cellules plus volumineuses, et cette région est d'aspect plus glandulaire, sans qu'il y ait de glandes distinctes anatomiquement (V. fig. 1, 2, 6, fig. 82, 83, 84<sup>a</sup>, 84<sup>b</sup>, v. *Morphologie et Anatomie de l'Adulte*).

### 5. Détermination du sexe

Les parasites, qui ont pénétré dans le système circulatoire d'un hôte ne deviennent pas indifféremment mâles ou femelles.

Pendant assez longtemps, il est difficile de dire, comme nous venons de le voir, si l'ébauche indifférente génitale évoluera en une glande mâle ou une glande femelle. Toutefois, certaines conditions extrinsèques déterminent le sexe, et ces conditions résultent elles-mêmes du nombre des embryons qui ont pénétré dans l'intérieur d'un seul hôte.

Lorsque deux ou trois embryons ont pénétré et se développent dans un même hôte, ils donnent tous des mâles (fig. 11, 14, 15, pl. III).

Si un seul embryon pénètre et se développe dans une même Annélide, il peut devenir mâle ou femelle (fig. 12).

Pour donner naissance à une femelle, il faut que l'embryon soit unique dans l'hôte; un seul embryon peut donner un mâle, mais il n'existe jamais deux femelles à la fois.

Deux fois seulement, sur des milliers de cas observés, j'ai constaté l'existence simultanée d'un embryon mâle et d'un embryon femelle dans un même hôte (fig. 10). Je n'ai pas fait le dénombrement des *Salmacynés* infestées que j'ai examinées dans le cours de mes recherches, mais ce nombre est suffisamment considérable pour considérer ce cas comme exceptionnel.

*Mâles nains*<sup>1</sup>. — Lorsque les embryons sont nombreux et dépassent le chiffre de quatre ou cinq dans une même Annélide, ils évoluent en mâle comme je l'ai indiqué. Mais si dans cette évolution vers le sexe mâle tous les individus ont les caractères morphologiques du mâle, ils n'en ont pas toujours l'attribut essentiel, c'est-à-dire la glande sexuelle même. Ces individus sont de taille plus petite, ils ne dépassent pas la moitié ou le tiers de la largeur normale. Le céphalothorax est plus grêle, et l'aspect général de ces mâles nains est celui d'individus amaigris sous l'influence d'un régime nutritif insuffisant. Les organes génitaux apparaissent bien; chez certains même l'on remarque des vestiges de testicules, mais chez beaucoup, du moins à la fin de leur évolution morphologique, on n'en trouve plus aucune trace.

La raison de cette dégénérescence est facile à saisir; la taille moyenne d'une *Salmacyne* étant de 5<sup>mm</sup> (sans les branchies), il est difficile pour elle d'héberger beaucoup de parasites dont la taille définitive est de 1<sup>mm</sup> à 1<sup>mm</sup>,2 pour les mâles, de 2<sup>mm</sup> à 2<sup>mm</sup>,4 pour les femelles, non comprise la place qu'occupent les longs appendices tentaculaires.

D'autre part, lors même qu'un embryon parasite est unique et qu'il est seul à profiter de la nourriture prélevée sur son hôte, il donne naissance à un mâle lorsqu'il est dans une situation défavorable relativement à l'espace où il peut s'étendre. C'est ainsi que parfois certains parasites se logent à l'extrémité de l'abdomen, leur région céphalique venant buter pour ainsi dire contre la paroi du dernier segment de l'Annélide, ou bien que d'autres se logent dans un des vaisseaux de la région antérieure du corps. Dans le premier cas, les tentacules sont obligés de se replier en arrière pour puiser la nourriture dans le milieu sanguin; dans le second cas, le corps du Monstrillide se trouve comprimé dans l'espace limité de la région antérieure du thorax. Le cas de l'embryon figuré (Pl. VI, fig. 42)

<sup>1</sup> DE VARIANX. Recherches sur le Nanisme expérimental. *Journ. Anat. et Phys.*, 1874.

en est un exemple. Le corps du parasite logé dans le vaisseau afférent de la branchie, contre le cerveau, a comprimé ce dernier, ses tentacules se sont étendus dans des vaisseaux adjacents, et l'un d'eux contournant la boucle post-cérébrale (fig. 43) est sectionné dans la même coupe transversale. Dans ces différents cas de situation anormale, les parasites deviennent toujours des mâles.

En résumé, la multiplicité des embryons parasites dans un même hôte détermine le sexe mâle; l'excès du nombre des embryons engendre le nanisme avec les caractères morphologiques du mâle et la disparition des glandes sexuelles. La présence d'un seul embryon dans un même hôte détermine soit le sexe femelle, soit le sexe mâle. Mais il n'y a jamais plusieurs femelles à la fois; tout à fait exceptionnellement l'on peut observer un mâle et une femelle dans un même hôte.

Les conditions de nutrition d'une part, les conditions d'espace d'autre part, déterminent le sexe chez les Monstrillides; des conditions défavorables de nutrition et d'espace déterminent le sexe mâle; le sexe femelle est déterminé par les conditions favorables d'espace et de nutrition. Le nanisme est engendré lorsque le nombre des embryons étant considérable, les conditions d'espace et de nutrition sont très défavorables. Il y a de plus atrophie partielle ou complète des glandes génitales, et ce fait est à rapprocher des observations publiées par Marchal à propos de l'influence de la nutrition sur le développement des glandes génitales, et que cet auteur désigne sous le nom de *castration nutritive*<sup>1</sup>.

De plus, comme la détermination sexuelle est la conséquence du nombre des embryons qui pénètrent dans un hôte; il en résulte que, chez les Monstrillides, le sexe n'est déterminé que très tard dans l'ontogénèse. Pour ces Copépodes au moins, il est donc impossible que le sexe soit déterminé dans l'œuf.

<sup>1</sup> P. MARCHAL. — La castration nutritive chez les Hyménoptères sociaux, *C. R. Soc. Biologie*, IV, p. 556-57.

## 6. — ORIENTATION ET RAPPORTS GÉNÉRAUX DU PARASITE ET DE L'HÔTE

1° *Cas d'un seul parasite.* — Lorsqu'un parasite se développe seul dans une Salmaeyne, il est orienté de telle façon que son extrémité céphalique est tournée vers l'extrémité postérieure de l'Annélide (fig. 12); comme d'autre part, il est logé, presque toujours, dans le vaisseau ventral, sa face ventrale est tournée vers le tube digestif de l'hôte; en conséquence le dos du parasite est appuyé sur les téguments ventraux de l'Annélide. L'orientation du parasite et celle de l'hôte qui l'héberge sont donc inverses à tous les points de vue<sup>1</sup>. Parfois le parasite est légèrement de côté relativement à l'hôte, c'est ce qui arrive notamment à la fin de l'évolution parasitaire.

*Cas de plusieurs parasites.* — (Fig. 10, 11, 14, 15; fig. 18). Lorsqu'il y a plusieurs parasites, l'orientation de chacun d'eux dans le sens antéro-postérieur est toujours inverse de celle de l'hôte. Si ces parasites sont situés les uns derrière les autres (fig. 10 et 14), chacun d'eux s'oriente comme dans le cas où il serait seul.

Si plusieurs parasites sont réunis dans une même région du corps de l'Annélide (fig. 11 et 15), leur orientation dorso-ventrale n'est plus la même que dans le cas d'un parasite unique.

Prenons le cas de deux parasites superposés dans le sens dorso-ventral de l'Annélide (fig. 14). Les embryons sont placés ventre contre ventre, l'un tournant le dos au tube digestif de l'Annélide, l'autre au contraire ayant la face ventrale tournée de ce côté.

Lorsque trois, quatre parasites ou même davantage sont réunis dans la même région de l'Annélide, ils sont orientés de telle façon que leurs faces ventrales soient tournées les unes vers les autres, ou, pour employer une comparaison, ils forment un cercle, et leur face ventrale est placée vers le centre du cercle. C'est ce que montrent les figures 15 et 16.

<sup>1</sup> Dans la figure 12, ainsi que dans les fig. 10 et 11, on a supposé, pour rendre les parasites plus facilement visibles, que le corps de la Salmaeyne était comprimé de telle façon que le parasite, sous l'influence de la compression, est légèrement rejeté de côté. C'est ce qui se passe dans l'observation sous un couvre-objet. La fig. 14, de profil, montre les relations plus exactes des parasites et de l'hôte.

Dans le cas d'un plus grand nombre de parasites encore réunis dans une même région, l'orientation se fait de la même manière. La figure 86 (v. explication des planches) est la représentation d'une coupe transversale dans laquelle le rasoir a sectionné six parasites et quatre tentacules.

## 7. ACTION DU PARASITE SUR L'HÔTE

*Déformations externes et internes.* — L'action exercée sur l'hôte par le parasite ne se manifeste que lorsque ce dernier a atteint une certaine taille. Elle est, bien entendu, plus ou moins marquée, selon le nombre des parasites, ou selon leur sexe. Lorsqu'il s'agit d'une femelle, dont la longueur atteint 2<sup>mm</sup> à 2<sup>mm</sup><sub>4</sub>, c'est-à-dire d'une taille équivalant à la moitié de celle du corps de la Salmaeyne (fig. 12), sans tenir compte des tentacules, la déformation occasionnée par sa présence est facilement visible à l'œil nu. Dans ce cas, la Salmaeyne infestée (extraite de son tube bien entendu), est reconnaissable à la courbure caractéristique qu'elle présente. Le parasite étant légèrement courbé, de telle façon que sa face ventrale est concave, il en résulte que la concavité est dorsale pour l'Annélide (fig. 12 et fig. 14). Beaucoup de Salmaeynes infestées présentent cette déformation extérieure.

Lorsque plusieurs parasites sont réunis en un même point (fig. 11 et 15), ils provoquent naturellement une saillie très appréciable extérieurement.

La présence d'un ou plusieurs parasites amène les phénomènes suivants, sur lesquels il est inutile de s'étendre : 1° la distension directe de la partie du système vasculaire correspondant ; 2° la distension indirecte des parois du corps ; 3° la compression de certains organes, en particulier le tube digestif. A ces phénomènes, purement mécaniques, s'ajoute, d'une part, un amaigrissement général des divers organes provoqué par une nutrition insuffisante, et, d'autre part, la suppression de certains d'entre eux, les organes génitaux

mâles et femelles. Enfin l'infestation supprime la reproduction schizogonique.

Les coupes transversales (fig. 16, 17, 86), montrent suffisamment les phénomènes d'amaigrissement provoqués par la présence du parasite. Pour que la comparaison soit plus facile à saisir, j'ai représenté, figure 85, une coupe transversale normale de la région thoracique d'une *Salmacyne* non infestée, et à côté, figure 86, une coupe transversale de la même région d'un individu infesté par plusieurs parasites. Des phénomènes analogues peuvent s'observer dans les sections représentées dans les figures 15 et 16.

Les téguments sont devenus très minces. L'épiderme ventral (fig. 85) formé ordinairement de cellules colonnaires, avec nombreuses cellules à mucus, constituant ce qu'on appelle le bouclier chez les Serpuliens, est réduit à une couche dont les éléments aplatis sont difficiles à distinguer. Les quatre faisceaux musculaires longitudinaux ont suivi la distension des téguments; ils se sont allongés, et leurs fibres, accolées sur les parois du corps, forment des bandes à peine distinctes. Quant aux deux cordons nerveux de la chaîne ventrale, il est presque impossible de les retrouver dans cette réduction de tous les éléments tégumentaires. Les parapodes dorsaux et ventraux, qui normalement font une forte saillie latérale (fig. 85), ne sont plus guère indiqués que par la présence des soies. Quant à leurs muscles, c'est à peine si on en retrouve des traces le long des parois du corps. Dans les régions situées en avant et en arrière du parasite, les téguments, bien qu'amaigris, ne présentent pas cependant cet état de dégénérescence, ils sont plus semblables à ceux des individus normaux non infestés.

Les modifications apportées dans la région du système vasculaire ne se manifestent pas seulement par une dilatation considérable du vaisseau ventral dans lequel est logé le parasite. En premier lieu, la présence du parasite ne produit pas, comme l'on pourrait s'y attendre, une diminution dans la quantité du liquide sanguin qui remplit les troncs vasculaires. En apparence, au contraire, cette quantité paraît augmentée dans une Annélide parasitée. Lorsqu'on

effet, l'on observe une de ces dernières, l'on constate, d'une manière générale, que le Monstrillide baigne toujours dans une grande quantité de liquide sanguin. Il suffit d'examiner les figures de la planche II et les coupes transversales figures 16, 17 et 86 pour se rendre compte que, entre les différents parasites et les parois du vaisseau, il existe presque un excès de liquide sanguin. Ce dernier est facile à voir sur le vivant, grâce à sa couleur verte, et sur les coupes colorées, grâce au *coagulum*, qui se teinte uniformément par le colorant. Cette abondance du sang dans la région du vaisseau ventral est due au moins à deux causes différentes. La première, facile à constater, est que la lacune péri-intestinale, toujours gonflée de sang à l'état normal, est presque entièrement vide dans les *Salmacynes* infestées; le sang de cette partie du système circulatoire est évidemment passé dans le vaisseau ventral. Une autre cause de l'afflux du sang autour des parasites tient aussi à ce que le liquide nutritif, destiné à nourrir les divers organes des tissus, est presque entièrement employé ici à la nutrition du parasite. C'est là une réaction de l'organisme de l'hôte vis-à-vis du parasite. Certains organes n'apparaissent pas ou disparaissent entièrement, tels les organes génitaux, d'autres prennent une nourriture insuffisante et abandonnent leur réserve au bénéfice du parasite (parois du corps, tube digestif, etc.).

La présence du parasite influe également sur la forme des parties vasculaires voisines. C'est ainsi que les anses latérales segmentaires (fig. 13) disparaissent entièrement sous l'effet de la dilatation du vaisseau ventral (fig. 10, 11, 12, 14, 15) dans la région occupée par le parasite. De plus, il devient parfois impossible dans l'observation *in-toto*, ou même dans les coupes, de distinguer une limite nette entre les parois du vaisseau ventral et celles de la lacune ventrale, dans les points où ces parois s'accolent.

Le tube digestif est réduit à l'état d'un mince canal rejeté dorsalement; les dissépinements disparaissent dans la partie occupée par le corps du parasite.

*Castration parasitaire.* — Enfin, comme nous l'avons indiqué déjà, la présence du Monstrillide amène la *castration parasitaire*. Cette influence est directe ou indirecte. La castration directe peut s'observer seulement quand l'infestation est récente, c'est-à-dire quand les parasites, occupant une Salmacyne sexuée, leur état de développement n'a pas encore amené la disparition complète des produits génitaux. Maintes fois j'ai pu faire l'observation de Salmacynes occupées par un jeune embryon parasite avec les éléments sexuels dissociés et flottant dans la cavité générale.

Dans les autres cas, l'embryon pénètre dans une Salmacyne, dont les produits sexuels ne sont pas apparents. La castration est alors indirecte pendant tout le temps que la Salmacyne est infestée, comme nous venons de le voir, elle suffit à peine à nourrir le parasite, puisque tous ses organes de la vie végétative sont frappés eux-mêmes d'inanition.

Le parasite occupe une région quelconque du corps ; mais la situation la plus favorable pour lui est celle qui est comprise entre le thorax et la région moyenne de l'abdomen ; c'est par conséquent celle qui correspond aux segments génitaux. (V. fig. 13).

