© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Recherches sur les Liriopsidae,

Épicarides cryptonisciens parasites des Rhizocéphales.

Par

Maurice Caullery,

Professeur adjoint à la Faculté des Sciences de l'Université de Paris.

Avec 8 figures dans le texte et la planche 26.

Je me suis proposé dans le présent mémoire, d'étudier, sous leurs différents aspects, la morphologie et l'évolution de deux Épicarides, appartenant au groupe des Cryptonisciens et qu'on peut se procurer aisément à Naples. L'un d'eux, *Danalia curvata*, est très commun sur les *Inachus scorpio*, parasités par *Sacculina neglecta*. L'autre, *Liriopsis monophthalma*, parasite du *Peltogaster curvatus*, d'*Eupagurus meticulosus*, pour être moins fréquent, peut cependant être récolté en assez grand nombre si l'on y met quelque persévérance[1].

Les travaux déjà nombreux, publiés sur les Épicarides, parmi lesquels il convient de mettre en première ligne ceux de Giard & Bonnier, ont relativement peu touché aux Cryptonisciens. Sur eux nous avons des recherches assez défectueuses de Fraisse et d'autres bien meilleures de Kossmann; ces dernières, malheureusement, sont restées à l'état de communication préliminaire; certains de leurs résultats, rectifiant des erreurs antérieures, ont même passé inaperçus des auteurs postérieurs. Un seul type, *Hemioniscus*, peut être considéré comme bien connu. Mesnil et moi (99, 01) avons pu, grâce à des matériaux abondants, élucider toute son histoire. Sur beaucoup d'autres types, constituant plusieurs familles, on n'a eu entre les mains que quelques rares exemplaires, absolument insuffisants pour interpréter les formes adultes, si déformées et, par là même, si intéressantes, au point de vue de la morphologie générale et de l'évolution. C'est ce qui m'a décidé à entreprendre des recherches suivies sur les deux formes de Cryptonisciens fréquentes à Naples.

---

[1] Les matériaux de ce travail ont été recueillis pendant un séjour à la Station Zoologique de Naples, au printemps de 1906. J'exprime ici mes meilleurs remercîments à M. Lo Bianco, qui a mis le plus grand empressement à me fournir les animaux en abondance.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Sommaire:

Ch. 1. Introduction. — § 1. Les diverses phases de l'évolution des Épicarides 584
§ 2. Remarque générale relative à la détermination spécifique des Épicarides 586
§ 3. Coup d'œil général sur les Épicarides parasites des Cirrhipèdes et des Rhizocéphales 587
§ 4. Les Liriopsidae de Naples 591
Ch. 2. Stades larvaires. — Forme mâle 596
§ 1. Larve épicaridienne 596
§ 2. Larve cryptoniscienne. — Mâle 597
§ 3. Anatomie du mâle 600
Ch. 3. Métamorphose et phase femelle 603
§ 1. *Danalia*. a. Étude *in vivo*. — Morphologie . . 603
b. Durée de la croissance 607
c. Étude anatomo-histologique 609
d. Croissance de la femelle et état adulte 613
§ 2. *Liriopsis*. a. Étude *in vivo* 619
b. Étude anatomo-histologique . . . 625
Ch. 4. Les Liriopsidae. — Les affinités mutuelles des Cryptonisciens . . 629
Ch. 5. Appendice. — Action des Liriopsidae sur les Rhizocéphales — Castration parasitaire 633
Index bibliographique 639
Explication de la planche 640

Chapitre 1. Introduction.

§ 1. Les diverses phases de l'évolution des Épicarides.

Il me paraît utile, pour la clarté de la description, de résumer, au début, les principales phases du développement des Épicarides.

Les œufs, en nombre très considérable, se développent synchroniquement, dans la cavité incubatrice maternelle. Ils éclosent sous l'aspect typique d'Isopodes, à l'état que nous appellerons, avec J. Bonnier, larve épicaridienne, dont les caractères sont très constants (v. Fig. A p. 596).

a) Cette larve est très trapue, rappelant un Sphérome; elle a, comme appendices, des antennules, des antennes, six paires de péréiopodes (le dernier segment du thorax est apode), cinq paires de pléopodes généralement biramés et des uropodes. Les pièces buccales sont déjà adaptées au parasitisme et telles quelles restent conformées chez les adultes de certains groupes. Elles sont logées dans un petit cône buccal et réduites à une paire de mandibules en forme de stylets. Cela indique que ces larves doivent prendre très rapidement, sinon immédiatement, la vie parasitaire.

b) Après leur éclosion, elles deviennent pélagiques et leur sort

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

precis est encore inconnu. Je suis porté à admettre, avec G. O. Sars, qu'elles deviennent les types connus sous le nom de Microniscidae, que l'on trouve fixés sur les Copépodes pélagiques. Toutefois Bonnier (00) regarde les Microniscidae comme une famille d'Épicarides spéciale, localisée sur les Copépodes. Les arguments que G. O. Sars (99, p. 218—220) a fait valoir, en faveur de son hypothèse, me paraissent probants et j'ai eu déjà l'occasion de les vérifier au moins partiellement. Dans cette hypothèse, les Épicarides ont un hôte provisoire (Copépode) pélagique, aux dépens duquel ils se nourrissent, par succion, grâce à la conformation de leur appareil buccal, et sur lequel ils croissent et subissent une série de mues, passant ainsi à la forme dite larve cryptoniscienne. Le parasitisme temporaire sur les Copépodes, s'il est exact, assure ainsi à ces êtres de grandes facilités de dissémination. Il est à remarquer que les pêches pélagiques fournissent beaucoup plus de Microniscien s que de larves épicaridiennes, ce qui indique probablement la courte durée de cette dernière phase, conformément à l'hypothèse de Sars[1].

c) La larve cryptoniscienne est aussi très caractéristique. Elle est plus allongée que la première; elle possède le plus souvent des yeux; les stades précédents, au contraire, sont souvent aveugles. Elle a les mêmes appendices. Les péreiopodes, au nombre de sept paires, ont le carpopodite trapu et le dactylopodite se repliant sur lui en griffe: ce caractère est plus accentué aux premières paires; ce sont des appendices de fixation à l'hôte. La larve cryptoniscienne se rencontre, quoique assez rarement, dans la pêche pélagique. Hansen (95) a montré que l'on pouvait, sur ce stade, reconnaître déjà les principales familles d'Épicarides. Sous la forme de larve cryptoniscienne, l'animal subit probablement plusieurs mues d'accroissement. Dans les Cryptoniscinae il devient sexuellement mûr; c'est le mâle.

d) C'est à ce stade que l'Épicaride se fixe a son hôte définitif. Il va s'y métamorphoser en femelle. D'après ce qu'ont montré les types bien étudiés de Cryptoniscinae, on peut considérer comme établi que dans tout cet ensemble, tous les individus sont hermaphrodites successifs. On voit, au début de la métamorphose, l'ovaire se former à l'angle antéro-interne du testicule. Chez les Bopyrinae, cet hermaphrodisme ne paraît pas exister. Certains individus évoluent définitivement en mâles, après une différenciation qui dépasse la larve cryptoniscienne. Les femelles proviennent-

[1] V. infra, post-scriptum, p. 643.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

elles de mâles cryptonisciens? je ne le crois pas. J'ai eu l'occasion d'étudier une série de larves cryptonisciennes qui venaient de pénétrer dans la cavité branchiale d'un Palémonide. Elles n'offraient aucune trace de testicule. La séparation des sexes est donc probablement la règle chez les Bopyrinae. Toutefois, Giard & Bonnier ont rencontré chez les Entonisciens, sur les femelles, outre le mâle proprement dit, des larves cryptonisciennes qu'ils regardent comme des mâles complémentaires, restant à ce stade larvaire, parcequ'ils sont dans des conditions défavorables. Il serait intéressant de faire une vérification histologique précise de ce point.