Ces modifications internes apportées sur l'hôte par le parasite, à la fin de son évolution, me rappellent d'une façon très nette des phénomènes analogues chez des Annélides, où l'amaigrissement des parois tégumentaires, la réduction du tube digestif à un mince canal rejeté dorsalement, l'inanition générale des organes et des tissus du corps, sont provoqués par la maturité sexuelle, quand les produits génitaux mûrs sont prêts à être évacués, ou bien lorsqu'ils viennent de l'être. Je les ai observés entre autres chez les Syllidiens.

Il est intéressant de constater que les mêmes effets sont produits chez des Annélides, d'une part par la maturité sexuelle de ses gonades, et d'autre part par l'action d'un parasite lui-même arrivé au terme de son évolution et à maturité sexuelle. Dans les deux cas, l'organisme présente les mêmes phénomènes généraux d'inanition et d'amaigrissement : le développement des glandes génitales

et le développement d'un parasite amènent des résultats identiques !

Dans certains cas, la situation et l'orientation du parasite sont différents de ceux que je viens d'indiquer. Mais ces cas sont tout à fait exceptionnels. J'en ai cité un déjà, où le parasite comprimait le cerveau de son hôte (fig. 72) ; c'est là une situation à la fois désavantageuse pour les deux êtres. Dans un autre cas, j'ai observé un parasite développé normalement, mais situé tout à fait à l'extrémité de l'abdomen. Son orientation était la même que celle de l'hôte, et les deux extrémités postérieures du Monstrillide et de l'Annélide coïncidaient à peu de chose près<sup>1</sup>.

#### 8. ECLOSION OU MISE EN LIBERTÉ DU PARASITE.

La fin de l'évolution du Monstrillide est marquée par des manifestations externes qui se traduisent par des mouvements de plus en plus violents, à mesure que s'approche le terme de la vie parasitaire. Ces mouvements consistent en saccades qui résultent du rapprochement de l'extrémité antérieure et de l'extrémité postérieure du parasite, dans le sens de la courbure ventrale, et suivi d'une détente brusque.

Ces mouvements saccadés se répercutent sur l'hôte et on peut les observer sur des Salmacynes infestées extraites de leur tubes. Ces manifestations répétées ont pour résultat : 1° la rupture des téguments de l'Annélide ; 2° celle du fourreau cuticulaire. La rupture des téguments s'explique par l'action de l'extrémité du fourreau effilée, chitineuse et couverte d'épines. Le fourreau lui-même se déchire dans sa région postérieure.

La mise en liberté du parasite est accélérée par la vie en captivité ; elle est due probablement au mauvais état de l'eau ; mais, dans ce

<sup>1</sup> Giard, dans sa note à l'Académie signale, pour le parasite de *Polydora Giardi*, une orientation concordante pour le Monstrillide et la *Polydore*.

cas, la sortie hâtive qui en résulte provoque souvent la sortie du parasite avec son fourreau et parfois même avec ses tentacules qui le retiennent momentanément à son hôte.

Normalement les phénomènes de sortie sont précédés par la chute des tentacules qui restent dans le système sanguin. Même dans les cas de sortie prématurée qui se faisaient dans mes bacs d'observation, les tentacules étaient presque toujours abandonnés dans le système vasculaire. La résorption de ces organes commence souvent avant que le Monstrillide n'ait quitté son hôte. En tout cas, à la fin de l'existence parasitaire, ces organes ont perdu leur aspect régulier pour prendre un aspect moniliforme; ils se réduisent également quant à leur taille.

Lorsque les parois de l'Annélide ont été perforées, l'extrémité du corps du Monstrillide fait saillie par l'orifice artificiel qu'il a créé de son propre fait. Il s'y engage par sa courbure thoraco-abdominale. Les mouvements de saccade sont très actifs à ce moment. Quand l'abdomen est tout entier dégagé, les mouvements de l'extrémité postérieure hâtent beaucoup la mise en liberté. Les appendices locomoteurs du thorax deviennent libres; ces derniers favorisent la sortie du Copépode qui n'est plus retenu que par son extrémité céphalique. Quelques mouvements de l'abdomen et des pattes thoraciques suffisent, en dernier lieu, pour que le Monstrillide adulte, abandonnant l'hôte qui lui accorda une si large hospitalité, s'échappe librement. Il laisse, dans le système vasculaire de la Salmacyne, en souvenir de leur vie commune, ses tentacules, qui furent un appareil nutritif, et son fourreau protecteur qui est sa première mue.

*L'hôte après la sortie.* — Après la sortie, les hôtes qui ont hébergé un Monstrillide sont reconnaissables pendant assez longtemps, non seulement aux tentacules et au fourreau abandonnés par le parasite, mais aussi à leur aspect général.

La cicatrisation de la blessure faite, au moment de la sortie, se fait rapidement. Quelques heures après, on chercherait vainement, sur la surface du corps, les bords rapprochés de la plaie.

Les appendices abandonnés sont résorbés, et l'on constate, longtemps après leur abandon, dans l'intérieur du corps, des globules couleur rouille, caractéristiques<sup>1</sup>.

*Coincidence de l'éclosion et de la maturité sexuelle.* — Une des conséquences du mode d'évolution des Monstrillides est le développement concordant des organes sexuels et des organes de la vie de relation.

Dans l'évolution des êtres, entre la naissance ou l'éclosion et l'état de maturité sexuelle de l'adulte, il existe, en général, une période d'accroissement pendant laquelle les organes génitaux se développent avec plus ou moins de rapidité.

Chez le Monstrillide, la maturité sexuelle coïncide avec l'éclosion, c'est-à-dire avec la mise en liberté. Une mue suffit pendant l'existence de vie pélagique pour faire de ce crustacé un être immédiatement apte à se reproduire. L'ontogénèse a mené de front, à la fois la formation des organes de relation et ceux de reproduction.

Cette coïncidence de l'éclosion et de la maturité sexuelle permet au Monstrillide de se passer de nourriture.

La mue du Monstrillide qui suit la mise en liberté, la seconde, si l'on doit considérer l'abandon du fourreau protecteur comme une première mue, peut être comparée, jusqu'à un certain point, avec celle des Ephémérides dans la transformation de *sub-imago* en *imago*.

#### 9. DESTINÉE DES MONSTRILLIDES ADULTES APRÈS LA FÉCONDATION.

Privés de tube digestif, d'appendices préhenseurs et masticateurs, les Monstrillides, qui sont dépourvus de tout moyen de se nourrir, sont, après une courte vie pélagique, fatalement voués à la mort par inanition. C'est l'hypothèse qui résulte logiquement de leur mode particulier d'organisation; mais une déduction logique demande, quand même, une vérification expérimentale. L'examen des Mon-

<sup>1</sup> Je laisse de côté ce point de la résorption des appendices; je compte y revenir dans une étude spéciale de ces phénomènes de résorption, ainsi que sur la façon dont s'opère la castration effective lors de la dissociation des produits génitaux.

strillides pêchés au filet fin et qui ont perdu leurs œufs ou déposé leurs spermatophores, c'est-à-dire qui ont accompli l'acte de la reproduction, permet de vérifier ce point de leur éthologie.

Nous savons que les Monstrillides emmènent avec eux des substances de réserve déposées sous forme de gouttelettes colorées. Chez les individus rencontrés à l'état libre, l'on constate une diminution notable de ces substances; chez ceux dont la reproduction a eu lieu, ces gouttelettes huileuses ou graisseuses ne sont plus représentées que par quelques sphérules disséminés dans les différentes régions du corps. Chez beaucoup d'entre eux, les tissus et les organes présentent des manifestations de dégénérescence non équivoques, certains organes ont disparu, même quand le Copépode présente encore une locomotion active, le système vasculaire étant un des derniers qui soit atteint par ces phénomènes de résorption.

Les yeux sont les organes qui présentent, les premiers, des symptômes de dégénérescence. Le pigment diffuse et disparaît peu à peu, les éléments visuels se dissocient. L'on rencontre, chez les différents individus qui ont vécu ainsi pendant un certain temps, soit en captivité, soit en vie libre, tous les stades de la disparition des yeux, depuis l'amas pigmenté irrégulier, jusqu'à la disparition complète.

Il en résulte que l'on peut rencontrer des Monstrillides adultes, pélagiques, complètement dépourvus d'yeux. Certains auteurs ont ainsi décrit des Monstrillides aveugles croyant que c'était là un état normal. Thompson (90, p. 122) indique comme un caractère des Monstrillides que les mâles de plusieurs espèces sont dépourvus d'yeux, et il figure la *M. Longicornis*, comme privée de ces organes. Dans les dessins de beaucoup d'auteurs, du reste, les organes visuels sont indiqués avec une importance moindre qu'ils ont chez l'individu adulte au début de son existence pélagique.

Enfin l'on observe des individus, particulièrement des femelles, dont la dégénérescence est plus complète. C'est ainsi qu'une femelle capturée au filet fin ne présentait plus trace d'aucun organe dans le céphalon, les yeux, le cerveau et le tractus axial avaient presque

complètement disparu. Les antennes étaient réduites à un moignon comprenant le premier article et un fragment du deuxième. Ce sont évidemment là les signes de sénilité qui précèdent la mort.

#### 10. LE PARASITISME CHEZ LES AUTRES MONSTRILLIDES

##### 1<sup>o</sup> *Hæmocera filigranarum*

Cette Hæmocère infeste la *Filigrana implexa*. Elle présente dans son parasitisme évolutif des phénomènes identiques à ceux de *H. Danae*, à tel point que donner quelques détails sur son évolution serait confirmer purement et simplement ce qui a été dit précédemment. Les rapports de l'hôte et du parasite sont les mêmes. Les deux parasites : *H. Danae*, *H. filigranarum*, sont aussi semblables entre eux, à tous les points de vue, que ne le sont les deux hôtes : *S. Dysteri* et *F. implexa*.

Les quelques dissemblances sont d'ordre purement secondaire.

Le nombre des parasites qui infestent une Filigrane est toujours moins considérable que chez la Salmacyne. On ne rencontre que rarement plusieurs parasites dans les Filigranes, c'est au contraire la règle générale chez les Salmacynes; mêmes les mâles y sont presque toujours isolés.

D'autre part, chez *H. filigranarum*, la deuxième paire d'appendices tentaculiformes correspondant aux mandibules apparaît plus fréquemment que chez *H. Danae*. La figure 31 est empruntée à l'évolution de *H. filigranarum*.

##### 2<sup>o</sup> *Hæmocera Roscovita*

L'*H. Roscovita* est parasite de *Filigrana setosa* Langerhans; je l'ai rencontrée à Roscoff, en 1897. La touffe de *F. setosa* provenait d'un dragage; le Serpulierien décrit par Langerhans<sup>1</sup> n'avait pas été revu depuis que cet auteur l'a trouvé à Madère.

J'ai observé diverses phases du parasitisme de cette espèce de Monstrillide; la structure et les rapports de l'embryon interne avec

<sup>1</sup> LANGERHANS. Wurmfauna von Madeira.

son hôte sont les mêmes que pour les deux autres espèces du g. *Hæmocera*.

### 3° *Thaumaleus germanicus* Timm

J'ai observé une femelle de ce *Thaumaleus* au moment où elle abandonnait son hôte, une *Polydora ciliata*. L'Annélide était logée dans l'épaisseur de la coquille d'un Buccin occupée elle-même par un Pagure.

La sortie du Monstrillide semblait manifestement provoquée par les conditions défavorables de la captivité. Le Copépode était, en effet, retenu par ses tentacules plongeant encore dans le vaisseau sanguin de la *Polydore*. La partie occupée par le parasite, interne, était indiquée par une distension du système circulatoire.

C'est à *Th. germanicus* également que Giard rapporte le Monstrillide parasite de *Polydora Giardi*.

## TROISIÈME PARTIE

### Conclusions et interprétations relatives à l'évolution

Après avoir fait de l'Évolution des Monstrillides un exposé sincère je vais essayer de rechercher le pourquoi des phénomènes ontogéniques. L'interprétation des faits n'est pas sans présenter toujours le même écueil : lorsque le pourquoi ne se déduit pas immédiatement, c'est à l'hypothèse que nous sommes tentés de recourir pour expliquer ce qui nous échappe. Dans les lignes qui vont suivre, j'essayerai de m'écarter aussi peu que possible des faits eux-mêmes, non pas que je considère l'hypothèse comme extra-scientifique, mais parce que je crois que dans un travail particulier, l'on ne peut faire que des hypothèses particulières. Je m'attacherai plutôt à vérifier si les théories générales qui ont été émises sur l'évolution en général peuvent expliquer l'évolution particulière des Monstrillides.

Dans cette partie du travail, les conclusions relatives à l'évolution seront indiquées sous forme de résumés et imprimées en caractères italiques, de manière à séparer nettement les faits de la discussion et de l'interprétation.

### I. LES CARACTÈRES PHYLOGÉNÉTIQUES ET COÉNOGÉNÉTIQUES DU NAUPLIUS ISSU DE L'ŒUF

*Les œufs sont portés dans le sac ovigère de la femelle libre et pélagique. Ils sont de petite taille et renferment un lécithe de couleur verte.*

*Le commencement de l'ontogénèse se fait dans le sac ovigère. La segmentation de l'œuf est totale; elle aboutit à une larve Nauplius.*

Dans les premières phases de l'ontogénèse, l'œuf se trouve, au point de vue de l'action des facteurs extrinsèques, dans des conditions semblables à celles des œufs de presque tous les Copépodes pélagiques. Le sac ovigère est, en effet, porté par la femelle qui nage librement à la surface de la mer. La larve nauplienne résultant du développement de l'œuf possède, comme celle des autres Copépodes, les trois paires d'appendices céphaliques bien connus et les soies furcales postérieures ; mais de plus, cette larve présente, parce qu'elle est issue d'un Monstrillide, des caractères que son existence ultérieure peut seule permettre de comprendre. Chez les crustacés dont l'éclosion est précoce, comme c'est le cas de la majorité des Copépodes, le Nauplius présente les appendices normaux, et comme il doit se suffire à lui-même, comme il doit pourvoir à sa nutrition, il possède un tube digestif avec bouche antérieure et anus postérieur. Le Nauplius des Monstrillides éclot de bonne heure, mais il présente un mélange des caractères du Nauplius type et de caractères adaptatifs spéciaux à la forme monstrillienne.

Parmi les organes qui sont restés normaux, l'œil frontal en X si

développé, est remarquable comparativement à celui des larves des autres formes. L'on peut se demander pourquoi un organe des sens aussi bien conditionné existe chez une larve dont la vie libre est nécessairement très courte, et dont les organes locomoteurs sont si mal préparés à une natation rapide. Est-ce simplement un phénomène d'atavisme, les parents possédant en effet dans les deux sexes des organes visuels très développés, ou bien s'agit-il d'un organe utile à la larve pour rencontrer et choisir le point de l'hôte qu'elle doit infester ?

Dès trois paires d'appendices naupliens, la première est constituée normalement : les antennes antérieures conservent en effet la constitution uniramée des appendices sensoriels semblables chez le Nauplius typique. Les antennes postérieures, elles, gardent à peu de chose près la structure d'appendices biramés dont le rôle est principalement natatoire. Dans le Nauplius du Monstrillide, cet appendice est constitué par une partie basilaire commune, protopodite, qui supporte les deux rames externes et internes, c'est-à-dire l'exopodite et l'endopodite. Mais ce dernier ne possède qu'un article avec une soie forte et recourbée ; cette modification toutefois ne touche en rien à la constitution fondamentale de l'appendice. Bien plus profonde est la modification subie par la troisième paire de membres naupliens : les mandibules, d'ordinaire biramées et à fonction natatoire. Chez le Nauplius monstrillien, ce sont des appendices transformés en deux forts crochets acérés qui lui serviront à se fixer sur un hôte.

Enfin le tube digestif n'existe pas à l'éclosion, il est également absent chez le Nauplius en voie de pénétration. Or, il s'écoule entre l'éclosion et la pénétration une période qui doit être très courte : cela nous est démontré par ce fait que les deux bandes de globules verts, lécithiques, que possède le Nauplius lorsqu'il abandonne l'enveloppe vitelline, existent encore à peu près intactes lorsqu'on l'observe, sur les téguments de l'hôte, le corps à demi engagé dans ses tissus. Il est donc vraisemblable de supposer qu'il ne se forme pas de tube digestif dans cet intervalle.

En résumé, dans le Nauplius des Monstrillides, les organes et appendices sensoriels : œil, antennes antérieures, soies furcales, ne sont pas modifiés ; quant aux appendices locomoteurs : les antennes postérieures présentent une légère transformation, les mandibules sont transformées en totalité en appendices fixateurs. Le tube digestif est absent, et à sa place existe un amas embryonnaire indifférencié comprenant les restes du lécithé. La différenciation interne est indiquée par l'œil frontal et l'amas nerveux sous-jacent, ainsi que par les muscles striés des appendices.

Comme aucune excitation particulière n'a influencé le développement du Nauplius des Monstrillides, que nul facteur extérieur n'est venu troubler les conditions normales de son existence, il est légitime d'admettre que le caractère spécial des mandibules et l'absence de tube digestif lui ont été transmis comme héritage. C'est un legs, secondairement acquis par les formes ancestrales de cette larve, et qui résulte d'une nécessité fonctionnelle pour les mandibules, d'un défaut d'usage pour le tube digestif. Les appendices et les organes dont la fonction primitive a été conservée ont persisté avec leurs caractères primordiaux comme les yeux, les deux premières paires d'appendices, les muscles. La *Variation* s'est fait sentir dans la série des ontogénèses pour modifier utilement ces appendices en appareil de fixation, et pour supprimer un organe inutile.

L'évolution d'un être est influencée par des conditions d'ordres divers. L'être aura une tendance qui le poussera à se développer de la même manière que ses ancêtres. Plus les ascendants sont rapprochés, plus les phases de l'évolution rappelleront les caractères des ancêtres. Si dans l'ontogénèse d'un être, ces tendances héréditaires existaient seules, elle serait l'image exacte des transformations éprouvées par les ancêtres : l'ensemble de ces dernières, c'est le legs de la *Palingénie*.

Mais dans la série des temps, pendant les nombreuses ontogénèses qui marquent les générations successives, l'être, en voie de dévelop-

pement, subit des influences multiples (facteurs de l'évolution, milieu, sélection, etc.). Des organes déjà existants se fortifient, d'autres s'atrophient; des organes nouveaux même apparaissent, et ces modifications qui viennent se greffer sur les processus de la *Palingénie* sont léguées aux descendants: ils constituent le legs de la *Cœnogénie*.

Dans le Nauplius des Monstrillides, les parties de provenance phylogénétique, c'est-à-dire l'héritage palingénétique, sont représentées par les organes des sens, yeux et amas nerveux sous-jacent, antennes antérieures et soies furcales, par les antennes postérieures locomotrices biramées et les muscles moteurs. L'héritage cœnogénétique consiste dans la transformation des *appendices* mandibulaires, normalement biramés, en un appareil de fixation en forme de pinces, et dans la suppression du tube digestif.

C'est le passé de parasitisme des Monstrillides qui détermine les modifications morphologiques de leur larve, c'est le passé de vie libre, encore représenté par l'existence éphémère de l'adulte, qui détermine la conservation des caractères naupliens normaux.

Comme on le voit, l'apparition des caractères cœnogénétiques de la larve, précède, dans l'ontogénèse, les conditions biologiques qui nécessitent leur présence; la vie parasitaire des ancêtres a influencé et déterminé les caractères d'une larve qui se développe tout à fait en dehors d'elle.

*Le Nauplius (issu de l'œuf) des Monstrillides est une larve qui a reçu un mélange de caractères héréditaires, phylogénétiques, et de caractères cœnogénétiques. Les premiers ont produit la forme générale du corps, les antennes antérieures, triarticulées, les antennes postérieures biramées, l'œil frontal, très développé, et les soies furcales. Les seconds, déterminés par l'existence parasitaire, ont modifié la troisième paire d'appendices en pinces préhensiles et supprimé le tube digestif. La structure interne montre une partie différenciée: l'œil avec l'ébauche nerveuse, les muscles et une partie indifférenciée avec les restes du lécithe.*

Dans les phénomènes qui suivent la production du Nauplius issu de l'œuf, les modifications profondes apportées à l'ontogénèse résultent de conditions de vie nouvelles. Elles sont la conséquence de l'action directe, immédiate d'un milieu différent, et elles sont déterminées par des actions extérieures et par des réactions de l'organisme, que nous pouvons observer et qu'il nous est possible, par cela même, de définir et d'analyser.

Comme je l'ai indiqué, il y a de bonnes raisons de croire que les larves naupliennes sont déposées à l'éclosion au-dessus des colonies de Salamacynes (pour *H. Danae*). Elles n'ont donc qu'un très court trajet à parcourir pour rencontrer l'hôte où elles doivent continuer leur évolution. Cela résulte, comme je l'ai dit, principalement des faibles aptitudes locomotrices dont elles sont douées et, d'autre part, du grand nombre de larves qui infestent synchroniquement un même hôte.

## II. — a) LA PÉNÉTRATION

*Le Nauplius se fixe sur les téguments de l'hôte par les pinces mandibulaires. Il n'existe pas d'organe spécial de perforation, et la pénétration se fait à l'extrémité céphalique en avant. Les antennes antérieures paraissent jouer un rôle important par les mouvements rapides de « va et vient » dont elles sont animées; les mouvements d'oscillation du corps tout entier aident l'entrée dans les tissus, d'ailleurs très délicats, de l'hôte.*

*Le cuticule externe, les appendices, les soies furcales tombent, la masse interne seule pénètre dans les téguments de l'hôte.*

STRUCTURE DE L'EMBRYON INTERNE AU MOMENT OÙ IL VIENT DE PÉNÉTRER.

— *L'embryon interne, provenant de la larve nauplienne et encore situé dans les téguments où il vient de pénétrer; est formé de cellules embryonnaires sphériques et indifférenciées qui constituent une masse pleine, ovulaire, sans membrane d'enveloppe: ces éléments sont plus petits en avant et à la périphérie; plus volumineux dans la région postérieure et interne. Les cellules,*

de petite taille, antéro-internes et les périphériques constituent l'ectoderme nouveau; l'œil frontal nauplien est la seule partie différenciée qui pénètre avec l'embryon. La masse des cellules internes et postérieures renferme les restes du lécitho ovulaire introduit avec les éléments naupliens; elle constitue l'ébauche des feuillettes internes: mésodermique et endodermique.

DES TÉGUMENTS AU VAISSEAU SANGUIN. — Le trajet compris entre les téguments et le vaisseau sanguin est parcouru par l'embryon interne sans que ce dernier change de structure. Cette masse nue, formée d'éléments sphériques et de petite taille, par conséquent très malléable, chemine à la manière d'un élément amœboïde, comme l'indique l'aspect pseudopodique de sa région antérieure. Après avoir traversé les téguments, l'embryon parasite arrive dans la cavité générale, où il ne séjourne pas, perfore ensuite la mince paroi endothéliale d'un vaisseau (presque toujours le vaisseau ventral), et pénètre dans l'intérieur du système circulatoire.

L'EMBRYON DANS LE SYSTÈME SANGUIN. — L'embryon se place dans l'axe du vaisseau, son extrémité antérieure dirigée vers l'extrémité postérieure de l'hôte. Pendant son parcours, sa structure est restée indifférenciée, sa taille ne s'est pas accrue, il mesure 50  $\mu$  de longueur sur 20 à 25  $\mu$  de diamètre. L'œil frontal nauplien s'est peu à peu dissocié, les éléments pigmentaires, qui en sont les vestiges, forment une masse arrondie, antérieure et dorsale, de couleur brun-rougeâtre. Les globules lécithiques verts persistent encore sous forme de deux bandes parallèles longitudinales.

## II. — b) LES ÉLÉMENTS NOUVEAUX ET LES CONDITIONS NOUVELLES DE L'ONTOGÉNÈSE.

La larve nauplienne, issue de l'œuf, passe, en conséquence, d'une existence libre à une existence parasitaire. Au milieu cosmique marin succède un milieu biologique, le liquide sanguin d'une Annélide, et l'embryon parasite est emprisonné dans une cavité close, dans la

profondeur des tissus de l'hôte, lui-même logé dans un tube calcaire.

Cette période critique de l'évolution est marquée par une perturbation considérable causée par le brusque changement d'existence. L'ontogénèse est ramenée presque à ses débuts. La différenciation morphologique et la différenciation histologique du nouvel embryon sont à peu près celles d'une blastula issue de la segmentation de l'œuf.

De la larve nauplienne, il ne persiste qu'un seul organe trahissant l'origine du nouvel embryon, c'est l'œil frontal dont les éléments se dissocient peu à peu et finissent par disparaître. Si l'on ajoute à cela la persistance du vitellus ovulaire, l'on conviendra que cet amas cellulaire indifférencié qu'est l'embryon parasite à ses débuts, ressemble bien à une forme blastulaire issue de l'œuf; une confusion serait possible, si l'on ne connaissait pas les antécédents naupliens de cette pseudo-blastula.

Les phénomènes histogéniques qui se passent, pendant cette période de l'évolution des Monstrillides, sont comparables à ceux que Delage<sup>1</sup> a décrit dans l'évolution de la Sacculine après la pénétration de la larve *Cypris*.

Après l'inoculation du parasite, dit Delage, le développement doit recommencer au moyen d'éléments cellulaires à peine plus différenciés que ne sont ceux qui constituent le blastoderme de l'œuf immédiatement après la segmentation.

## III. — RÉACTION ET ADAPTATION DE L'ORGANISME EMBRYONNAIRE

Une embryogénie nouvelle recommence, pour ainsi dire, avec des éléments nouveaux et dans des conditions nouvelles. Mais il ne faut pas oublier que l'embryon monstrillien, dont les éléments sont à peine ébauchés, a déjà un passé. Or ce qu'a produit l'ontogénèse peut-il être produit de nouveau? Le principe de l'irréversibilité des

<sup>1</sup> Y. DELAGE, Évolution de la Sacculine. — Archives de Zool. expérimentale, 1885, p. 690.

*phénomènes évolutifs* oppose une réponse négative à cette question.

D'autre part, quelle sera l'action des facteurs nouveaux résultant de l'existence parasitaire interne? L'évolution sera-t-elle constamment régressive, comme chez les formes à parasitisme intense? Si les influences parasitaires agissaient de même que chez la Sacculine, dont les débuts de l'évolution présentent des analogies avec celle des Monstrillides, la régression serait constante. Pour prendre des exemples plus proches chez les Copépodes parasites, sinous devions nous attendre à voir des modifications régressives de même ordre que chez les Chondracantides, les Choniosomatides, les Lerneides, etc., dont les conditions d'évolution parasitaire ne présentent, à aucun moment, un état aussi intense que chez les Monstrillides, la variation régressive de ces derniers serait considérable.

Comment va se comporter l'embryon monstrillien vis-à-vis de ces influences à tendances régressives, et comment l'ontogénèse va-t-elle résoudre le problème difficile qui lui est posé? Voyons d'abord rapidement les faits.

**RÉACTION DE L'ORGANISME EMBRYONNAIRE.** — *Aussitôt qu'il a pénétré dans le système sanguin, l'embryon produit une cuticule périphérique, première indication d'un fourreau protecteur et isolant. La structure de l'embryon à ce moment comprend les parties suivantes: 1° un ectoderme externe qui a sécrété la cuticule; 2° un ectoderme interne, ébauche neuro-sensorielle, comprenant les restes pigmentaires de l'œil nauplien et situé dans la région antérieure du corps; 3° une ébauche interne placée dans la moitié postérieure et formée des cellules sphériques plus volumineuses que celles de l'ébauche neuro-sensorielles; elles englobent les éléments vitellins et représentent les feuilletts méso et endodermiques.*

**ADAPTATION.** — *Deux appendices antéro-ventraux apparaissent sous forme de deux bourgeons ectodermiques creux. Des éléments provenant de la masse méso-endodermique y pénètrent entraînant avec eux les globules léciithiques. Ces appendices s'allongent,*

*restent inarticulés et constituent des tentacules qui baignent dans le sang de l'hôte; ce sont les organes intermédiaires entre le parasite et le milieu où il est plongé. Ainsi se trouve formé l'appareil nutritif du Monstrillide parasite, et d'autre part l'action du milieu sanguin est localisée sur ces organes. Grâce à une nutrition abondante, l'embryon s'accroît, et les éléments qui le constituent se multiplient activement.*

#### IV. LA RÉVERSION ONTOGÉNIQUE. — LE DEUXIÈME STADE NAUPLIEN, PARASITE INTERNE

La période de développement qui suit la réaction et l'adaptation de l'embryon est marquée par une croissance du corps lui-même et des appendices tentaculaires dont la taille devient considérable. Les phénomènes ontogéniques se manifestent au double point de vue de la morphogénèse et de l'histogénèse; ils produisent des appendices qui ont été formés antérieurement et transforment les éléments internes indifférenciés en un certain nombre de parties, ébauches des organes futurs. Au premier stade Nauplius produit par le blastoderme de l'œuf, succède un deuxième embryon nauplien, parasite interne, qui s'est développé aux dépens des éléments rajeunis du premier.

**L'EMBRYON NAUPLIEN PARASITE.** — *Forme extérieure.* — *Le corps est cylindrique, terminé en pointe aux deux extrémités; il est protégé et isolé par le fourreau cuticulaire dont l'accroissement se fait en avant par la sécrétion du prolongement rostral, en arrière par la sécrétion de l'extrémité caudale. Il n'existe pas encore trace de segmentation. Les appendices formés sont tous céphaliques; ils sont au nombre de deux ou de trois paires: 1° les antennes antérieures, qui seront normalement articulées; 2° les antennes postérieures, longs appendices tentaculiformes, inarticulés et transitoires; 3° les mandibules, semblables aux précédentes, mais n'apparaissant qu'exceptionnellement. Ces deux*

derniers appendices sont adaptés à la fonction nutritive et servent d'intermédiaires entre le sang de l'hôte et l'embryon parasite. L'extrémité abdominale se forme par un processus d'invagination ventrale très large, qui délimite une évagination creuse, l'abdomen replié sur la face ventrale et à direction postéro-antérieure. A ce stade, l'extrémité postérieure de l'embryon est donc divisée en deux parties, l'une caudale dans l'axe du corps, l'autre repliée sur la face ventrale et dirigée vers l'avant. Cette dernière est la véritable extrémité morphologique.

STRUCTURE INTERNE. — L'ébauche neuro-sensorielle est séparée en deux parties : 1° l'une nerveuse, cérébrale et ganglionnaire; 2° l'autre sensorielle, à forme épithéliale, qui donnera naissance aux trois yeux. Les cellules internes ont fourni les éléments migrants des tentacules; elles produisent tous les tissus et organes mésodermiques, principalement le système musculaire; les ébauches génitales se sont séparées latéro-ventralement. Le sang élaboré dans la cavité axiale des tentacules est amené dans la cavité du corps de l'embryon et forme deux courants principaux qui se rejoignent en arrière. Le tube digestif est représenté par l'invagination stomodéale, se terminant contre des éléments endodermiques qui s'appliquent contre l'ébauche cérébrale et ne se différencient pas. Cet amas s'est séparé de la masse endo-mésodermique.