On peut donc résumer l'évolution d'un Épicaride dans les cinq phases suivantes:

1. incubation dans l'organisme maternel,
2. larve épicaridienne,
3. phase microniscienne parasite sur les Copépodes pélagiques,
4. larve cryptoniscienne libre (mâle chez les Cryptoniscinae),
5. parasitisme et métamorphose sur l'hôte définitif.

§ 2. Remarque générale relative à la détermination spécifique des Épicarides.

La détermination spécifique des Épicarides, et en particulier pour les Cryptonisciens dont il sera question ici, soulève un problème très difficile. Chaque famille d'Épicarides, d'une manière générale, est localisée sur une famille naturelle d'hôtes correspondante. Les genres sont assez aisés à distinguer. Mais, pour un genre donné, on connaît, le plus souvent, des représentants sur une série d'hôtes constituant des espèces très voisines et il est parfois impossible de trouver, entre ces parasites, des caractères morphologiques distinctifs. Il est bien certain, pour beaucoup d'Épicarides, qu'ils sont rigoureusement localisés sur une espèce d'hôte déterminée. Giard & Bonnier posent cette spécificité en principe absolu. Ils l'étendent même aux genres: à deux hôtes génériquement distincts, correspondent toujours, d'après eux, des genres différents d'Épicarides. G. O. Sars et Hansen se sont élevés contre ce principe. Il correspond à une conception de biologie générale d'une vérité certainement très étendue. D'autre part, il est non moins constant que la spécificité réciproque des parasites et des hôtes n'est pas absolument générale. On ne peut songer, dans la pratique, à faire la vérification rigoureuse de l'identité de deux Épicarides semblables, trouvés sur deux hôtes voisins A et B: elle consisterait à infecter

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

expérimentalement B par les larves du parasite de A, ce qui est pratiquement impossible. J'ai tenté un essai de ce genre, qui a malheureusement été interrompu par une circonstance accidentelle (v. infra p. 593). Reste à savoir si, même sans une valeur absolue, le principe de Giard n'est pas d'un emploi fécond. Il conduit, en effet, à mentionner nécessairement avec précision l'hôte sur lequel tout Épicaride a été trouvé. Il évite donc de mélanger dans les descriptions des données relatives à deux formes, qui, pour n'être pas morphologiquement séparables aujourd'hui, sont cependant peut-être distinctes en réalité. Il peut y avoir, par la suite, un grand intérêt à ce que les documents y relatifs aient été enregistrés d'une façon autonome. Je me rangerai donc à cette manière de faire, que pour ma part, je crois réellement légitime, et en explicitant, le cas échéant, qu'entre deux espèces différenciées par leurs hôtes, on n'a pas noté de caractère morphologique distinctif.

§ 3. Coup d'œil général sur les Épicarides parasites des Cirrhipèdes et des Rhizocéphales.

Bonnier (00) propose le groupement général suivant des Épicarides:

1. Cryptoniscinae	Fam. Microniscidae	(sur les Copépodes)[1]
	» Hemioniscidae	(» » Cirrhipèdes)
	» Cyproniscidae	(» » Ostracodes)
	» Liriopsidae	(» » Rhizocéphales)
	» Asconiscidae	(» » Mysidae)
	» Crinoniscidae	(» » Cirrhipèdes)
	» Podasconidae	(» » Amphipodes)
	» Cabiropsidae	(» » Isopodes)
2. Bopyrinae	» Dajidae	(» » Schizopodes)
	» Phryxidae, » Bopyridae, » Entoniscidae	(» » Décapodes)

Considérons les trois familles Hemioniscidae, Crinoniscidae, Liriopsidae.

1. Hemioniscidae.

Un seul genre de cette famille est complètement connu, *Hemioniscus*. Deux espèces sont signalées jusqu'ici: *Hemioniscus balani* Buch., dans *Balanus balanoides*, étudié par divers zoologistes, anatomiquement et embryologiquement (cf. Caullery & Mesnil, 01) et *H. socialis* Pérez (00, p. 491) de *B. improvisus*. Cette seconde espèce ne se distingue

[1] Pour les Microniscidae v. supra, p. 585, et post-scriptum, p. 643.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

que par son hôte et par son caractère grégaire. Chez *Hemioniscus*, le mâle cryptoniscien, en se transformant en femelle, ne subit aucune modification dans sa région antérieure, jusqu'au quatrième segment thoracique inclus. La région postérieure seule se transforme, en perdant ses appendices, se lobant et s'hypertrophiant considérablement. L'article basilaire de l'antennule et les épaulettes coxales des anneaux thoraciques sont découpés en dents longues et robustes. Les deux premières paires de péréiopodes sont trapues, les cinq suivantes plus longues et plus grêles, sensiblement semblables entre elles. Ces divers caractères du mâle ont une grande importance pour distinguer les divers groupes de Cryptonisciens.

Les Lepadidae abritent des parasites analogues, pour lesquels Giard a formé le genre *Leponiscus*. Le premier a été vu par Hesse (64) dans des »Anatifes lisses« fixés à un navire. Giard (87) signale *L. anatifae*, l'espèce de Hesse, que Gruvel appelle sans raison *L. hessi* et *L. pollicipedis*. De ces diverses formes on ne connaît que des mâles.

J'ai pu examiner un exemplaire de *L. pollicipedis*, recueilli par Giard à Concarneau en 1886. Il se rapproche beaucoup d'*Hemioniscus*. Comme ce genre, il offre des denticulations à l'article basilaire des antennules et sur les épaulettes coxales thoraciques.

Gruvel (02, p. 36—43 pl. 1) décrit et figure *L. alepadis* (parasite d'*Alepas minuta*, Banyuls et cap Bojador). Il a eu trois mâles et deux femelles. Malheureusement les indications qu'il donne, n'étant pas basées sur une connaissance suffisante du groupe, laissent beaucoup à désirer. Pour le mâle, l'article basilaire de l'antennule est mal figuré: est-il ou non denticulé? Les épaulettes coxales thoraciques ne le seraient pas. Il pourrait fort bien s'agir d'un genre distinct de *Leponiscus* Giard. Quant à la femelle, la description en est aussi incertaine. Sa déformation paraît analogue à celle d'*Hemioniscus*: cependant, d'après Gruvel, les appendices antérieurs auraient disparu. L'auteur parle de la cavité incubatrice, mais il n'a pas vu d'embryons, et je serais porté à croire qu'il n'a eu que des femelles jeunes, n'ayant pas pondu, chez lesquelles cette cavité n'était pas encore formée. Il serait à souhaiter que cette forme intéressante soit réétudiée. Sa position systématique même reste douteuse.

Dana (52, pag. 801, pl. 53 fig. 6) décrit, sous le nom de *Cryptothir minutus*, un mâle cryptoniscien trouvé dans des Balanides du genre *Creusia*. Plusieurs auteurs ont considéré le nom d'*Hemio-*

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

niscus comme un synonyme devant céder la place à *Cryptothir.* C'est là une erreur. Les figures et la description de Dana ne permettent pas de rapporter à un genre précis le parasite en question; ce peut être tout autre chose qu'un *Hemioniscus*, par exemple un *Crinoniscus*.

2. Crinoniscidae.

Cette famille a été créée par Bonnier (00) pour *Crinoniscus equitans* Pérez, trouvé à Royan dans *Balanus perforatus* Brug. Pérez (00) a décrit avec précision les deux formes larvaires (épicaridienne et cryptoniscienne) et la femelle. Celle-ci est toute différente des *Hemioniscus*. Le mâle cryptoniscien montre aussi des caractères bien distincts (article basilaire des antennules et épaulettes coxales non denticulées). Gruvel (02, pag. 36 av. fig.) a observé un *Crinoniscus* à Roscoff, dans *Bal. tintinnabulum*. Nous discuterons plus loin les affinités précises de ce type.

3. Liriopsidae.

Les Liriopsidae sont parasites des Rhizocéphales et forment un ensemble assez varié. Énumérons et caractérisons rapidement les diverses formes, afin d'en préciser la synonymie assez embrouillée.

1. Genre *Danalia*. — Giard (87) a créé ce nom pour les Épicarides parasites des Sacculines, étudiés antérieurement par Fraisse (77) et par Kossmann (84). Les espèces rencontrées actuellement sont les suivantes:

1. *Danalia larvaeformis* Giard (74) sur *S. carcini* de *Cancer mœnas*, Roscoff.
2. *D. curvata* Fraisse (77) sur *S. neglecta* de *Inachus scorpio*, Naples.
3. *D. dohrnii* Giard (87) sur *S. benedeni* de *Grapsus varius*, Naples.
4. *D. longicollis* Kossmann (80) sur *S.* sp. de *Chlorodius exaratus*, mer Rouge.
5. *D. pellucida* Giard (87) sur *S. triangularis* de *Cancer pagurus*, Le Croisic.
6. *D. lobiancoi* Gd. & Bonn. (90) sur *S.* sp. de *Portunus corrugatus*, Naples.
7. *D. ypsilon* G. Smith (06)[1] de *Galathea strigosa*, Naples.
8. *D. gregaria*, n. sp.[2] sur *S.* sp. de *Gonoplax rhomboides*, Naples.

Ici se pose la question du genre *Zeuxo*, créé par Kossmann (72)

---

[1] V. infra p. 594 pour les rapports de cette espèce avec l'hôte.

[2] Cette espèce a été trouvée l'an dernier par M. Lo Bianco et moi.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

pour *Zeuxo porcellanae*, trouvé sur l'abdomen d'une Porcellane indéterminée, et *Z. alphei*, fixé près de l'antenne d'un *Alpheus*. Ces deux formes proviennent des Philippines. Plus tard Kossmann a fait rentrer dans ce genre les types auxquels est donné ci-dessus le nom de *Danalia*. Giard, appliquant ses principes sur la spécificité des parasites, réserve le nom de *Danalia* aux parasites du genre *Sacculina* proprement dit. Les *Zeuxo* de l'*Alpheus* et de la Porcellane, étant vraisemblablement sur d'autres genres de Rhizocéphales, devraient donc constituer un genre distinct de *Danalia*. La délimitation des genres est une chose en grande partie conventionnelle. Pour ma part, je serais tenté de fonder les genres d'Épicarides sur les caractères positifs de leur métamorphose ou de leur anatomie et ne verrais aucun inconvénient à grouper dans un même genre des Épicarides vivant sur des Rhizocéphales génériquement différents. La distinction des *Danalia* et des *Zeuxo* dépendrait donc de l'existence de semblables différences. Or Kossmann, qui a étudié les uns et les autres, ne paraît pas en avoir constaté. Il y aurait donc lieu de fusionner, au moins provisoirement, ces deux genres et *Zeuxo* aurait la priorité. Mais le nom de *Zeuxo*, quand Kossmann l'a employé, était préoccupé[1] pour un Crustacé. Il faut donc conserver *Danalia* et y joindre les deux espèces de *Zeuxo*: 9. *D. porcellanae* et 10. *D. alphei*.

2. Genre *Cryptoniscus*. — F. Müller (71) a créé ce genre (qui depuis a, d'une façon heureuse, servi à former le nom d'un ensemble d'Épicarides) pour un parasite trouvé sur des Pagures porteurs de *Peltogaster*. Il a été ensuite appliqué par Fraisse (77) à une espèce trouvée à Mahon, *C. paguri*, dans des conditions d'hôte analogues, et à *C. curvatus* (*D. curvata*). J. Bonnier (00) propose de supprimer le nom de *Cryptoniscus*; il se fonde pour cela sur le principe de la correspondance des genres d'hôtes et de parasites: les Cryptonisciens fixés sur les *Peltogaster* devant être, à défaut de preuve contraire, d'un même genre, *Cryptoniscus planarioides* Müller et *C. paguri* Fraisse rentreraient dans le genre *Liriopsis* et *C. curvatus* Fraisse, fixé sur une Sacculine, dans le genre *Danalia*. Ces conclusions ne sont acceptables que pour *C. curvatus*; car l'évolution de *Liriopsis* et de ces deux *Cryptoniscus*, ainsi qu'on le verra, sont tout à fait différentes. Ces deux *Cryptoniscus* forment un type nettement distinct de *Liriopsis*, à évolution semblable à celle de

[1] Templeton, Rob., Description of a minute Crustaceous animal from the island of Mauritius (*Zeuxo*). in: Trans. Ent. Soc. London Vol. 2 1840 p. 203—207.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Danalia, avec particularités suffisantes au point de vue anatomique, pour justifier la séparation en deux genres. Je propose donc de conserver le genre *Cryptoniscus* pour les deux espèces:

1. *C. planarioides* Müller (71), sur *Pagurus* sp., parasité par *Peltogaster purpureus.*
2. *C. paguri* Fraisse (77), sur *Clibanarius misanthropus*, parasité par *Peltogaster rodriguezi.*

3. Genre *Liriopsis.* — Il est parasite des *Peltogaster.* J'étudie plus loin en détail *L. monophthalma* Fraisse, parasite de *P. curvatus* Kossmann. La première espèce décrite est *L. pygmaea* Rathke. Le mâle en a été aperçu déjà par Cavolini (1787), puis par Rathke (43)[1]. Interprété correctement par Steenstrup (54), il a été très bien étudié pour l'époque par Lilljeborg (62), qui a vu, le premier, la femelle et la larve épicaridienne. Cette espèce se rencontre sur *P. paguri* d'*Eupagurus bernhardus.*

4. Genre *Eumetor.* — Kossmann (72) a donné ce nom à un Épicaride dont la femelle reste toute entière dans la cavité palléale de la Sacculine qu'elle infeste, différant en cela des divers Liriopsidés précédents. Il n'avait constaté sa présence qu'après coup, sur des coupes de *Sacculina pisiformis* d'un *Chorinus arietis*, provenant des Philippines. Aussi n'a-t-il pu que signaler le parasite. Une forme voisine a été rencontrée récemment par Bonnier et Pérez, au cours de la croisière de la Sélika dans le golfe Persique. Pérez s'est borné jusqu'ici à la signaler (03), mais les matériaux recueillis permettront d'en étudier l'évolution. Celle de *Liriopsis* jette dès à présent un jour assez net sur ce genre *Eumetor*; ce sont évidemment deux types voisins.

Tels sont les divers Épicarides signalés jusqu'ici sur les Rhizocéphales. J'étudierai plus loin les affinités des Liriopsidae avec les autres Cryptoniscinae; malheureusement nous ne possédons sur ceux-ci que des documents assez restreints.

§ 4. Les Liriopsidae de Naples.