Les cas de réversion ontogénique sont rares; ceux qui sont connus portent sur des réapparitions d'appendices. L'histoire larvaire des Crustacés en fournit quelques exemples. Chez les Stomatopodes, des appendices<sup>1</sup> à fonction natatoire chez la larve erychtoïde jeune disparaissent et sont remplacés, chez la forme plus âgée, par des appendices buccaux différents. Chez les *Loricata* (*Palinurus* et *Scyllarus*) des phénomènes semblables se produisent dans le cours des transformations larvaires. Chez la Langouste, divers appendices (première paire de pattes mâchoires; les deux dernières paires-pattes

ambulatoires) s'atrophient à l'état de larve Phyllosome jeune et réapparaissent plus tard chez le Phyllosome âgé.

Malgré ces exemples tout à fait exceptionnels et qui ne portent, du reste, que sur des parties du corps, appendices ou organes, l'on est d'accord pour admettre que l'évolution n'est pas réversible<sup>1</sup>.

Mais chez les Monstrillides, ce n'est pas un appendice ou un organe, c'est-à-dire une partie ou un fragment du corps, c'est l'être embryonnaire dans sa totalité qui présente une réversion. Une larve, le Nauplius subit une variation régressive qui la prive de ses appendices, fait disparaître et se transformer les éléments différenciés internes (œil, muscles) et ramène l'organisme à un stade embryonnaire de cellules toutes indifférenciées. Puis se produisent des appendices nouveaux qui sont les homologues des anciens. Certains sont modifiés (*an*<sup>3</sup>, *md*); de même que ceux des larves *Erychthoides* ou *Phyllosomes*, ils disparaissent et réapparaissent sous une autre forme. Mais d'autres, les antennes antérieures, réapparaissent avec les caractères de celles qui ont disparu.

Les ébauches internes se reforment, se préparent à produire de nouveau des tissus et des organes déjà formés.

Le stade embryonnaire parasite repasse par un deuxième stade nauplien, modifié, adapté à son genre de vie nouvelle, mais c'est quand même au point de vue morphologique et organogénique un stade déjà produit dans le cours de l'ontogénèse.

Cette réversion totale n'est pas un des faits les moins intéressants de ce développement. Elle paraît compromettre la loi d'irréversibilité de l'évolution. Mais il faut, avant de tirer cette conclusion, distinguer entre la phylogénèse et l'ontogénèse.

L'évolution phylétique est probablement irréversible, nous ne connaissons aucun cas de réversion de ce genre; un type disparu, par exemple, n'a pas encore réapparu sur notre globe. Mais l'évolution ontogénique peut être réversible. L'organisme peut retourner

<sup>1</sup> Voir à ce sujet: J. DEMOOR, J. MANSART et E. VANDERVELDE. L'évolution régressive en Biologie et en Sociologie. F. Alcan, Paris 1897 (p. 211).

<sup>1</sup> 3<sup>e</sup>, 4<sup>e</sup> et 5<sup>e</sup> paires de pattes thoraciques.

partiellement ou totalement à un état antérieur. L'histoire larvaire des crustacés supérieurs a montré que des appendices disparus, atrophiés chez des larves jeunes réapparaissent plus tard chez les larves plus âgées; l'histoire de l'évolution parasitaire des Monstrillides montre que l'ensemble des appendices et des organes peuvent disparaître, que l'organisme peut être ramené à un état indifférencié puis reproduire les appendices déjà produits et former de nouveau des organes déjà formés.

Dans les différents cas de réversion, les appendices et organes réapparus sont souvent différents de ceux qui ont disparu, toutefois l'exemple des antennes antérieures chez les Monstrillides montre que ces appendices peuvent se retrouver semblables à eux-mêmes.

L'on pourrait être tenté d'interpréter ce phénomène comme un cas de régénération. Dans la pénétration, le Nauplius s'autotomise de tous ces appendices, puis ces derniers sont bourgeonnés; c'est une régénération. Quant aux modifications internes, il est évidemment possible de les expliquer par les phénomènes de métamorphose, déterminés par le changement d'existence. Mais alors ce serait remplacer un mot par un autre; une régénération de tous les appendices et de tous les organes, n'est-ce pas une réversion totale ontogénique, lorsqu'elle se produit normalement dans le cours de l'ontogénèse?

La réversion nous apparaît au début comme une variation d'ordre régressif, produite par pénétration d'une larve organisée dans les tissus d'un hôte. Ce changement profond d'existence suffit à expliquer la régression de tout l'organisme larvaire, et je ne rappellerai pas ici les faits; il suffit de se reporter à la partie du mémoire où ils sont exposés. Quant aux causes de la réaction, de l'adaptation et de la progression nouvelle de l'organisme embryonnaire, si les unes, comme la réaction et l'adaptation au milieu, peuvent s'expliquer par des excitations mécaniques, les autres, celles de la progression, sont impossibles à expliquer si l'on n'a pas recours à des facteurs hypothétiques, héréditaires. Je reviendrai plus loin sur cette question.

Un autre phénomène, dont la cause réside dans la nécessité où l'embryon se trouve de s'adapter au milieu sanguin, est l'apparition précoce des antennes tentaculaires. Ces appendices précèdent, dans l'ordre chronologique du développement, les antennes antérieures. L'importance fonctionnelle de ces appendices explique leur formation hâtive.

*Des organes, ayant, dans le cours de l'ontogénèse, une fonction importante à remplir, peuvent devancer des parties similaires morphologiquement plus anciennes.* Des exemples d'apparition précoce d'appendices se rencontrent dans l'histoire des crustacés; celle des palettes natatoires, appendices du pénultième segment des thoracostracés, est une des plus connues.

Le dimorphisme des deux stades naupliens résulte de leurs conditions de vie.

Le premier est l'équivalent du Nauplius libre des crustacés, dont l'éclosion est précoce. Il représente la larve typique de ce groupe, c'est le *nauplius phylogénétique*.

Le second correspond, par sa structure, les conditions de développement dans lesquelles il se trouve placé, au stade embryonnaire nauplien, des formes à éclosion tardive, mais c'est une forme secondaires acquise dans l'ontogénèse, c'est un *stade nauplien d'origine cœnogénétique*.

## V. LES CAUSES QUI DÉTERMINENT LE PARASITISME ÉVOLUTIF ET PROGRESSIF

Le développement ultérieur est constamment progressif; la plus grande partie des appendices et des organes vont apparaître dans l'ordre normal, avec les caractères des appendices et des organes des Copépodes libres, en un mot ils vont se succéder comme dans une

embryogénie typique. Seule la formation du tube digestif s'arrêtera à la production stomodéale.

Sans nous arrêter à relater les faits pour lesquels le lecteur pourra se reporter aux pages où ils sont exposés, essayons maintenant d'envisager quelques questions relatives au pourquoi de l'évolution progressive du Monstrillide, malgré son existence parasitaire.

*Excitation fonctionnelle. — Réaction contre le milieu. —* Plongé dans le sang de l'hôte, le jeune embryon ne présente, à son arrivée dans le système circulatoire, aucun revêtement cuticulaire. Une membrane protectrice paraît aussi inutile à ses éléments périphériques qu'elle ne le serait aux éléments histologiques de l'Annélide placés dans des conditions semblables par rapport aux liquides de l'organisme. Cependant la première manifestation du parasite jeune est de s'entourer d'une membrane.

Il faut donc admettre que le milieu sanguin, baignant de toutes parts l'organisme parasite excite les cellules périphériques, lesquelles réagissent par une sécrétion destinée à annihiler l'influence du liquide environnant. C'est là, en quelque sorte, une *réaction défensive* dont le résultat est d'interposer une membrane imperméable entre le corps du parasite et le milieu ambiant.

*Adaptation au milieu. —* Cette première manifestation *répulsive* est suivie d'une autre, d'ordre opposé, *attractive* pourrait-on dire. En effet, la surface de l'embryon pousse deux prolongements creux qui s'organisent, sont perméables au liquide sanguin, où ils puisent activement la nourriture qui les accroit et accroit le corps de l'embryon parasite. L'influence du milieu se traduit donc, en second lieu, par une *action morphogène* dont bénéficie le parasite.

Le pourquoi de cette phase initiale de la nouvelle ontogénèse s'explique d'une façon suffisante par ce que M. Roux appelle la *mécanique du développement*. Ce phénomène de réaction et d'adaptation, dû à l'excitation fonctionnelle, a une importance considérable, capitale ; c'est, en quelque sorte, la pierre angulaire de tout le *parasitisme évolutif* des Monstrillides.

Si l'excitation fonctionnelle avec ses conséquences suffit à provoquer les phénomènes dont il vient d'être question, et si nous trouvons en elle la raison des processus réactionnels et adaptatifs de l'organisme parasite, elle est par contre tout à fait impuissante à expliquer les phases ultérieures de l'évolution. Après s'être adapté, l'embryon développe *progressivement* ses appendices et ses organes comme si les conditions du développement n'étaient pas celles d'un parasitisme interne.

Les facteurs qui déterminent l'ontogénèse d'un être sont, d'après ce que l'on sait à présent, 1° l'ensemble des causes internes du développement renfermées dans le plasma germinatif : c'est le *legs héréditaire*, 2° l'ensemble d'autres actions, indépendantes de l'hérédité dont l'importance et l'influence sont loin d'être bien connues. Parmi elles citons l'*Excitation fonctionnelle* et la lutte des parties organiques qui en résultent, ce que Roux appelle le « Kampf im Organismus » ; la *Sélection germinale* de Weissmann qui se traduit par des phénomènes analogues aux précédents, ce que l'auteur de la théorie des plasmas ancestraux appelle la concurrence vitale interne. D'autre part, ce sont les conditions ambiantes de tout ordre. A ces facteurs s'ajoutent ceux que Delage désigne sous le nom de Tropismes et de Tactismes, d'Action morphogène des Ingesta et des Egesta, et dont nous ne pouvons pas nous faire une idée bien exacte dans l'état où en sont les connaissances actuelles.

Pour nous rendre compte de l'action du parasitisme sur l'organisme de l'être parasite, nous pouvons procéder par comparaison. A ce point de vue, les formes copépodes, proches parentes des Monstrillides, ainsi que les nombreux crustacés parasites, nous renseignent sur ce point. « Dispensé de rechercher une nourriture abondamment accumulée autour de lui, le parasite n'use plus de ses membres qui s'atrophient ; il ne fait qu'un faible usage de son appareil musculaire qui se dégrade ; ses organes des sens non stimulés succombent dans la concurrence que se font les éléments anatomiques ; le système nerveux n'ayant plus à recueillir que de vagues sensations et à régenter

qu'un appareil musculaire sans importance subit à son tour une profonde déchéance..... » C'est par ces lignes que Perrier résume les principales manifestations du parasitisme. <sup>1</sup>

Ces régressions sont plus ou moins profondes selon le degré du parasitisme ; l'embryon monstrillien semble dans les conditions les plus favorables pour les présenter toutes. Mais il n'en est pas ainsi.

L'évolution des Monstrillides nous fait assister à une des phases multiples du conflit entre les deux ordres de facteurs de l'évolution.

D'une part les facteurs héréditaires, l'hérédité, avec ses forces conservatrices, tend à préserver les caractères ancestraux. Or les Monstrillides dérivent, de même que tous les parasites, d'ancêtres libres, et les tendances héréditaires sont de conserver dans leur développement ontogénique les caractères des formes libres, plus ou moins semblables à celles du type copépode normal.

D'autre part, en opposition avec l'hérédité, les influences extérieures, non renfermées dans le plasma germinatif, et que nous avons énumérées tout à l'heure, tendent à modifier l'héritage ancestral. Or nous pouvons nous rendre compte d'une partie au moins de l'action de ces facteurs, vu les conditions spéciales du développement du Monstrillide.

Les théories biomécaniques si fort en honneur à notre époque sont-elles capables d'expliquer l'ontogénèse des Monstrillides ? Pour M. Roux l'*excitation fonctionnelle* est toute-puissante dans l'ontogénèse, c'est elle qui détermine l'*adaptation fonctionnelle morphologique*. Or, dans les conditions où se fait le développement des organes chez les Monstrillides, les excitations fonctionnelles sont presque entièrement défaut ; la lumière qui n'arrive pas jusqu'au parasite, situé dans les profondeurs des tissus d'un hôte, enfermé lui-même dans un tube calcaire, les excitations tactiles et odorantes, les mouvements annihilés chez l'être emprisonné dans un fourreau étroit, l'alimentation solide, etc. L'absence de toutes ces excitations

<sup>1</sup> E. PERRIER, *Les Colonies animales*, préface, p. XXI (2<sup>e</sup> édition).

devrait se traduire par la déchéance des organes et des appendices, ou par la rudimentarité des autres.

Pour l'un d'eux c'est, en effet, ce qui se produit ; le tube digestif est réduit à un stomodeum rudimentaire. La partie moyenne ne se différencie pas par *inactivité de fonction*. L'endoderme, en effet, au lieu de produire un mesenteron, forme une masse de cellules contre lesquelles se termine le stomodeum. Au lieu de se différencier, ces éléments gardent pendant toute la durée de l'ontogénèse ce caractère embryonnaire, sans se transformer ni augmenter en nombre et en taille. La fonction nutritive ne disparaît pas pour cela, il y a *transfert de la fonction* à d'autres organes, les appendices tentaculaires.

Mais les autres parties, c'est-à-dire les yeux, les soies tactiles et les soies olfactives, dont les stimulants lumière, tact, odeur font défaut ; le système musculaire, les appendices locomoteurs, le système nerveux, dont les excitants, mouvements ou sensations, n'existent pas ; tous ceux-là s'ébauchent, se différencient, se développent progressivement. Pourquoi les mêmes causes, qui agissent sur le tube digestif et le suppriment, n'agissent-elles pas de même sur l'ensemble des organes de relation qui, bien plus que les autres, semble-t-il, ont besoin d'un excitant pour apparaître et se maintenir ?

Les causes qui font se produire et se développer les organes de la vie de relation résident-elles dans les tropismes et les tactismes, dans l'action morphogène des ingesta et des egesta ? Nous n'avons qu'une idée très vague de l'action de ces facteurs.

Ce ne peut être non plus les conditions ambiantes, puisque dans les formes parasites, les modifications dues au milieu intime sont une influence régressive toute contraire.

Est-ce la *sélection germinale* qui a doté les cellules initiales des organes visuels, locomoteurs, etc., des groupes de déterminants qui les ont renforcés dans la concurrence vitale interne ? Avec cette hypothèse de Weissmann nous reculons les limites du problème, sans le résoudre ni le préciser davantage.

Et alors nous sommes ramenés aux seuls facteurs héréditaires pour expliquer ces formations ontogéniques si contraires aux conditions dans lesquelles elles prennent naissance.

Tandis qu'à ses débuts l'ontogénèse parasitaire semble subir toutes les actions et adaptations au milieu nouveau, les phases suivantes se traduisent au contraire par des phénomènes tels, que l'ontogénèse semble se faire complètement en dehors et malgré toutes les causes modificatrices du milieu ambiant.

Comme je l'ai indiqué déjà, ce résultat si contraire aux probabilités est atteint, grâce aux deux processus initiaux de l'existence parasitaire : la soustraction du corps de l'embryon à l'influence immédiate du milieu sanguin ambiant et la localisation de cette influence aux organes tentaculaires qui servent d'intermédiaires entre l'organisme parasitaire et le milieu biologique. Alors que ces phénomènes sont, en quelque sorte, la démonstration de l'influence prépondérante des facteurs extrinsèques, en particulier de l'excitation fonctionnelle, pendant cette première période, les tendances héréditaires semblent ensuite reprendre le dessus. L'excitation du milieu ambiant annihilée, grâce à la production d'une enveloppe isolante, l'hérédité redevient toute-puissante dans la détermination et dans la production des tissus et des organes ; et dans la lutte qui s'établit entre les forces conservatrices et les forces modificatrices de l'évolution, elle semble conserver l'avantage jusqu'à la fin.