1. *Danalia curvata* Fraisse. Des Liriopsidae existant à Naples, *Danalia curvata* est de beaucoup le plus abondant. Fraisse (77) l'avait déjà constaté. G. Smith (06) indique que, sur 350 *Inachus* parasités par des Sacculines et recueillis au printemps, 50 avaient un ou deux *Danalia.* J'ai moi-même fait, en avril et mai 1906,

[1] Il l'a appelé *Liriope*, nom préoccupé, transformé ensuite en *Liriopsis* par Max Schultze.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

quelques statistiques. Sur 372 *Inachus* sacculinés, 155 présentaient des *Danalia*; c'est une proportion beaucoup plus forte que celle indiquée par Smith. Cela doit tenir, en partie, à ce que j'ai compté les mâles encore libres. Il n'est pas rare que plusieurs Cryptonisciens siègent sur le même Crabe. Sur les 155 parasités, cités plus haut, 20 portaient deux Épicarides, 7 en portaient trois, 3 en avaient quatre, un en avait cinq. Quand il y a plusieurs Épicarides sur le même Crabe, ils sont en général d'âges différents, s'échelonnant depuis le mâle libre ou à peine fixé, jusqu'à la femelle adulte. Dans le cas des *Danalia*, la présence d'un individu sur l'hôte n'est donc pas un obstacle au développement d'individus plus jeunes. Comme fréquemment l'*Inachus* porte plusieurs Sacculines, on voit qu'il peut être le siège d'un véritable musée de parasites. Il est à remarquer que les individus sains ont toujours la carapace d'une propreté parfaite (exception faite peut-être pour les femelles chargées d'œufs), tandis que ceux qui sont infestés sont envahis par toute une série d'organismes; ils sont souvent recouverts par des cormus d'Ascidies composées, surtout de *Diplosoma gelatinosum*. Il s'y abrite des Annélides, Sabelliens, Serpuliens, etc.[1]

La position des *Danalia* sur l'hôte est très variable. Le plus souvent, ils sont fixés directement sur le Crabe, en un quelconque des points de la surface ventrale où la chitine est mince. Un de leurs points de prédilection est à la base de la Sacculine, sur le pourtour de l'anneau chitineux qu'elle détermine sur le Crabe. Enfin un certain nombre d'individus sont fixés directement sur la Sacculine, en divers points de la surface du manteau. Dans tous les cas, néanmoins, ils doivent être considérés comme parasites de la Sacculine et non du Crabe. Cela ressort du fait que jamais on ne trouve de Cryptoniscien sur les *Inachus* non sacculinés. Je l'ai vérifié sur plusieurs centaines d'individus. A la vérité, on en rencontre parfois un, deux et même trois sur des Crabes paraissant indemnes de Rhizocéphale, mais il est facile de constater alors qu'ils en ont porté antérieurement ou qu'ils renferment une jeune Sacculine interne. C'est ce que Smith (06, p. 100) a bien établi.

Les *Danalia* sont donc des parasites de l'appareil radiculaire de la Sacculine, plus souvent que de sa masse viscérale et, en cela, ils se distinguent des types tels que *Liriopsis* et *Eumetor*, pour se

[1] J'y ai trouvé, en particulier, un *Exogone* parasité lui-même par un Monstrillide. C'est la première fois que le stade parasitaire des Monstrillides est rencontré à Naples.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

rapprocher au contraire des *Cryptoniscus* des Pagures (*C. planarioides* Müll. et *C. paguri* Fraisse). Ceux-ci, en effet, sont fixés aussi directement sur l'abdomen du Pagure, quoique effectivement parasites du *Peltogaster*.

2. 3. *D. dohrnii*, *D. lobiancoi* G. & B. D'autres *Danalia* existent à Naples, mais sont bien moins communs: *D. dohrnii* G. et B., sur *Grapsus varius* et *D. lobiancoi* G. & B., sur *Portunus corrugatus*. Je n'ai pas eu l'occasion de les observer.

4. *D. gregaria* n. sp. Par contre, sur la Secca di Chiaia, M. Lo Bianco et moi, nous avons pêché un *Gonoplax rhomboides* porteur d'une espèce de *Danalia* non encore signalée. Ce *Gonoplax* présentait deux Sacculines et dix-huit *Danalia*: onze femelles de diverses tailles, parmi lesquelles cinq étaient fixées directement à la plus grande des deux Sacculines, et sept mâles mobiles, dont cinq se déplaçaient sous la cuticule des femelles. Je ne crois pas qu'on ait signalé jamais une aussi grande abondance d'Épicarides sur un même hôte. Aucune des femelles n'était mûre; elles ressemblaient aux stades correspondants de *D. curvata*. Les mâles étaient en tous points semblables à ces derniers comme forme, pigmentation et anatomie. Il n'a donc pas été constaté de différences positives de structure entre cette forme et *D. curvata*. Cependant nous suivrons dans ce cas la règle de Giard et considérerons les *Danalia* de *Gonoplax* comme une espèce nouvelle que nous appellerons *D. gregaria*. Au reste les statistiques qui précèdent et qui portent sur un grand nombre d'individus, ne nous ont fourni, sur aucun *Inachus*, un nombre de *Danalia* approchant de dix-huit et cet état grégaire peut très bien être un caractère spécifique. J'ai malheureusement manqué de matériaux pour l'établir. Le fait que des mâles s'insinuent sous la cuticule des femelles, chez *D. gregaria*, n'a jamais été constaté chez *D. curvata* et est peut-être aussi l'indice d'une différence spécifique.

J'avais tenté d'aborder expérimentalement, sur ce cas, la question de la spécificité des parasites. J'avais pris quatre des mâles de l'Épicaride de *Gonoplax* et les avais transportés sur deux *Inachus* porteurs de Sacculines, me proposant de voir si ces mâles se fixeraient et se développeraient sur ce nouvel hôte. Malheureusement, le lendemain, je constatai que les deux *Inachus* avaient été amputés de leurs Sacculines, qui avaient probablement été dévorées par des poissons se trouvant dans la même aquarium et les Épicarides avaient disparu. Je n'ai plus eu l'occasion de répéter l'ex-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

périence. Il est bon de remarquer d'ailleurs que le cas précédent n'était pas entièrement favorable. Car, même en cas de résultat positif, comme le *Danalia* est parasite de la Sacculine, il eut fallu prouver que les Sacculines d'*Inachus* et de *Gonoplax* sont deux espèces distinctes. Giard, il est vrai, pose aussi en principe la spécificité des Rhizocéphales sur les différents Crustacés, mais la question, en fait, est encore moins tranchée que pour les Épicarides. G. Smith, le dernier auteur qui ait eu à s'en occuper (06, p. 106 et seq.), reconnaît la difficulté et, sans prétendre la résoudre définitivement, considère, au point de vue pratique, toutes les Sacculines comme des races d'une seule espèce, *S. carcini* Thomson, solution évidemment très arbitraire.

5. *D. ypsilon* Smith. Smith (06, p. 100, pl. 7 fig. 32) signale enfin, à Naples, une espèce qu'il appelle *Danalia ypsilon* et qu'il a trouvée sur *Galathea dispersa*. Cette Galathée porte parfois un Rhizocéphale, *Lernacodiscus galatheae*, mais il fait remarquer qu'il n'a jamais rencontré les deux parasites simultanément; la dissection des Galathées portant des *Danalia* n'a pas montré davantage, à l'intérieur, de Rhizocéphale à la phase interne ou de racine d'un individu disparu. Smith regarde donc comme très probable que *D. ypsilon* est devenu secondairement un véritable parasite de la Galathée. J'aurais beaucoup désiré préciser ce point très intéressant pour la biologie générale, mais je n'ai pas pu avoir de matériaux.

6. *Liriopsis monophthalma*. — Fraisse signale cette espèce à Naples sur *Eupagurus prideauxii* et sur *E. angulatus*, parasités par *Peltogaster curvatus* Kossm. Il n'en a eu que de rares exemplaires, sur plus de cent *Peltogaster* examinés. *E. angulatus*, dont il est question, est vraisemblablement l'*E. meticulosus* Roux, que plusieurs auteurs considèrent comme une simple variété d'*E. angulatus* et qui est fort commun sur les fonds sableux du Pausilippe. Quant au *Peltogaster*, Smith (06, p. 109) considère que c'est bien la même espèce qui infeste les divers Pagures cités plus haut. Il ne diffère d'ailleurs pas anatomiquement d'après le même auteur, de *Peltogaster paguri* qui siège sur *Eupagurus bernhardus* etc., dans les mers du Nord, mais qui atteint une taille plus grande (c'est sur ces derniers Pagures qu'a été trouvé *L. pygmaea*).