Si l'on attribue l'action des phénomènes héréditaires à la constitution physico-chimique du plasma germinatif, et cette hypothèse est évidemment plus scientifique que l'existence indémontrable de particules hypothétiques, il faut reconnaître que cette structure physico-chimique est non seulement précise<sup>1</sup>, mais aussi très stable. Cette stabilité est nécessaire pour assurer la continuité d'une évolution progressive chez le Monstrillide, après la métamorphose du Nauplius et la transformation d'éléments différenciés en éléments

<sup>1</sup> DELAGE, *L'Hérédité*.

nouveaux indifférenciés, point de départ d'une nouvelle embryogénie.

#### VI. — LE PARASITISME DES MONSTRILLIDES COMPARÉ A CELUI DE QUELQUES AUTRES PARASITES

Dans l'ontogénie des Crustacés parasites, les premiers phénomènes du développement rappellent complètement ceux des formes libres voisines. L'adaptation à la vie parasitaire agit ensuite sur les organes et les parties développées, ou encore en voie de développement, les modifie dans un sens utile au nouveau genre d'existence ; les organes et appendices non employés se réduisent ou s'atrophient avec l'âge. La forme adulte, qui présente chez les parasites le terme ultime de l'existence parasitaire, montre le maximum des transformations et des régressions de l'organisme.

Les organes de la vie de relation sont principalement atteints chez les parasites vivant dans les cavités d'un hôte ou même fixés sur les téguments et immobilisés par des organes de fixation. Ces phénomènes de déchéance organique, de déformation du corps sont la règle chez les Copépodes parasites. L'on trouve dans ce groupe toutes les phases de la régression parasitaire depuis les espèces dont le parasitisme est temporaire comme les *Corycéides*, jusqu'aux formes dégradées des *Chondracanthides*, des *Lernéides*, etc. Le parasitisme des Monstrillides est d'un ordre tout différent ; l'adulte, au lieu de présenter les régressions des Copépodes voisins, est normalement constitué au point de vue des organes de la vie de relation ; de plus il vit librement et nage comme les Copépodes pélagiques.

Dans son livre : *Les Commensaux et les Parasites dans le règne animal*, P.-J. van Beneden range dans une catégorie spéciale les parasites libres pendant la vieillesse. Ce sont principalement les *Hyménoptères* entomophages, les Ichneumonides, les Proctopru-tiles, les Braconides et les *Diptères* tels que les Tachinaires.

Chez les uns, l'œuf est pondu sur la proie, et lorsque la larve éclos,

elle pénètre dans son intérieur et en dévore les organes ; chez les autres (Hyménoptères), les femelles perforent la peau de leur victime avec leurs stylets, déposent leurs œufs dans l'intérieur de l'hôte, et la larve issue de cet œuf détruit un à un les organes au milieu desquels elle est placée. Dans les deux cas, les rapports de l'Entomophage et de la Chenille sont plutôt ceux d'un carnivore qui dévore une proie, que ceux d'un parasite qui vit au dépens d'un hôte sans atteindre ses organes essentiels.

De toute façon, l'Ichneumonide ou la Mouche tachinaire, qui abandonnent l'existence menée pendant leur jeunesse, sont ensuite capables de subvenir à tous leurs besoins. Sans discuter ici la question du parasitisme proprement dit, il est évident que si une ressemblance existe entre l'évolution des insectes entomophages et celle des Monstrillides, elle n'est que tout à fait superficielle <sup>1</sup>.

Giard a comparé l'évolution ascendante des Monstrillides au parasitisme placentaire des mammifères <sup>2</sup>. La comparaison peut se soutenir au point de vue physiologique, mais on ne peut la serrer de trop près. L'hôte étranger ne réagit pas comme l'organisme maternel ; si l'on peut comparer physiologiquement les appendices tentaculaires (plongés dans le sang) à un placenta, il n'y a pas de raison pour ne pas lui comparer des organes analogues, modifiés pour la succion, chez les parasites suceurs. Le parasite monstrillien prend le sang de son hôte, mais *il le transforme*. De plus, une modification régressive se produit, comme on le sait, amenant la suppression du tube digestif, des appendices préhenseurs et masticateurs.

Chez les Copépodes libres et la plupart des Copépodes parasites, l'éclosion du Nauplius est suivie d'une existence libre pendant laquelle la larve s'accroît et présente de nombreuses mues. Pendant ces transformations se constituent les appendices extérieurs, la

<sup>1</sup> GIARD, *loc. cit.*, (196) signale cette ressemblance au point de vue physiologique.  
<sup>2</sup> *Loc. cit.* (197).

forme générale du corps, la structure interne, et le *Nauplius* passe par les stades *Métanauplius*, *Cyclops* <sup>1</sup>. La vie aux dépens d'un hôte ne commence en général qu'à ce dernier stade chez les formes parasites, ou même après qu'il est dépassé. Ce sont déjà des êtres tellement différenciés qu'ils sont inaptes à recommencer une nouvelle évolution. Leurs différenciations morphologique et histologique rendent impossible, sans doute, de nouvelles morphogénèse et histogénèse ; la conséquence de cet état est que leur nouveau genre de vie amène l'atrophie des membres locomoteurs, la déformation du corps, la dégradation des tissus.

Une des causes importantes de l'adaptation du Monstrillide à la vie parasitaire est son introduction dans un hôte à une phase précoce de son développement. C'est principalement ce qui lui vaut cette malléabilité et cette faculté de réagir contre la déchéance organique que ne possèdent pas les autres parasites.

Le Nauplius du Monstrillide pénètre dans le système circulatoire d'une Annélide ; il se nourrit aux dépens du sang de l'hôte, et une des manifestations de son genre de nutrition est l'adaptation et la transformation d'appendices en tentacules hémopotes. Grâce à l'isolement que lui procure l'enveloppe cuticulaire imperméable, il se développe à l'abri des influences nocives, dégradantes du milieu biologique où il est emprisonné. Puis, comme les larves de formes libres, il s'accroît, acquiert successivement ses appendices d'avant en arrière, développe et perfectionne ses organes, mais sans présenter les mues successives et nombreuses de ses congénères. L'extension de son fourreau cuticulaire remplace les mues et lui permet un accroissement régulier. Quand tous ses organes et tous ses appendices sont à point, il abandonne l'hôte, par ses propres moyens, il éclot en quelque sorte et gagne la haute mer où il se reproduit. Il emporte cependant une tare, résultat du moyen parasitaire dont il s'est servi pour évoluer, c'est l'absence des organes de la nutrition.

<sup>1</sup> Chez plusieurs parasites comme *Anohorella*, *Brachellia*, *Lerneopoda*, etc., le stade d'éclosion est tardif, il a lieu au stade *Cyclops* (VAN BAVENBERG).

De même qu'entre le Nauplius et la forme adulte d'un Copépode libre, s'intercalent toute une série d'étapes qui marquent le perfectionnement de l'organisme, de même entre le Nauplius et la forme adulte monstrillide la plupart des organes de la vie libre se perfectionnent, mais avec des adaptations et des suppressions de parties qui tiennent au mode d'existence. C'est pourquoi j'ai appelé parasitisme évolutif l'ensemble des phases de l'évolution comprises entre la pénétration du Nauplius dans l'hôte et de la sortie de la forme adulte.

## INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1890. BOURNE, *Notes on the genus Monstrilla, Dana*, in-quart. *Journ. Micr. Sc.* (2), vol. XXX, p. 565-578. Pl. XXXVII.
1880. BRADY, *A Monograph of the free and semi-parasitic Copepoda of the British Islands*, vol. III, p. 37 (*M. anglica*).
1863. CLAPARÈDE, *Beobachtungen über Anatomie und Entwicklungsgeschichte wirbelloser Thiere an der Küste von Normandie angestellt*, Leipzig (*Monstrilla Danae*).
1863. CLAUS (C.), *Die freilebenden Copepoden mit besonderer Berücksichtigung der Fauna Deutschlands, der Nordsee und des Mittelmeeres*, Leipzig (*Monstrilla helgolandica*).
- 1890-91. CLAUS, *Das Medianauge der Crustaceen*. *Abh. aus dem Zool. Inst. Univ. Wien*, tome IX, 1890, p. 27, fig. 11-16 (description et dessin de l'œil de *M. helgolandica*).
1848. DANA (J.-D.), *Crustacea*. In *U. S. exploring Expedition during the years 1838-42, under the command of Charles Wilkes*. Vol. XIII, Part. II, p. 1313 (description de *Monstrilla viridis*).
1895. GIARD, (A.), *Sur l'Éthologie du genre Thaumaleus, Kröyer* (famille des Monstrillidae), *C. R. Ac. Sc.*, 29 avril 1895.
1896. — *Sur le parasitisme des Monstrillidae*, *C. R. Ac. Sc.*, 16 nov. 1896.
1897. — *Sur le parasitisme placentaire des Monstrillidae*, *C. R. Soc. Biologie*, 6 février 1897.
1892. GIESBRECHT (W.), *Systematic und Faunistik der pelagischen Copepoden des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeres-Abschnitte. Fauna und Flora des Golfes von Neapel*, XIX. Monographie.
1897. — *Zur Ontogenese der Monstrilliden*, *Zool. Anz.* n° 523, 1897.
1894. KARAWAIEW (W.), *Matériaux pour la faune des Copépodes de la mer Noire* (en russe). *Mémoires de la Société des Naturalistes de Kiew*, tome XIV. — *Monstrilla Ostromoriti*, sp. n. p. 149, pl. II, fig. 6-10.

1877. KRICZAGIN, *Copepoda Maris nigri nova*. In *Mem. Soc. Nat. Kiew*, 1877. Ce mémoire en russe renferme la description de *M. intermedia*, *M. pontica*, *M. longissima*, rencontrées dans la mer Noire.
- 1848-49. KRÖYER (H.), *Karcinologische Bidrag*. In : *Naturh. Tidskrift Kjöbenhavn*, II Bd., p. 604. (*Thaumaleus typicus* antérieurement figuré sous le nom de *Thaumatoëssa typica*, in *Crustacés de l'Atlas de Gaimard*, 1842-45).
1857. LUBBOCK, *Description of eight new Species of Entomostraca found at Weymouth*. In : *Ann. Magaz. Nat. History* (2), vol. XX (*Monstrilla anglica*).
1896. MALAQUIN (A.), *Parasitisme et évolution de deux Monstrillidae (Thaumaleus filigranarum, n. sp., Hemocera, n. g. Danae, Clap.) a l'intérieur du système vasculaire des Filigranes et des Salva-cynes*. *Éthologie (C. R. Ac. Sc.*, 28 décembre 1896).
1897. — *Évolution des Monstrillides (Hemocera Danae, H. filigranarum)* (*C. R. Ac. Sc.*, 11 janv. 1897).
1900. — *Nouvelles recherches sur l'évolution des Monstrillides (C. R. Ac. Sc., Paris*, 12 février 1900).
1884. MÖBITZ (K.), *Nachtrag zu dem in Jahre 1873 erschienenen Verzeichniss der wirbellosten Thiere der Ostsee*, in : *J. Ber. Comm. Unters. Deutsch. Meere*. Kiel, 7-11 Jahrg., 3 Abth. (sy. de *Monstrilla Danae*, p. 98).
1887. — *Systematische Darstellung der Thiere des Plankton, gewonnen in der westlichen Ostsee und auf einer Fahrt von Kiel in den Atlantischen Ocean bis jenseits der Hebriden*. Bd. 5. Bericht, 12-16 Jahrg. (*Monstrilla Danae*).
1891. POPP (S.-A.), *Zur Litteratur des Genus Monstrilla, Dana*. In : *Abhandl. Naturwiss. Verein zu Bremen*, XII Bd., p. 113-144.
1889. SCOTT (TH.) *Notes on a few Crustacea and Mollusca new to the fauna of the Forth, with exhibition of specimens*. In : *Proc. R. Physic. Soc. Edinburgh*, vol. X, p. 154-156.
1887. THOMPSON (I.-C.), *Second Report of the Copepoda of Liverpool Bay*. In : *Proc. Biol. Soc.*, Liverpool, vol. II, p. 70, pl. I, fig. 1-9. Description de *Cymbasoma Herdmanni*, Th., synonyme de *Monstrilla anglica*.
- 1888<sup>a</sup>. — *Copepoda of Madeira and the Canary Islands, with descriptions of new genera and species*. In : *Journ. Linn. Soc.*, London, Vol. XX, p. 154-155, pl. III, fig. 1-4. Description de *Cymbasoma Thaumaleus rigidus*.
- 1888<sup>b</sup>. — *Report on the Copepoda collected in Maltre Seas by D. Bruce*. *M. B.*, during, 1846-37-88. *Proc. Biol. Soc.*, Liverpool, vol. II.
1889. — *Third Report on the Copepoda of Liverpool Bay*. *Ibid.*, vol. III.

1890. — *Monstrilla and the Cymbasomatidae*. In : *Trans. Biol. Soc.*, Liverpool. Vol. IV, p. 115-124, pl. IV. Description de *Monstrilla longicornis*, Th.
1893. — *Revised report on the Copepoda of Liverpool Bay*, *Trans., Biol. Soc.*, Liverpool, vol. VII, p. 1-56, pl. XV-XXXV (Famille des Monstrillidae).
1897. — *Further Report upon the Free-Swimming Copepoda of the West Coast of Ireland* *Trans. Biol. Soc. Liverpool*, vol. XI (Signale *M. Danae*).
1898. — TIMM (R.), *Monstrilla grandis* Giesb., *M. helgolandica* Claus, *Thaumaleus germanicus* n. sp. In : *Zool. Anz.*, XVI Jahrg., p. 418-20.
1894. — *Copepoden und Cladoceren (Beiträge zur Fauna der südöstlichen und östlichen Nordsee)*. In : *Wissensch. Meeresuntersuchn.*, Bd. I, p. 363-404 (*Th. germanicus* n. sp., Th. Thompsonii, *Monstrilla helgolandica*, *M. grandis*, p. 373, Taf. V et VI).

## ADDITION

Giard a publié dans le *Bulletin de la Société entomologique de France*, séance du 26 décembre 1900, la note suivante :

*Sur un type oublié de la famille des Monstrillidae (Thaumatoessa armoricana) et sur un cas nouveau de parasitisme chez les Monstrillidae.*

L'auteur y rappelle des observations assez singulières de Hesse exposées dans le mémoire suivant :

HESSE. *Observations sur des Crustacés rares ou nouveaux des côtes de France*. *Annales des Sc. Nat.* 5<sup>e</sup> Série, t. X, 1868, p. 362-371, pl. XIX, fig. 20-34.

GRAEFFE, E. — *Uebersicht der Fauna des Golfes von Triest*. in : *Arbeiten aus dem Zool. Inst. Wien.*, t. XIII, 1900, Heft. 1, p. 40.

Dans cette liste, l'auteur signale un Monstrillide dans l'estomac d'un *Syllis*. Cette observation aurait évidemment besoin d'être, sinon vérifiée, au moins précisée et complétée.