Les *Liriopsis* que j'ai étudiés se trouvaient sur *E. meticulosus*, mais d'après ce que je viens de dire, je les considère comme identiques au *L. monophthalma* de Fraisse. Bonnier (00, note, p. 197)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

appliquant strictement le principe de spécificité, regarde au contraire la forme de *E. angulatus* comme une espèce indépendante de celle de *E. prideauxii*.

D'avril à fin juin 1906, j'ai examiné 972 *E. meticulosus* porteurs de *Peltogaster* (un certain nombre de Pagures en portaient deux), jeunes ou adultes, provenant tous des fonds du Pausilippe. J'y ai trouvé 71 *Liriopsis*, se décomposant en

21 mâles libres, à forme cryptoniscienne,
9 femelles logées dans la cavité palléale du *Peltogaster*,
16 femelles faisant saillie au dehors, mais n'ayant pas encore pondu,
25 » » » » » , ayant déjà pondu.

Ce Cryptoniscien est relativement rare, si l'on tient compte que 972 Pagures avec *Peltogaster* représentent un bien plus grand nombre de Pagures pêchés. Dans plusieurs cas, j'ai trouvé deux *Liriopsis* sur le même *Peltogaster*.

Les rapports avec l'hôte sont très différents du cas de *Danalia*. Le mâle pénètre toujours à l'intérieur de la cavité palléale du *Peltogaster* et on le trouve en dilacérant les paquets d'œufs qu'elle renferme. C'est dans cette cavité que la jeune femelle subit toute sa croissance (v. infra p. 620). Puis, quand elle a atteint sa taille et sa forme définitives, elle tend la paroi du *Peltogaster*, dans laquelle se perce un orifice, par où vient faire saillie au dehors toute la partie antérieure de l'Épicaride. C'est dans cette région devenue externe que s'établira la cavité incubatrice. La région postérieure, au contraire, reste intra-palléale et forme comme une ancre, fixant solidement le parasite à son hôte. Kossmann seul a noté exactement cette position: les auteurs qui l'ont précédé et, ce qui est plus étonnant, ceux qui l'ont suivi (G. O. Sars, Bonnier) ont faussement considéré comme antérieure, la partie cachée dans le manteau du Rhizocéphale. Bornons nous, pour le moment, à noter que le *Liriopsis* n'est jamais fixé directement sur le Pagure, mais toujours sur le Peltogaster. Il doit en être de même d'*Eumetor*, qui reste entièrement intra-palléal, jusqu'à la fin de son existence. Le premier exemplaire trouvé par Kossmann, dans ces conditions, contenait en effet des embryons mûrs. La situation du *Liriopsis* sur le Pagure est assez constante, il fait hernie sur le *Peltogaster*, du côté concave de l'abdomen du Pagure, sa face ventrale étant appliquée contre le dos de ce dernier.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Chapitre 2. Stades larvaires. Forme mâle.

§ 1. Larve épicaridienne (Fig. A).

La larve épicaridienne des Liriopsidae a été vue antérieurement par Lilljeborg (62, *L. pygmaea*), par F. Müller (71, *C. planarioides*) et par Fraisse (77, *L. monophthalma* et *C. paguri*). J'ai étudié, à mon tour, celles de *L. monophthalma* et de *D. curvata*. Elles sont très semblables au point de vue de la morphologie extérieure, et peuvent être décrites simultanément.

Elles ne diffèrent guère que par la présence d'un tube anal assez long, se terminant à hauteur de l'insertion des soies des uropodes chez *L. monophthalma*, tandis qu'il manque chez *D. curvata*. Dans les deux cas la larve est aveugle. Elle ne présente de pigment que sur la vésicule anale piriforme. Les bords latéraux des segments thoraciques forment des pointes assez développées, dirigées postérieurement.

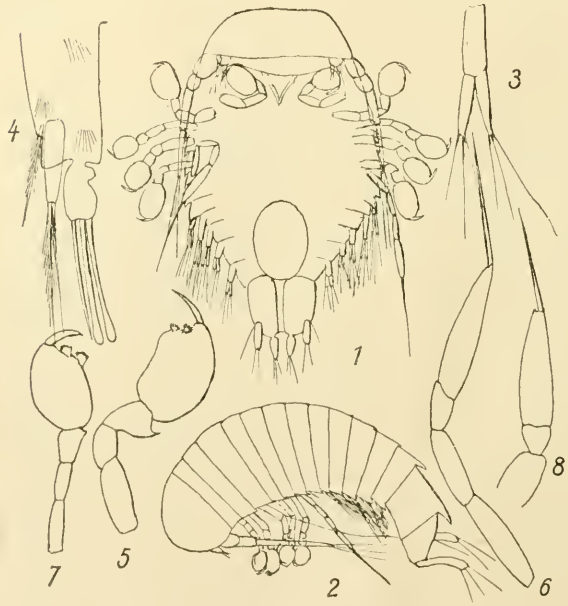


Fig. A. Larves épicaridiennes — *Danalia curvata*: 1. face ventrale; 2. de profil; 3. deuxième pléopode; 4. uropode; 5. quatrième péreiopode; 6. sixième péreiopode. *Liriopsis monophthalma*: 7. et 8. troisième et sixième péreiopodes. (G. 1 et 2 = 125, 3—8 = 320.)

Au point de vue des appendices, il y a lieu de signaler les particularités suivantes: les cinq premiers péreiopodes (fig. A 5 et 7) ont un carpopodite large et trapu, muni de deux soies en éventail, comme on en rencontre chez les divers Cryptonisciens, et un dactylopodite se recourbant en crochet sur le carpopodite. Le sixième péreiopode, au contraire, a un carpopodite grêle et un dactylopodite long et mince (fig. A 6 et 8).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Les pléopodes sont biramés et terminés par de longues soies (fig. A 3). L'exopodite de la cinquième paire est plus grêle que l'endopodite, qui d'ailleurs ne forme pas un article distinct.

Les uropodes très développés (Fig. A 4) offrent une particularité, figurée par les auteurs antérieurs et qui paraît très caractéristique des Liriopsidae: l'exopodite grêle est terminé par des soies plumeuses, l'endopodite soudé au corps de l'uropode commence beaucoup plus en arrière et porte des soies robustes s'élargissant légèrement en cuiller vers leur extrémité au lieu de s'effiler en pointe. A la base de l'exopodite, s'insère une forte soie plumeuse. Les uropodes constituent ainsi de très robustes appendices dépassant notablement l'extrémité postérieure du corps et qui, surtout sur la larve vue de profil, éveillent l'idée d'appendices disposés pour le saut. Cette disposition se retrouve dans les trois genres *Liriopsis*, *Cryptoniscus* et *Danalia*; elle est faiblement indiquée chez *Hemioniscus*, mais les figures des auteurs (Giard & Bonnier: Podasconidae et Cabiropsidae, Pérez: Crinoniscidae) indiquent nettement qu'il n'en est rien dans les groupes voisins. Il y a donc là un caractère de la famille des Liriopsidae, autant qu'on peut en juger actuellement.

§ 2. **Larve cryptoniscienne** (Fig. B).

Je n'ai pas eu l'occasion d'étudier pour les Liriopsidae les formes micronisciennes que je suppose intercalées entre la forme précédente et la forme cryptoniscienne. Celle-ci se rencontre sur l'*Inachus* à l'état de mâle complètement mûr[1]. A proprement parler ce n'est plus une larve: mais il existe des stades pélagiques plus petits et ayant la même structure. Les mâles cryptonisciens des *Danalia* et des *Liriopsis* ont le type très uniforme auquel on est habitué, avec des caractères génériques assez précis.

1. *Danalia.* — Les mâles cryptonisciens des deux *Danalia* que j'ai étudiés (*curvata* et *gregaria*) étaient en tous points semblables.