## EXPLICATION DES PLANCHES

Lettres communes à toutes les figures

<i>ab</i> , abdomen.	muscle ventral; <i>M. l. d.</i> , muscle latéro-dorsal.
<i>ab</i> <sup>1,2,3,4</sup> , somites abdominaux.	<i>mdl</i> , mandibule transformée en tentacules.
<i>an</i> <sup>1</sup> , antenne antérieure de l'adulte.	<i>Més.</i> , mésoderme.
<i>an</i> <sup>2</sup> , antenne postérieure de l'adulte, transformée en tentacule.	<i>N. an</i> <sup>1</sup> , antenne antérieure de la larve <i>Nauplius</i> .
<i>b</i> , bouche.	<i>N. an</i> <sup>2</sup> , antenne postérieure de la larve <i>Nauplius</i> .
<i>Cd</i> , canal déférent.	<i>N. md</i> , mandibule de la larve <i>Nauplius</i> .
<i>Ce</i> , céphalon.	<i>(E. l.)</i> , œil latéral.
<i>Cer</i> , cerveau.	<i>(E. m.)</i> , œil médian.
<i>Cn</i> , cellules nerveuses.	<i>O. g.</i> , orifice genital.
<i>Cp</i> , cellules pigmentaires.	<i>Ov</i> , ovaire.
<i>Ct</i> , cellules améboïdes des tentacules.	<i>Ovd</i> , oviducte.
<i>Ecl</i> , ectoderme.	<i>Ph</i> <sup>1,2,3,4,5</sup> , pattes thoraciques.
<i>End</i> , endoderme.	<i>Rét.</i> , cellules rétiniques.
<i>Enp</i> , endopodite.	<i>S</i> , soies.
<i>Ep</i> , épiderme.	<i>S. g.</i> , soies génitales.
<i>Exp</i> , exopodite.	<i>Sp. ph</i> , spermatophore.
<i>F</i> , furca, somite terminal.	<i>St</i> , stomodeum.
<i>He ♂, He ♀</i> , Hémo-cère parasite dans l'intérieur de l'hôte.	<i>T</i> , testicules.
<i>G</i> , initiales génitales.	<i>Th</i> , thorax.
<i>i</i> , invagination ventrale.	<i>Th</i> <sup>1,2,3,4,5</sup> , somites thoraciques.
<i>Lac</i> , lacune sanguine.	<i>Vil</i> , vitellus.
<i>m</i> , cellules migratrices du mésoderme.	
<i>M</i> , muscle; <i>M. d.</i> , muscle dorsal; <i>M. v.</i> ,	

Lettres particulières à l'hôte (*S. Dysteri*)

<i>Br</i> , branchies.	<i>Ne</i> , néphridie.
<i>G. g.</i> , Cavité générale ou cloaque.	<i>Ph</i> , pharynx.
<i>I</i> , intestin.	<i>V</i> , vaisseau.
<i>L. i.</i> , lacune péri-intestinale.	<i>V. v.</i> , vaisseau ventral.
<i>M. th.</i> , membrane thoracique.	<i>V. br.</i> , vaisseau branchial.

## PLANCHE II

*L'adulte pélagique et le Nauplius (Hemocera Danae)*

FIG. 1. Gr. 50. Femelle adulte, de profil, immédiatement après la mise en liberté. Les soies des différents appendices sont entourées par une cuticule externe qui constituera la première mue de la vie libre. Le Monstrillide présente encore une courbure postérieure résultant de son développement dans le fourreau isolant. (V. même planche, fig. 6, la femelle dans son fourreau, et pl. III, fig. 12).

- FIG. 2<sup>a</sup> Gr. 50. Femelle adulte et libre, après la mue; vue dorsale. Les œufs sont encore en place dans le céphalothorax; les deux oviductes, parcourant les somites thoraciques, sont remplis d'œufs mûrs. Les soies des antennes, des membres et de la furca débarrassées de la première enveloppe cuticulaire présentent un aspect plumeux qui était masqué avant la mue (fig. 1).
- 2<sup>b</sup> Gr. 140. Région ventrale antérieure de la précédente. Cette figure est destinée à montrer la disposition des yeux, l'insertion *l* des antennes tentaculaires disparues (V. fig. 6, *ant*<sup>1</sup>) et l'orifice buccal *b*.
3. Gr. 50. Femelle adulte, libre, après la ponte. Le sac ovigère est supporté par les longues soies génitales. L'extrémité abdominale est légèrement tordue pour montrer les deux branches de la furca avec leurs soies. Par suite de la ponte, le céphalothorax ne renferme plus qu'un tractus axial formé par l'épiderme qui s'est décollé de la cuticule. Au milieu, l'on aperçoit le cordon nerveux ventral *S. n.*; en avant, le stomodeum ou pharynx rudimentaire relie l'orifice buccal à la partie antérieure du tractus.
- 4 et 5. Gr. 50. Mâle adulte, après la mue. La figure 4 le montre de profil; la figure 5 le représente par la face ventrale. Les antennes antérieures uniques présentent une géniculation du dernier article, comme les mâles de beaucoup de Copépodes. Les spermatophores *Sp. ph.*, placés dans les derniers somites du thorax, font saillie sur les appendices du segment génital.
6. Gr. 50. Femelle parasite extraite de l'hôte, *Salmacyna Dysteri* (V. pl. III, fig. 12). Elle possède encore ses antennes tentaculaires et son fourreau protecteur; ce dernier l'entoure à la façon d'une enveloppe chrysalidale. Exemple de grande taille. Profil.
- 7, 8 et 9. Le *Nauplius* issu de l'œuf: 1<sup>o</sup> avant l'éclosion; 2<sup>o</sup> libre; 3<sup>o</sup> fixé sur un hôte. Gr. 500.
7. Le *Nauplius* pris dans le sac ovigère et encore entouré par la membrane vitelline; les appendices sont formés, et la jeune larve présente de légers mouvements dans l'intérieur de son enveloppe.
8. Le *Nauplius* à l'éclosion. Vue ventrale.
9. Un *Nauplius* en voie de pénétration (V. le texte, p. 131). Le corps est à demi-engagé dans la membrane thoracique, à l'endroit indiqué sur la figure 13 par l'embryon n<sup>o</sup> 1.
- Ce stade de pénétration a été représenté à titre documentaire par la microphotographie (V. pl. VIII, fig. 1 et 2).

## PLANCHE III

## Le parasite et l'hôte

Les figures 10, 11, 12, 14 et 15 représentent des *Salmacynes* (*S. Dysteri*, Huxley) infestées par des parasites d'âges et de sexes différents, dans les diverses régions du corps. Tous les parasites sont logés dans le vaisseau ventral; c'est ce que montrent aussi les sections transversales, fig. 10 et 17.

Le système vasculaire de la *Salmacyne* est teinté en vert minéral, couleur du sang des Serpuliens en général. La couleur rouge vermillon du

- thorax des *Salmacynes* varie en intensité; les branchies sont d'ordinaire d'une teinte bleutée, pâle, quelquefois tout à fait grises, quelquefois d'un rouge très clair.
- FIG. 10. *S. Dysteri* de grande taille (Gr. 25); vue ventrale. Le Serpulien héberge deux parasites de sexes différents l'un, *Hae* ♂, plus antérieur, l'autre *Hae* ♀. Le premier, long d'environ 1<sup>mm</sup>, correspond sensiblement au ♂ de la fig. 35; le second à la ♀ de la fig. 34.
11. Gr. 30. *S. Dysteri* avec trois parasites. Vue dorsale. Le Serpulien étant supposé légèrement comprimé, et aussi à cause de la distention du système vasculaire, les Monstrillides, quoique logés dans le vaisseau ventral, paraissent situés sur le côté gauche du corps. Les deux premiers, *Hae* ♂ et *Hae*<sup>1</sup>, sont placés dans la région intermédiaire entre le thorax et l'abdomen; le troisième *Hae*<sup>2</sup> est rejeté dans la région abdominale. Tous trois seront du sexe mâle; *Hae* ♂ est nettement différencié, *Hae*<sup>1</sup> l'est un peu moins, *Hae*<sup>2</sup> ne le sera qu'ultérieurement.
- Hae* ♂ correspond sensiblement à l'embryon extrait de la fig. 35, pl. V;  
*Hae*<sup>1</sup> à celui de la fig. 32, pl. IV;  
*Hae*<sup>2</sup> à celui de la fig. 23, pl. IV.
12. Gr. 30. *S. Dysteri* infestée par un parasite du sexe femelle presque arrive au terme de son développement. Vue dorsale, mais avec la même observation que pour la figure précédente. A ce stade l'*Hæmocera* présente des mouvements de saccades qui précèdent la sortie. Ces mouvements amènent la rupture des téguments dans la partie avoisinant la pointe terminale effilée du fourreau, *F.C.* L'hôte présente une courbure caractéristique dont la concavité correspond à sa partie dorsale (v. aussi fig. 14).
- L'antéristique indique le point de sortie du parasite.
13. *S. Dysteri*. Vue dorsale. Ce dessin est destiné à montrer 1<sup>o</sup> la forme générale du corps, 2<sup>o</sup> le système vasculaire, coloré en vert par le sang, 3<sup>o</sup> la situation d'un certain nombre d'embryons issus du *Nauplius* et en voie de pénétration.

Les segments génitaux sont représentés par les signes ♂ et ♀, mais on n'a pas figuré les organes.

Les embryons parasites en pénétration sont indiqués par des numéros correspondant à ceux du texte et des autres planches; le n<sup>o</sup> 1 est l'embryon représenté pl. II, fig. 9, et par les microphotographies pl. VIII, fig. 1 et 2; le n<sup>o</sup> 2 est celui figuré pl. V, fig. 38; le n<sup>o</sup> 4 est représenté en coupe transversale fig. 39, 40 et 41, etc.

La fig. 13<sup>a</sup> est un embryon un peu plus grossi dont la situation est indiquée par le trait pointillé. Il a été dessiné d'après une préparation de *Salmacyne* montée *in-toto* et colorée. Il était situé sous les téguments et correspondait sensiblement à l'embryon des fig. 40 et 41.

La fig. 13<sup>b</sup> est un embryon dont la situation est également indiquée sur l'abdomen de la *Salmacyne*; il a été représenté d'après le vivant. Il était placé dans les téguments et montrait le pigment oculaire ainsi que les deux bandes vitellines de couleur verte (v. fig. 9, fig. 20<sup>a</sup>, 20<sup>b</sup>, etc.).

La fig. 13<sup>c</sup> montre un fragment de colonies de *Salmacynes* avec quelques

tubes d'où émergent les branchies épanouies et la région antérieure du thorax rouge vermillon. Grandeur naturelle.

FIG. 14. Gr. 30. *S. Dysteri*, infestée vue de profil. Le vaisseau ventral *v. v.*, très distendu, renferme trois parasites inégalement développés.

Le premier, *He*<sup>1</sup>, logé dans la région thoracique, est long de 0<sup>m</sup>,580, il correspond à peu près à l'embryon extrait de la fig. 32.

Le second, *He*<sup>2</sup> ♂, est un mâle presque à maturité et sur le point de devenir libre; il correspond à celui de la fig. 37, pl. V.

Le troisième, *He*<sup>3</sup>, placé dans la région abdominale, est un embryon jeune long de 0<sup>m</sup>,180 correspondant à la fig. 24.

L'astérisque indique, comme dans la figure 13, le point de sortie du parasite.

15. *Salmacynne* infestée par six parasites.

Le premier, *He*<sup>1</sup> ♂, logé dans le thorax; les quatre suivants, *He*<sup>2-5</sup> ♂ placés dans la région intermédiaire; enfin le dernier, *He*<sup>6</sup>, situé dans l'abdomen.

Les cinq premiers sont à peu près de même âge; ils sont différenciés en le sexe ♂, sensiblement au stade du ♂ de la fig. 35.

Leurs rapports sont indiqués dans la section transversale représentée fig. 16.

Le dernier, *He*<sup>6</sup>, long de 0<sup>m</sup>,240 environ, un peu plus avancé que celui de la fig. 25. Il est de pénétration plus récente ou bien il est en retard sur les précédents.

16. Coupe transversale d'une *Salmacynne* correspondant à une section analogue à celle qui rencontrerait les quatre parasites *He*<sup>2-5</sup> ♂ de la fig. 15.

Les téguments sont réduits à une même membrane. Le tube digestif *I* est comprimé dorsalement avec la lacune périintestinale *h. i.* Le vaisseau ventral *V. v.* très distendu est presque accolé aux téguments, ne laissant subsister qu'une fente représentant la cavité générale *C. g.* Les faces ventrales des parasites sont toutes orientées vers le centre du vaisseau.

Les sections de ces parasites, dessinées à une petite échelle, correspondent à des dessins de la planche VII (fig. 78, 79, 80).

17. Coupe transversale d'une *Salmacynne* infestée par une *Hemocère* ♀, et passant par la région céphalique de cette dernière, v. fig. 12. La section un peu oblique, pour le parasite, rencontre les yeux latéraux et les deux antennes tentaculaires *an*<sup>1</sup> *t.* Mêmes observations que dans la figure précédente relativement aux modifications de l'hôte.

#### PLANCHE IV

##### Développement de la forme extérieure

Les figures 21<sup>a</sup> à 32 représentent des embryons extraits de l'hôte. Pour les isoler, il suffit d'ouvrir avec des aiguilles le corps de la *Salmacynne* (de préférence en arrière des parasites, et par conséquent en avant relativement à l'Annélide, voir pl. III) et de faire sortir l'embryon par une pression légère ou par une dissociation sous la loupe. Les autres embryons sont dessinés, soit en place, soit d'après des préparations entières de *Salmacynnes* montées et éclaircies.

18. Portion antérieure de l'abdomen d'une *Salmacynne* montrant deux embryons indifférenciés longs d'environ 100 μ correspondant sensiblement à l'embryon de la fig. 22. Ils sont logés dans le vaisseau ventral *V. v.*, dilaté dans la partie qui les contient, et leur orientation est inverse de celle de l'hôte. Gr. 120.

19. Parties céphalique et thoracique antérieure d'une *Salmacynne*, montrant deux embryons très jeunes, n° 20 et n° 46, logés dans les vaisseaux de cette région du corps. Le premier, n° 20, est placé dans le vaisseau branchial au point où, débouchant du tronc commun des branchies, il contourne le cerveau. Cet embryon a été représenté agrandi dans la fig. 20<sup>a</sup>.

Le n° 46 placé dans le vaisseau latéro-dorsal est représenté par les figures 46 à 50. V. le texte p. 141.

20<sup>a</sup> L'embryon n° 20 de la figure précédente (Gr. 500) dessiné d'après les préparations de la *Salmacynne* montée *in-toto*, colorée et éclaircie. Longueur de l'embryon 55 μ.

20<sup>b</sup> Aspect sur le vivant d'un embryon de même âge que le précédent (Gr. 300), longueur 50 μ environ.

21<sup>a</sup> et 21<sup>b</sup> Embryons hémopotes sensiblement de même âge. Le premier 21<sup>a</sup>, longueur 75 μ, représenté d'après le vivant, il montre les éléments vitellins, *vit.*, émigrant dans les tentacules *an*<sup>1</sup> *t.* et des vestiges du pigment de l'œil nauplien.

Le second 21<sup>b</sup>, longueur 80 μ, représenté d'après un embryon en place dans une *Salmacynne* montée et colorée, montrant les éléments meso-endodermiques d'apparence claire sur le précédent.

Les numéros 52, 53, 54 correspondent aux sections représentées, fig. 52, 53, 54. Pl. V.

22. Gr. 300. Embryon hémopote, long de 100 μ de l'extrémité antérieure du corps à l'extrémité postérieure; vue dorsale. Les éléments meso-endodermiques apparaissent sous formes de grands éléments clairs et arrondis. Le fourreau cuticulaire est nettement apparent vers sa partie terminale (*P. c.*).

23. Embryon hémopote long de 150 μ. Gr. 140.

24. — — — 180 μ. Gr. 140.

25 et 26. Gr. 140. Deux embryons parasites, hémopotes de même dimension, au stade nauplien. Tous deux présentent l'ébauche des antennes antérieures *an*<sup>1</sup>; ils possèdent des antennes tentaculaires *an*<sup>2</sup> *t.*, très développés, le second, fig. 26, montre de plus les mandibules, *Md. t.*, transformés comme les appendices précédents en tentacules. Cette paire d'appendices n'apparaît qu'exceptionnellement.

27. Vue sagittale combinée, d'après le vivant et les coupes transversales d'un embryon parasite au stade nauplien, comme les précédents.

Les numéros 59 à 64 correspondent respectivement à la direction des coupes transversales 59 à 64, Pl. VI.

28. Gr. 140. Embryon de 300 μ de long (mesuré de la pointe antérieure du fourreau à la pointe postérieure) stade d'apparition de la première paire de membres thoraciques.

- FIG. 29. Gr. 140. Embryon de 380  $\mu$  environ. Profil.
30. Stade à peu près identique au précédent, à une échelle plus réduite (Gr. 100).  
Vue ventrale.
31. Embryon long d'un peu plus de 400  $\mu$  se rapportant à l'*Hæmocera filognarum*.  
Vue ventrale montrant les ébauches des membres thoraciques. Cet exemplaire a été représenté à cause des dimensions de la deuxième paire de tentacules *Md. I*, de seconde formation (v. fig. 26), les appendices apparaissent parfois, mais prennent rarement un aussi grand développement chez *H. Danæ*. On les retrouve parfois à l'état de vestige chez les formes presque complètement développées comme les parasites de la fig. 6 ou de la fig. 37.
32. Gr. Embryon différencié en mâle. Il montre bien la plus grande rapidité d'accroissement du fourreau cuticulaire sur le corps lui-même. Le fourreau mesure en effet une longueur de 0<sup>m</sup>850; tandis que le corps ne mesure que 0<sup>m</sup>400 de la base du rostre à la courbure abdominale. L'extrémité antérieure dentelée du fourreau est occupée par le prolongement rostral *R*, qui se résorbera; l'extrémité postérieure est occupée par le prolongement caudal, *Caud*, qui ne correspond pas à l'extrémité abdominale et qui disparaîtra par la suite.

## PLANCHE V

*Parasites âgés et embryons jeunes*

Les figures 33 à 37 représentent des parasites âgés extraits du système vasculaire de la Salmacyne; on peut les voir en place dans les différents dessins de la planche III. Ces embryons sont mesurés de la base des antennes à la courbure abdominale.

- FIG. 33. Embryon femelle de 0<sup>m</sup>420 ( $\times$  100).  
Les numéros 73 à 77 correspondent à la direction des coupes transversales représentées planche VII, figures 73 à 77.
34. Embryon femelle de 0<sup>m</sup>650 environ ( $\times$  120).  
Ce parasite correspond à peu près à l'embryon représenté en place, planche III, figure 10, *Hæ* ♀.
35. Embryon mâle de 0<sup>m</sup>650 environ ( $\times$  80).  
Le fourreau est long de 1<sup>m</sup>.
36. Le même à une échelle plus petite, représenté avec ses antennes tentaculaires *ant* très longues (2<sup>m</sup>), et les lacunes sanguines *L. I*, *L*.  
Il correspond sensiblement aux embryons annotés, *Hæ* ♂, des figures 10 et 11, en place dans leur hôte.
37. Parasite ♂ presque adulte, long de 1<sup>m</sup> de la base des antennes à la courbure thoraco-abdominale; le fourreau est long de 1<sup>m</sup>450.  
Ce parasite correspond à celui de la figure 14, marqué *Hæ* ♂.  
Les figures 38 à 54 sont relatives à la structure de l'embryon parasite en pénétration de l'épiderme au vaisseau sanguin. Ces figures sont longuement expliquées dans le texte.

- FIG. 38.  $\times$  350. Embryon correspondant au n° 2, figure 13, planche III.

Il a été dessiné en place, d'après une préparation montée *in-toto*. L'embryon a pénétré entre les deux feuillets épithéliaux de la membrane thoracique; ses éléments se sont fragmentés, le contour du corps s'est lobé; cependant il persiste encore un reste de pigment. Cet embryon était en voie de dégénérescence (V. p. 134).

39. Gr. 140. Coupe transversale passant par la région céphalique de la Salmacyne et rencontrant l'embryon n° 40-41, représenté même planche, figures 40 et 41. Il est situé entre les parois dorsales du pharynx *Ph*, et le cerveau *Cer*. Il s'y est creusé une cavité entre les neurones cérébraux; sa pénétration récente est attestée par la conservation entière de son œil en *X*. 40 et 41. Deux sections transversales de l'embryon précédent; la première, figure 40, remontrant l'œil en *X*; la seconde passant par la région moyenne (V. p. 137). Gr. 800.
42. Gr. 500. Un embryon en voie de dégénérescence (il correspond au n° 3, fig. 13, pl. III). (V. p. 135.)
43. Gr. 500. Coupe transversale d'une branchie passant par la base d'une barbule, *barb*. Le vaisseau branchial, *V. br*, renferme un embryon parasite correspondant au n° 6 de la figure 13, qui a distendu le vaisseau. Le pigment oculaire est encore présent. La partie inférieure de la section montre les grandes cellules de soutien à contenu clair de la branchie.
44. Gr. 120. Coupe transversale de la région thoracique antérieure de la Salmacyne, montrant un embryon, *Emb* n° 45, dans le coelome. La flèche indique le point de pénétration, décelé par la structure des téguments en cet endroit. (*Lire* V. v. au lieu de O. v.).
45. L'embryon précédent grossi (V. p. 138).
- 46 à 50. Structure de l'embryon à son arrivée dans le système sanguin (V. page 141 et suivantes).  
Les traits 1<sup>a</sup> à 8 de la figure 46 indiquent le nombre des coupes, 8, qui ont été pratiquées dans l'embryon; les figures 47, 48, 49 et 50 correspondent respectivement aux n° 2, 3, 5, 6.
51. Un embryon coupé selon le plan sagittal et logé dans la lacune péri-intestinale (V. p. 140).
- 52 à 54. Trois coupes transversales d'un embryon de 75 à 80  $\mu$  de long. La direction de ces coupes est indiquée par des numéros correspondants sur la figure 21<sup>a</sup>, planche IV. Gr. 500.

## PLANCHE VI

*Développement interne*

- FIG. 55-58. Quatre coupes transversales d'un embryon de 170  $\mu$  (V. fig. 6 dans le texte; fig. 22, pl. IV, embryon de 100  $\mu$ ; fig. 23, embryon de 150  $\mu$ ).
55. Gr. 500. Section passant par l'extrémité antérieure du rostre, et les deux tentacules, plongés dans le vaisseau sanguin, *V. v*.
56. Gr. 500. Section passant par le stomodœum et l'ébauche neuro-sensorielle.

Fig. 57. Gr. 500. Section passant par la région moyenne du corps, un peu en arrière de l'orifice d'invagination, délimitant l'abdomen (trait *ab* de la fig. 6, p. 154).

La cavité marquée *ab* par erreur est la cavité d'invagination et non la cavité abdominale.

58. Gr. 500. Section passant en arrière de la précédente, vers le fond de l'invagination et remontrant la cavité correspondant à l'abdomen *ab*.

59-64. Gr. 500. Six coupes transversales d'un embryon de 200  $\mu$ , au stade nauplien parasite (V. fig. 25 et 26). La direction de ces coupes transversales est indiquée par les numéros correspondants 59, 60, 61, 62, 63, 64 de la figure 27, planche IV.

65-67. Gr. 500. Trois coupes transversales d'un embryon de 0<sup>m</sup>400, correspondant sensiblement à celui représenté planche IV, figure 29. La première passe par l'extrémité antérieure, elle est indiquée par le trait *Ce* de la figure 29; la seconde passe par *Pth*<sup>1</sup>, et la troisième par le trait *ab*.

68. Gr. 380. Coupe transversale de la région céphalique d'un parasite  $\sigma$  âgé, montrant la structure et la disposition des trois yeux; *p*, pigment jauneverdâtre situé au-dessus des yeux.

69-71. Trois coupes transversales des antennes tentaculaires appartenant à des embryons de plus en plus âgés; la section, figure 69,  $\times 800$ , est empruntée à un embryon de 75 à 80  $\mu$  (V. fig. 21<sup>a</sup>, 21<sup>b</sup>; fig. 52, 53, 54); la seconde, figure 70,  $\times 500$ , est empruntée à un embryon de 0<sup>m</sup>200, et la troisième à un parasite plus âgé.

72.  $\times 120$ . Coupe transversale de la région céphalique d'une *Salmacyna Dysteri* correspondant à la figure 39, planche V.

Ce dessin est destiné à montrer la situation anormale dans laquelle s'est développé cet embryon, qui s'est logé dans les vaisseaux branchiaux contournant le cerveau. Le corps, logé à droite dans le dessin, a comprimé le cerveau de l'hôte; une des tentacules, *an*<sup>2</sup>, du parasite occupe le vaisseau branchial placé à gauche dans le dessin.

#### PLANCHE VII

##### Développement et organisation (H. Dance)

Fig. 73 à 77. Coupes transversales d'une femelle jeune de 0<sup>m</sup>400 représentée fig. 33, pl. V. Les sections sont indiquées sur cette dernière figure par les chiffres correspondants 73 à 77.

73. Gr. 500. Coupe transversale passant par le stomodeum et la bouche, ainsi que par la masse des cellules endodermiques indifférenciées.

74. Gr. 500. Coupe transversale passant par la région postérieure du céphalothorax et rencontrant les bourgeons des premières pattes thoraciques.

75. Gr. 500. Coupe transversale passant en arrière de la précédente, rencontrant les bourgeons de la seconde paire de membres thoraciques *Pth*<sup>2</sup>.

75<sup>b</sup> Un fragment de la partie *M*, plus grossie, destiné à montrer les éléments mésodermiques, les uns musculaires, les autres vacuolisés pour la production des gouttelettes huileuses de réserve.

76. Gr. 120. La section passe par la partie postérieure du thorax rencontrant la 3<sup>e</sup> et la 4<sup>e</sup> paires de pattes thoraciques chevauchant les unes sur les autres, ainsi que par l'abdomen qui s'avance en dessous d'elles.

77. Section transversale passant par la courbure thoraco-abdominale, un peu plus en arrière toutefois que ne l'indique le trait 77 de la fig. 33.

78. Gr. 380. Coupe transversale d'un jeune  $\sigma$  représenté par la fig. 35; la direction de la coupe y est indiquée par le trait 78.

79. Gr. 380. Coupe transversale d'un mâle plus âgé, presque à maturité. La direction de cette coupe est indiquée sur la fig. 37, par le trait 79. A côté, le canal déférent a été représenté avec le spermatophore *Sp. ph.*, qu'il renferme.

80. Gr. 380. Coupe transversale d'un jeune  $\sigma$ , fig. 35, indiquée sur ce dessin par le trait 80. A côté, le canal déférent *C. d.* a été représenté plus grossi.

81. Coupe transversale d'un mâle âgé (V. fig. 37, trait 81), *p* pigment.

82 à 84<sup>a</sup> et <sup>b</sup> Sections transversales d'un parasite  $\sigma$  arrivé presque au terme de son développement et correspondant à la fig. 6 de la planche II. La direction des coupes est indiquée sur ce dessin par les traits 82, 83 et 84.

82. Gr. 210. La section passe par la partie postérieure du Céphalon et rencontre l'extrémité antérieure de la première paire de pattes thoraciques. *Pth*<sup>1</sup>.

83. Gr. 210. La section passe par le troisième somite thoracique et rencontre la base de *Pth*<sup>2</sup> ainsi que l'extrémité de *Pth*<sup>1</sup>.

84<sup>a</sup> Gr. 120. La section passe par le quatrième somite thoracique, ainsi que par l'abdomen qui a été grossi dans la figure suivante.

84<sup>b</sup> Abdomen de la fig. 84<sup>a</sup> plus grossi (Gr. 380) et orienté normalement. En effet l'abdomen étant replié sur la face ventrale, son orientation dans la fig. 84<sup>a</sup> est inverse de celle du thorax.

La section passe par la base des soies génitales *S. g.* et par la partie glandulaire terminale des oviductes.

85 et 86. Gr. 140. Deux coupes transversales passant par la même région thoracique d'une *Salmacyne*, l'une, fig. 85, non parasitée et normale; l'autre, fig. 86, infestée par plusieurs embryons monstrilliens. L'on peut ainsi comparer les modifications amenées par le parasitisme sur l'hôte. Les deux traits limitent la région parapodiale dans les deux sections.

Dans la fig. 86, les embryons parasites sont tous logés dans le vaisseau ventral distendu. On en compte six, numérotés I à VI, sectionnés dans des régions différentes de leurs corps. De plus, il existe quelques coupes d'antennes tentaculaires *an*<sup>2</sup> *t.* Ils sont tous orientés la face ventrale tournée vers le centre du vaisseau sanguin.

#### PLANCHE VIII

Trois microphotographies.

Les numéros 1 et 2 représentent le *Nauplius* en pénétration. C'est la photographie à titre de document indiscutable du *Nauplius* représenté. Pl. II, fig. 9.

La première, faite à un assez faible grossissement ( $\times 35$ ) montre la *Salmacyne* après fixation, coloration et éclaircissement dans le baume.



	Pages
Le <i>Stomodeum</i> et le rudiment endodermique . . .	178
Système musculaire. . . . .	180
Organes génitaux. . . . .	181
5. Détermination du sexe . . . . .	183
6. Orientation et rapports généraux du parasite et de l'hôte. . . . .	186
7. Action du parasite sur l'hôte. Castration parasitaire. . .	187
8. Écllosion ou mise en liberté du parasite ; l'hôte après sa sortie ; coïncidence de l'écllosion et de la maturité sexuelle. . . . .	191
9. Destinée des Monstrillides adultes après la fécondation. . .	193
10. Le parasitisme chez les autres Monstrillides . . . . .	195
<b>3<sup>e</sup> partie. — CONCLUSIONS ET INTERPRÉTATIONS RELATIVES A L'ÉVOLUTION</b>	
I. Les caractères phylogénétiques et cenogénétiques du Nauplius issu de l'œuf. . . . .	197
II. La pénétration. Les éléments nouveaux et les conditions nouvelles de l'Ontogénèse. . . . .	201
III. Réaction et adaptation de l'organisme embryonnaire. . . . .	203
IV. La Réversion ontogénique ; le deuxième stade nauplien, parasite interne. . . . .	205
V. Les causes qui déterminent le parasitisme évolutif. Action des facteurs de l'Ontogénèse. L'excitation fonctionnelle. L'Hérédité. . . . .	209
VI. Le parasitisme des Monstrillides comparé à celui de quelques autres parasites. . . . .	215
Index bibliographique . . . . .	218
Explication des planches . . . . .	221

## ÉTUDES PHYSIOLOGIQUES

SUR

## LES ASTÉRIES

PAR

L. CUÉNOT

Professeur à l'Université de Nancy

Ce travail fait suite à la série de monographies physiologiques que j'ai précédemment publiées sur les Gastropodes Pulmonés et les autres Mollusques, les Oligochètes, les Crustacés Décapodes et les Orthoptères. Dans le présent mémoire, j'ai étudié, principalement chez les Astéries et un peu chez les Oursins, les amibocytes, l'excrétion, la phagocytose éliminatrice et enfin les systèmes lacunaire et périlacunaire dont l'anatomie et la physiologie sont encore mal connues.

Les espèces étudiées sont les suivantes :

*Asterias rubens* L. — *A. glacialis* L.

*Cribrella oculata* LINCK.

*Crossaster papposus* LINCK.

*Asterina gibbosa* PENN. — *Palmipes membranaceus* LINCK.