[1] Jamais je n'ai trouvé la spermatogénèse inachevée sur ces individus; au contraire, des mâles de *Bopyrus xiphias* G. & B., déjà fixés sur des femelles adultes, m'ont montré des testicules peu avancés, où aucun spermatozoïde n'était encore formé. Par contre, je n'ai trouvé aucune ébauche génitale chez des Bopyrinae venant de se fixer dans la cavité branchiale d'un Palémonide et encore sous la forme larvaire cryptoniscienne. — Ces faits montrent que, chez les Bopyrinae, le développement des produits génitaux ne commence qu'après le stade de larve cryptoniscienne, et permet de regarder le mâle des Cryptonisciens, comme une forme progénétique.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Je n'ai pas trouvé, entre eux, de caractère différentiel. Ils sont trapus (fig. B 1) et mesurent environ 1,2 mm de longueur sur 350 μ de largeur maximum. On distingue nettement les deux testicules t^1, qui sont volumineux et occupent une bonne partie de la face dorsale. En arrière, l'intestin terminal forme une large vésicule piriforme, pigmentée massivement en rouge vermillon. On constate quelques taches irrégulières du même pigment dans la région antérieure, en arrière des yeux.

Les yeux sont grands, avec un seul cristallin subsphérique.

Les antennules ont un article basilaire (fig. B 2) assez allongé suivant l'axe du corps et à bord postérieur lisse: les autres articles ne présentent pas de particularités.

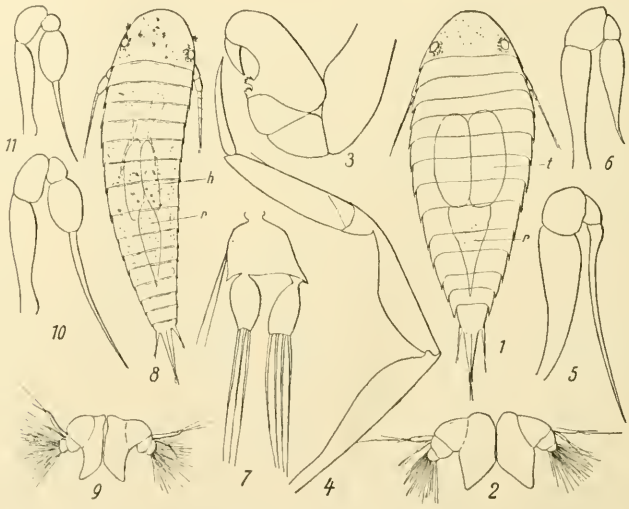


Fig. B. Formes larvaires cryptonisciennes (♂). — *Danalia curvata*: 1. face dorsale (G. 45); 2. antennules (G. 75); 3. deuxième péreiopode (G. 160); 4. quatrième péreiopode (G. 160 : 5. sixième péreiopode (G. 240); 6. septième péreiopode (G. 240); 7. cinquième pléopode (G. 160).
Liriopsis monophthalma: 8. face dorsale (G. 45); 9. antennules (G. 75); 10. sixième péreiopode (G. 240); 11. septième péreiopode (G. 240).
t, testicule; *r*, vésicule rectale; *h* sacs hépatiques.

Les antennes offrent, comme d'ordinaire chez les Cryptonisciens, quatre articles basilaires et un fouet composé de cinq articles.

[1] Fraisse (77, p. 263, pl. 14 Fig. 30) a pris ces testicules pour l'intestin et appelle testicules les amas latéraux de grosses cellules glandulaires dont il est question plus loin.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

L'appareil buccal est conforme au type habituel.

Péreiopodes. — Comme chez les autres Cryptonisciens, les deux premières paires sont trapues et courtes (fig. B 3). Les suivantes (fig. B 4) sont plus longues, le propodite est allongé, le dactylopodite également long et assez grêle. Sur le propodite de ces divers appendices, on note les deux soies en éventail caractéristiques.

Les 6e et 7e paires me paraissent pouvoir servir à reconnaître, sous cette forme, le genre *Danalia*: à la 6e, en effet, l'article terminal est d'une longueur considérable et recourbé en forme de sabre; à la 7e, il est plus court et globuleux à sa base (fig. B 5 et 6). Aux deux paires, qui sont petites, le dactylopodite est, en outre, soudé au carpopodite. C'est donc tout à fait à tort que Fraisse décrit et figure les deux derniers segments thoraciques comme apodes (78, p. 263 pl. 14 fig. 32). Smith (06, pl. 7 fig. 23) a déjà vu ces appendices.

Il n'y a pas d'épaulettes coxales denticulées.

Les pléopodes (fig. B 7) sont, comme d'ordinaire, biramés et portent de longues soies.

Si l'on se reporte aux figures très précises données par Hansen (95, pl. 3), des larves cryptonisciennes récoltées par la Plancton-Expedition, on remarquera la ressemblance de la fig. 4*d* avec le 6e péreiopode de *Danalia*: cette figure, d'après le texte (p. 30), serait le 7e péreiopode de la larve *Cryptoniscus β*: Hansen ne parle pas du 6e. Peut-être cette larve appartient-elle à un *Danalia*.

2. *Liriopsis*. — Le mâle de *L. monophthalma* (que j'ai toujours trouvé dans la cavité palléale du *Peltogaster*) a une forme générale beaucoup plus élancée que celui de *Danalia* (fig. B 8): il mesure 1 mm, sur 230 μ. Les testicules sont moins volumineux et difficilement visibles sur le vivant (v. infra). La pigmentation est très différente. Elle est d'un rouge moins vif et moins massive. Au point de vue des appendices, je me borne à noter que l'article basilaire des antennules (fig. B 9), dont le bord postérieur est encore lisse, est plus allongé que chez *Danalia*. Les 6e et 7e péreiopodes sont aussi caractéristiques: ils ont un propodite globuleux et un dactylopodite très long et effilé (fig. B 10 et 11). Ils se distinguent nettement de ceux de *Danalia*. Ils ont d'ailleurs été très bien figurés par Sars (99, pl. 100, fig. 1, *p* 6 et *p* 7; p. 243), chez *L. pygmaea*. Il y a donc là, selon toute vraisemblance, un caractère générique.

Les remarques précédentes montrent que, dans le type très

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

uniforme de la larve cryptoniscienne, les caractères qui paraissent les plus utiles, au point de vue systématique, sont l'article basilaire de l'antennule, les épaulettes coxales et les péréiopodes, particulièrement les deux premiers et les deux derniers.

§ 3. Anatomie du mâle.

Je me contenterai de quelques remarques à cet égard: les travaux antérieurs, en particulier l'étude que Mesnil et moi (01) avons faite d'*Hemioniscus balani*, en ont fixé les traits généraux, d'ailleurs très uniformes.

Tégument. — L'ectoderme peut présenter des différences d'aspect considérables, suivant que l'individu est plus ou moins éloigné du début de la métamorphose. Il est d'abord mince: les cellules sont assez grandes et par suite les noyaux éloignés les uns des autres (pl. 26 fig. 3). Au contraire, quand la métamorphose va commencer, l'ectoderme prolifère abondamment, devient épais, les noyaux sont serrés les uns contre les autres (fig. 5, 9); ces variations se rencontrent surtout chez *Liriopsis* (fig. 21, 22).

Musculature. — Je n'entrerai pas dans le détail de la disposition des muscles, très nombreux en raison de la vie libre et de l'agilité de l'animal. Cette disposition doit être très analogue à ce qui existe dans les Isopodes normaux. A ce stade, le myoplasme est entouré d'une couche assez large de sarcoplasme; les noyaux, allongés suivant l'axe des fibres, offrent un réticulum chromatique délicat. Les muscles s'insèrent directement sur la cuticule. L'ectoderme paraît interrompu au niveau de leur insertion: des noyaux de cellules ectodermiques s'observent, refoulés assez profondément. Les rapports des muscles avec la cuticule chez les Arthropodes ont donné lieu, dans ces dernières années, à d'assez nombreuses recherches. Henneguy[1] a montré, chez divers types, que la partie par laquelle le muscle s'insère sur la cuticule résulte d'une transformation de cellules ectodermiques. La différenciation de nouveaux muscles, lors de la métamorphose s'accomplit d'une manière qui semble bien indiquer qu'il en est de même ici.

Système nerveux. — Il est très volumineux et se distingue bien sur des individus colorés *in toto*. En avant des gros ganglions cérébroïdes, se trouvent deux masses de cellules ganglionnaires (fig. 1) qui servent vraisemblablement à l'innervation de la touffe

[1] C. R. Assoc. Anat. 8. Réun. 1906 pag. 133.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

de soies des antennules. Le collier œsophagien est très massif et la chaîne ventrale large, sans ganglions nettement individualisés. A ce stade, tous les noyaux des cellules nerveuses offrent un réticulum chromatique très fin (fig. 14). Les yeux ont un gros cristallin sphérique. La cupule oculaire est profonde: les noyaux des cellules rétiniennes sont disposés sur deux rangs. L'œil est enveloppé de pigment: le nerf optique est volumineux (v. fig. 1, 2, 12).

Tube digestif. — Le cône buccal et les maxilles pointues sont du type habituel chez les Épicarides. L'œsophage très mince s'élargit un peu au sortir du collier nerveux et se continue directement avec un sac large, le foie, qui se divise bientôt en deux tubes longitudinaux. Ces sacs hépatiques se présentent assez différemment suivant les genres. Chez le mâle des *Danalia*, ils sont peu élevés, écartés l'un de l'autre (fig. 3). Chez *Liriopsis* (fig. 21) et chez *Hemioniscus*, ils sont plus hauts et plus larges, se touchant à leur face interne. Leur épithélium présente comme d'ordinaire de nombreux cristaux.

L'intestin postérieur prend naissance au point où commence le sac hépatique. On le suit sans discontinuité sur toutes les coupes: mais il y a lieu de penser que son rôle au point de vue digestif est purement virtuel. C'est en effet un cordon extrêmement mince (*ip*, fig. 3, 4, 21), n'offrant souvent que deux ou trois cellules sur une coupe. Dans l'abdomen, il s'élargit et forme une assez grosse vésicule piriforme (fig. B, 1 et 8*r*), à la face externe de laquelle se dépose un abondant pigment: peut-être l'intestin terminal joue-t-il un rôle excréteur. Les sacs hépatiques sont, chez les Épicarides, à tous stades, la partie véritablement assimilatrice. La disposition décrite ci-dessus se retrouve sans modification chez *Hemioniscus* et doit être commune à tous les Cryptoniscidae.

Testicules. — Les testicules forment deux sacs, dorsaux par rapport aux sacs hépatiques, dans la moitié postérieure du thorax (*t*, fig. 3, 4 et fig. B 1). Chez *Danalia*, ils sont extrêmement volumineux, formant sur le vivant une large tache blanchâtre, bourrés de spermatozoïdes qui, après coloration, se présentent comme des bâtonnets chromatiques de 3 μ de longueur. La paroi épithéliale est mince: la spermatogénèse est entièrement achevée: elle a dû s'accomplir dans la période qui précède l'arrivée du mâle sur l'hôte: au contraire j'ai constaté, chez un mâle de *Bopyrus xiphias*, déjà sédentaire sur une femelle ayant pondu, que le testicule ne renfermait encore aucun spermatozoïde mûr. Chez

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Danalia, la partie antérieure des testicules est souvent vide de spermatozoïdes et occupée par un liquide qui se coagule assez fortement et se colore légèrement en brun par l'hémalun. Les spermiductes sont très courts et à peine individualisés. On trouve déjà, à la face antéro-externe des testicules, quelques cellules représentant le début de l'ovaire.

Chez *Liriopsis*, les testicules occupent une place analogue (*t*, fig. 21), mais ils sont beaucoup moins gros, et difficiles à apercevoir sur le vivant. On les retrouve sur les coupes, mais souvent déjà à un état de régression avancée. Par contre, l'ébauche de l'ovaire est fréquemment fort prononcée. En réalité, dans ce type, la transformation de la glande sexuelle précède un peu la métamorphose externe.

Macrocytes. — J'applique ce nom à de très grosses cellules, qui ont frappé tous les observateurs, mais qui ont donné lieu à des interprétations erronées. Elles existent chez tous les Cryptonisciens, formant, au stade mâle, deux bandes latérales aux sacs hépatiques. Plus tard, elles sont dispersées irrégulièrement dans la cavité générale. Buchholtz (66) les avait appelées, sous cette forme, »Kittdrüsen«. Fraisse (77) et Kossmann (84) les avaient prises pour des testicules. L'erreur du premier est formelle (pl. 14, f. 30). Le second donne des testicules du mâle proprement dit une description confuse et, pour les stades plus avancés, spécifie que les »Kittdrüsen« de Buchholtz sont un testicule en régression. Mesnil et moi (01) avons déjà rectifié ces erreurs. Smith (06, p. 101—102, pl. 7, div. fig., *n*) donne à ces éléments le nom de »phagocytic cells« et les considère comme servant à la résorption du testicule, lors de la métamorphose. Nous verrons plus loin que cette interprétation est inexacte. Ces cellules jouent certainement un rôle très important dans le métabolisme de l'animal. Elles emmagasinent des réserves, les restituent plus tard, sécrètent peut-être des ferments: le nom que je leur donne fait allusion seulement à leur taille.

Leur noyau, de grandes dimensions, contient beaucoup de chromatine en fins granules et condensée aussi en nucléoles: il se divise toujours, pendant la phase mâle, par amitose: ces éléments sont ensuite presque toujours binucléés: ultérieurement il ne paraît plus y avoir de multiplication nucléaire; mais il se forme peut-être de nouveaux éléments de cette catégorie.

Chez les *Danalia*, ils offrent des caractères particuliers très instructifs. Au stade mâle, ils sont en effet surchargés de grosses

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

inclusions d'aspect vitelloïde (fig. 7*a*), qui sont résorbées rapidement au début de la métamorphose (fig. 7*b*, *c*). Chez *Liriopsis* et chez *Hemioniscus*, cette particularité ne se retrouve pas, ce qui tient probablement à la manière différente dont s'accomplit la transformation.

Les macrocytes se retrouvent chez les *Bopyrus*, quoique moins nombreuses et moins différenciées. Les corps graisseux de ces types doivent en tenir partiellement lieu.

Pour achever cette description de l'anatomie du mâle, signalons le cœur à la face dorsale de l'abdomen.

Chapitre 3. Métamorphose et phase femelle.

§ 1. Danalia.

a. Étude *in vivo*. Morphologie.

Les traits généraux des transformations des *Danalia* nous sont connus par le mémoire de Fraisse (77). Plus récemment, Smith les a vérifiés (06). La métamorphose, dans le genre *Cryptoniscus*, d'après ce qu'en a vu Fraisse, doit être très analogue.

Le mâle, après des déplacements plus ou moins prolongés sur l'*Inachus*, se fixe en un point très variable: tantôt sur la surface de la Sacculine elle même, tantôt à sa base, le plus fréquemment sur l'*Inachus*. Tous les individus ainsi fixés n'atteignent pas l'état adulte: dans les élevages qui sont résumés plus loin, j'ai constaté en effet qu'un certain nombre s'arrêtaient après le début de la métamorphose. L'animal se cramponne à l'hôte par ses deux premières paires de péreiopodes qui sont courtes, fortes et crochues. A partir de ce moment, on peut le toucher, il ne se déplacera plus, quoiqu'il n'ait encore aucune soudure à l'hôte; mais il subit immédiatement des modifications internes considérables.