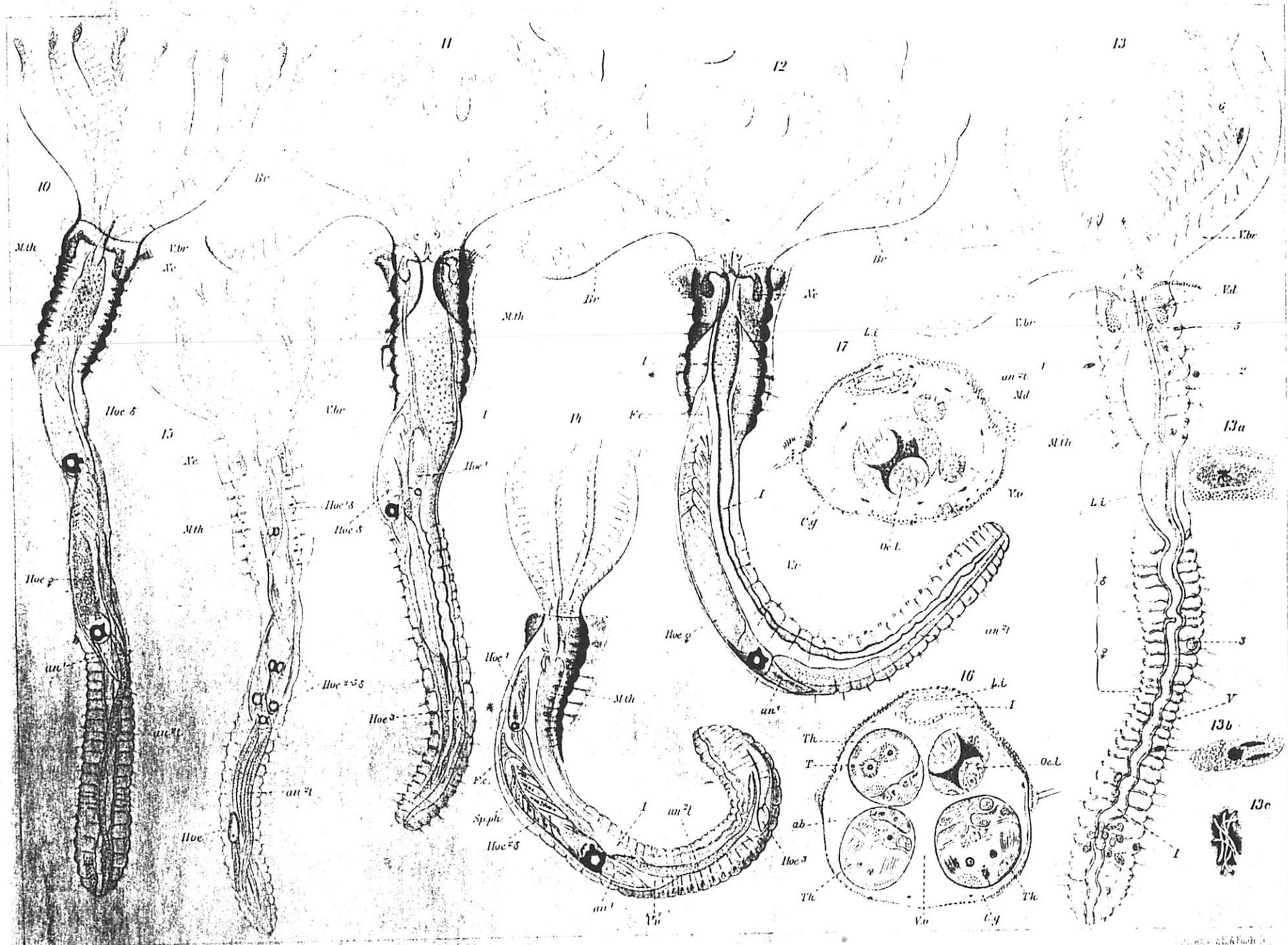
*Astropecten Jonstoni* DELLE CHIAJE.

Mes recherches ont été faites en partie à Nancy, en partie aux laboratoires de Roscoff et d'Arcachon ; que les directeurs de ces deux stations veuillent bien agréer l'expression de ma vive gratitude pour l'hospitalité qu'ils m'ont accordée très libéralement.

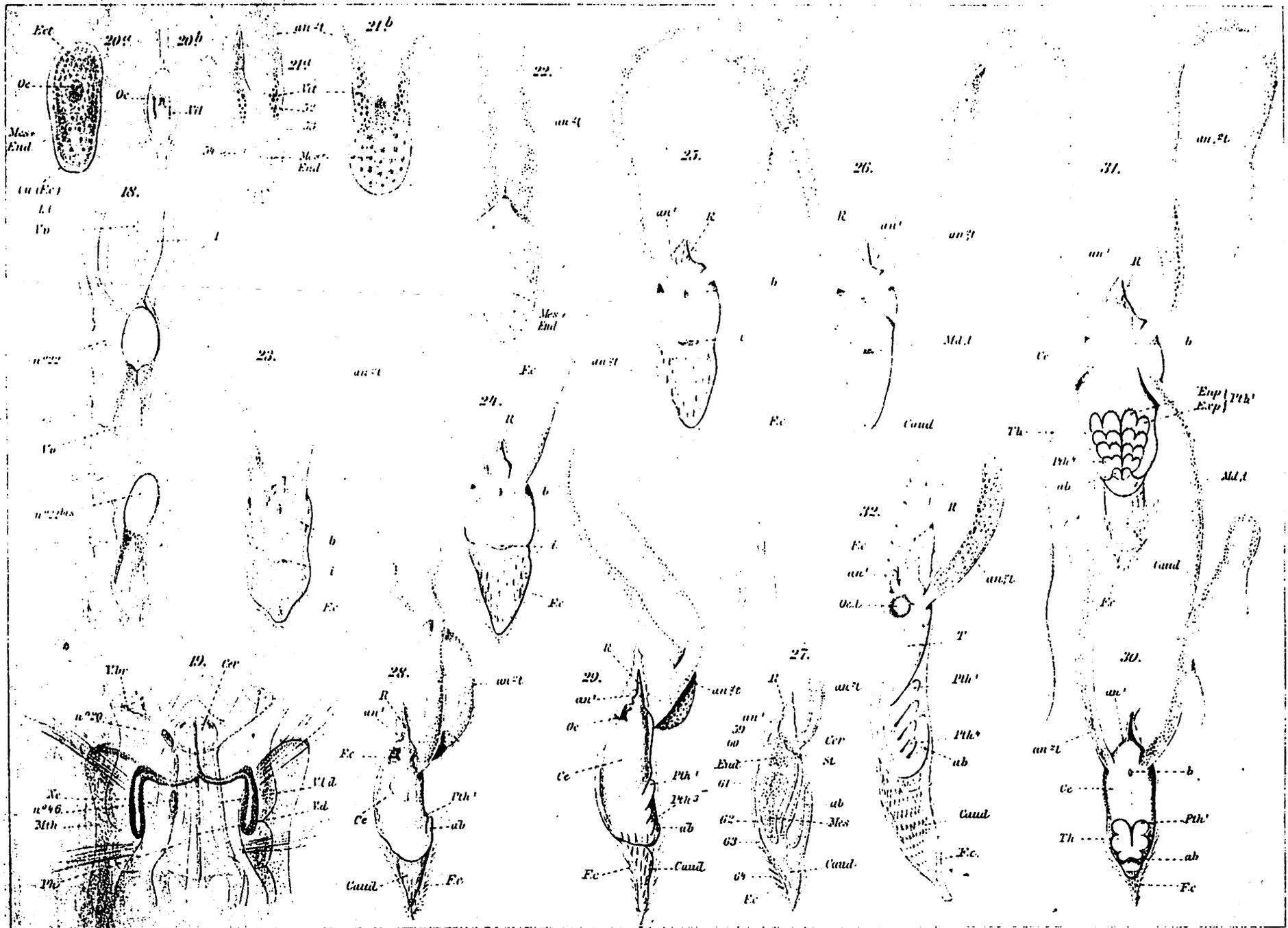








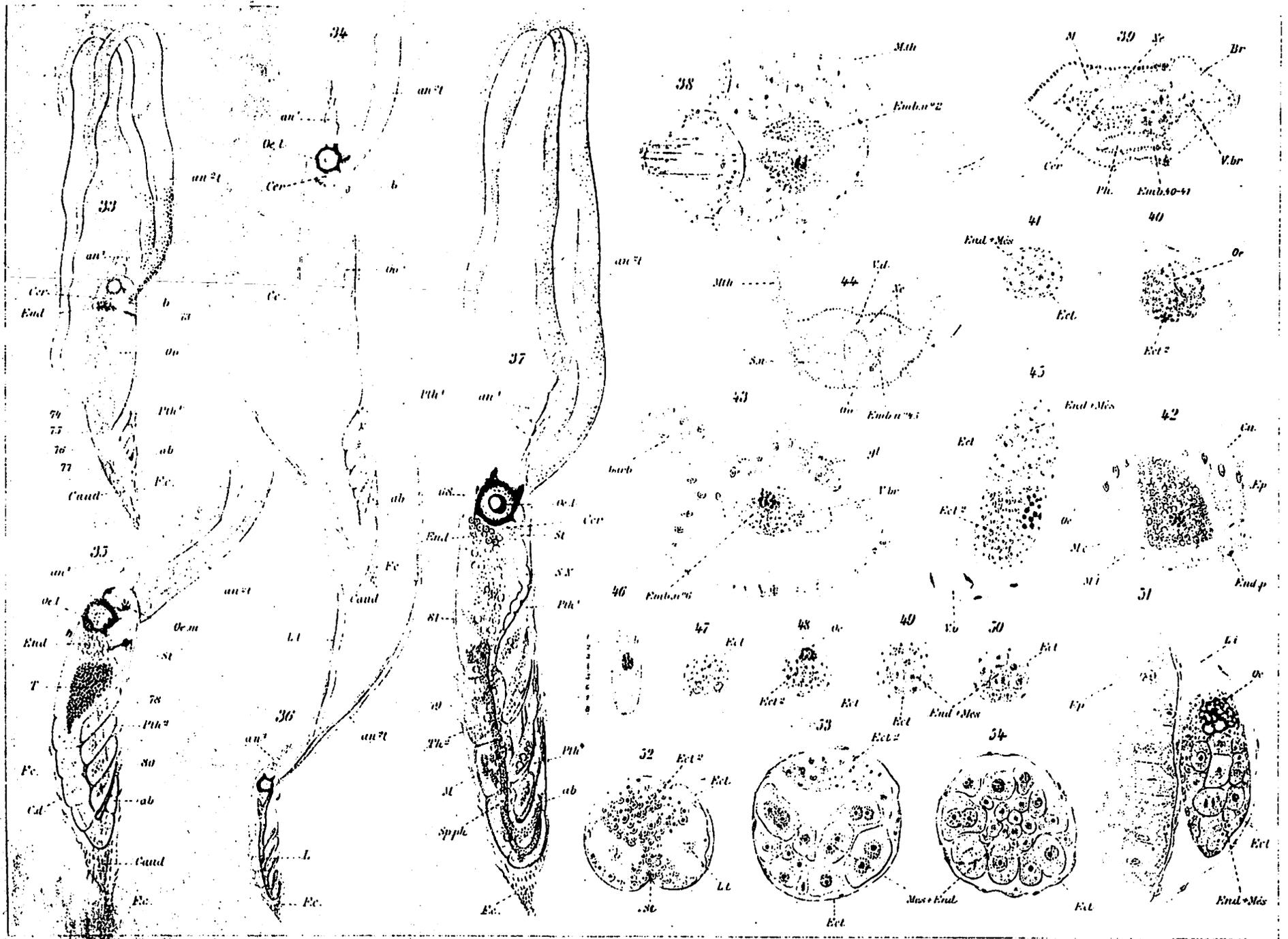
Le parasite et l'hôte.

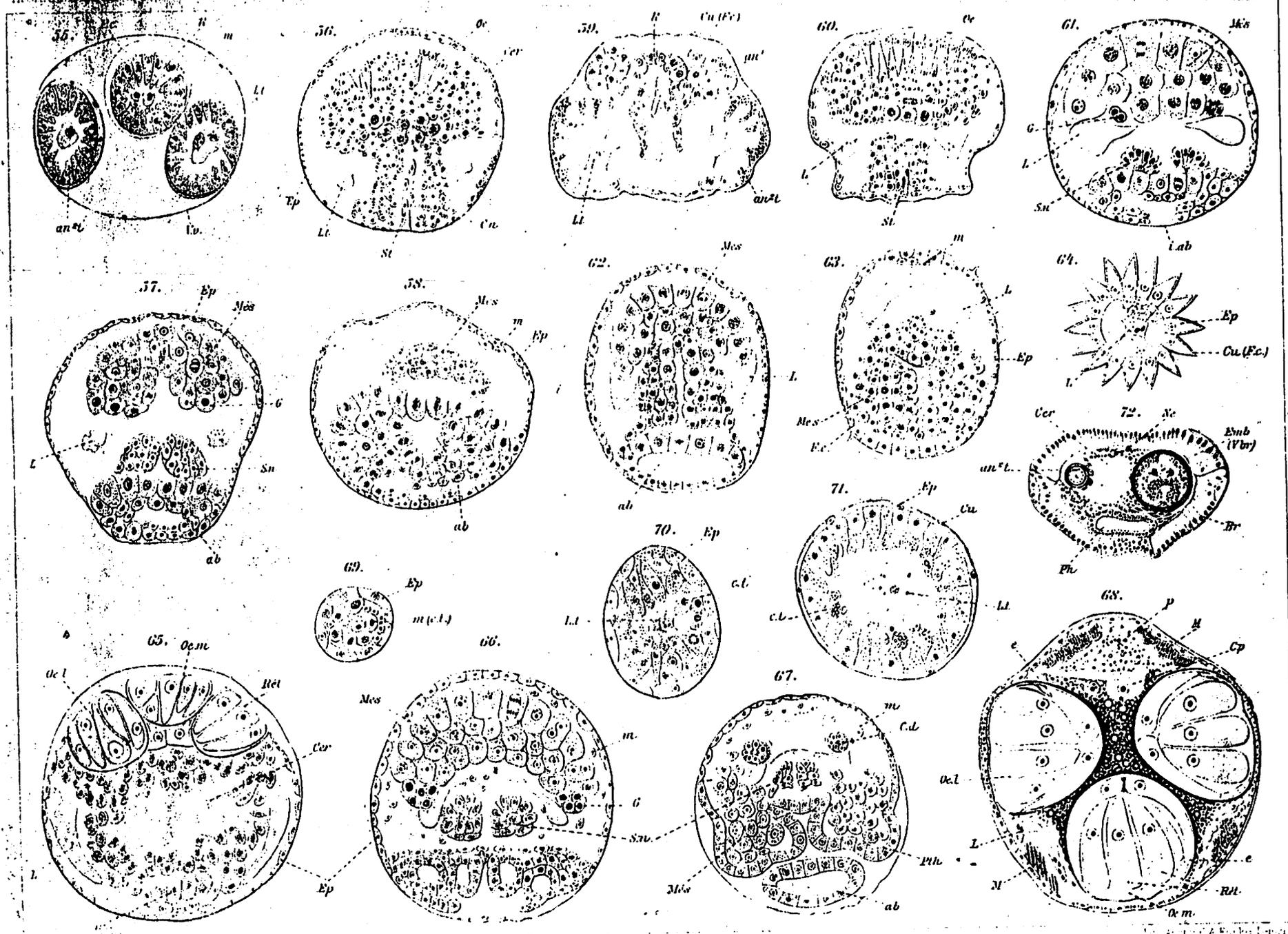


A. M. ...

The Author E. A. ...

Développement.





Développement interne.