Elles se traduisent d'abord par une première mue très caractéristique (fig. C 1). Le tégument chitineux se détache en deux parties: une calotte antérieure, comprenant la région céphalique et l'anneau portant la première paire de péreiopodes d'une part, et de l'autre le reste du corps. Mais la deuxième paire de péreiopodes reste, tandis que tous les autres appendices sont définitivement rejetés. L'adhérence à l'hôte se fait par cette paire de péreiopodes. Toute trace d'annulation a disparu: l'animal se présente comme un petit sac (fig. C 2) cylindrique, mesurant 1,25 mm sur 400 μ. La région céphalique forme une bosse mamelonnée: les yeux ont

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

disparu ainsi que l'appareil buccal. A l'endroit de ce dernier, commence à faire saillie un prolongement tubulaire *tr*, qui va peu à peu s'allonger et percer la paroi du Crabe. La perforation ne paraît pas être mécanique; les pièces chitineuses de la bouche larvaire ont complètement disparu; il s'est formé cependant deux petits denticules nouveaux (fig. C 3'). Il doit se produire une action chimique. A Naples, en raison de l'abondance du matériel, il n'est pas très difficile de se procurer une série de stades assez complète. La trompe, *tr*, que l'animal forme ainsi, s'allonge d'abord en un tube droit (fig. C 3), qui n'atteint pas immédiatement la cavité générale du Crabe, mais en est séparé par une membrane. Puis, à l'extrémité, autour de la bouche, se différencient deux paires de lobes inégaux, de forme très constante (fig. C 4); la paire la plus petite est ventrale, la plus grande est dorsale; la bouche s'ouvre entre les deux. Cet appareil se trouve finalement dans la cavité générale du Crabe, au contact des racines de la Sacculine. Le rôle des prolongements péribuccaux[1] est vraisemblablement double: ils servent comme une ancre à fixer le parasite et peut-être aussi contribuent par osmose à la nutrition. Toutefois, cette dernière fonction

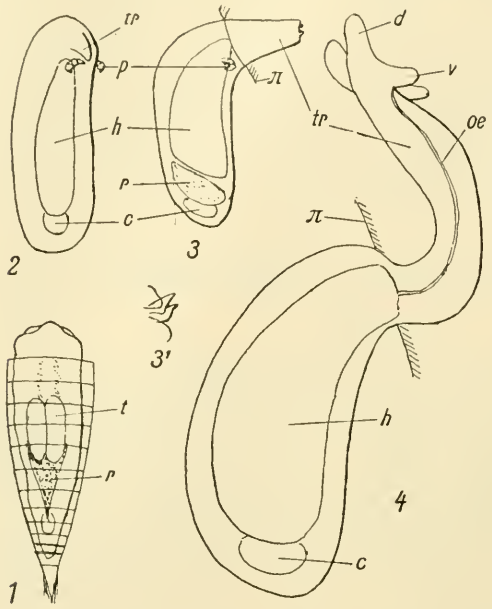


Fig. C. Métamorphose de *Danalia curvata*. 1. Individu au moment de la mue (G. 35); 2—3. individus ayant mué depuis peu (G. 35); 3'. denticules de la trompe de 3 (G. 140); 4. stade un peu plus avancé (G. 35). *t*, testicules; *r*, vésicule rectale; *h*, foie; *c*, cœur; *p*, deuxième péreiopode; *tr*, trompe; *π*, paroi du Crabe; *oe*. œsophage; *d* et *v* lobes dorsaux et ventraux de la trompe.

[1] Kossmann considère ces prolongements comme représentant les antennes, mais cette assimilation ne repose sur aucune base et ne présente guère de vraisemblance.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

est douteuse, étant donnée l'existence du tube digestif. Dans le genre *Cryptoniscus*, toute cette première partie de la métamorphose se passe de même; mais l'extrémité de la trompe se renfle en une masse globuleuse, au lieu de s'allonger en digitations; celles-ci y sont tout au plus vaguement indiquées (v. Fraisse 77, pl. 12 fig. 1; F. Müller 71, fig. 15). Si l'on étudie, sur le vivant, la trompe, au microscope, on y aperçoit l'œsophage et une série de très minces muscles longitudinaux: par leur contraction rhythmique, l'œsophage effectue de véritables pulsations assez rapides (environ une par seconde). Le parasite exerce donc une succion continue.

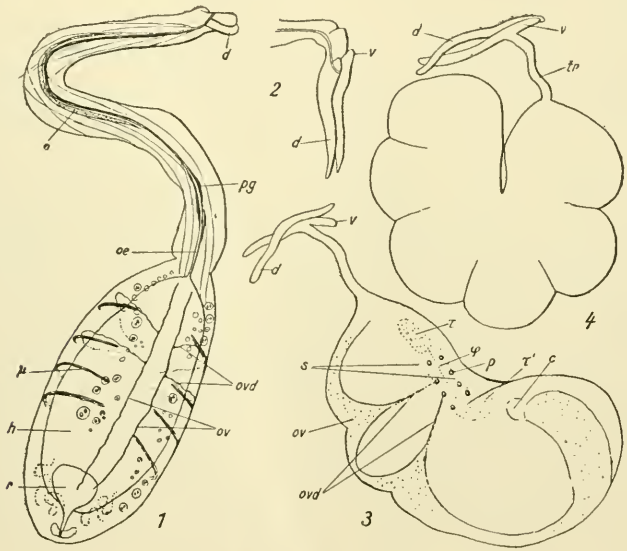


Fig. D. Métamorphose de *Danalia curvata*. 1. anatomie d'une jeune femelle vue dorsalement (G. 24); 2. extrémité de la trompe d'un stade plus avancé (G. 11); 3. femelle presque adulte, mais non recurbée en U, vue latéro-ventralement (G. 7); 4. femelle recourbée en U, de profil (G. 7).
h, foie; *r*, vésicule rectale; *ov*, ovaires; *ovd*, oviductes; *œ*, œsophage; *pg*, pigment: *n*, masse nerveuse; *d* et *v*, lobes dorsaux et ventraux de la trompe *tr*; *c*, cœur; *p*, papilles ventrales; *s* sillons longitudinaux, ébauches de la cavité incubatrice; *τ*, *τ'*, lieu de formation des orifices terminaux de la chambre incubatrice; *φ*, emplacement de la future fente longitudinale médiane de cette chambre; *μ*, muscles nouveaux.

La trompe du Cryptoniscien représente une portion assez difficile à préciser de la région céphalique. Il est à peu près impossible de faire correspondre exactement les parties avant et après la métamorphose, aussi bien pour la fraction externe du parasite que pour la trompe. Les points de repère sont très rares (v. infra p. 614).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

En tout cas, l'anneau portant le deuxième péreiopode est resté sûrement externe.

Dans sa partie extérieure, le *Danalia* forme un sac cylindrique qui va s'allonger, puis se recourber en U (fig. D). La surface, d'abord complètement lisse, porte, dans les stades avancés, quatre paires de petites protubérances ventrales (*p*, fig. D 3), qu'il me paraît difficile de considérer comme correspondant aux pattes depuis longtemps disparues. Le tégument chitineux offre aussi des lignes de renforcement, dont l'ensemble a été figuré par Fraisse. Cela détermine une vague annulation et répond d'ailleurs à une nécessité mécanique. La croissance est permise par une série de mues.

L'étude *in vivo* permet de reconnaître un certain nombre d'organes.

Organes génitaux. — La fixation se produit toujours avant que le testicule soit vidé: je suis même porté à croire que beaucoup de mâles se fixent, sans avoir fécondé de femelles. On distingue donc, pendant les premiers temps qui suivent la fixation, les deux taches blanches qui correspondent aux testicules: elles s'effacent peu à peu, la glande mâle étant résorbée par un processus que j'étudie plus loin. L'ovaire n'est visible qu'assez tard et forme alors deux cordons blanchâtres longitudinaux dans la région dorsale (*ov* fig. D 1). Ces cordons s'épaississent et se rejoignent; la bande blanche qui en résulte gagne progressivement sur les côtés. Les oviductes, au nombre de deux paires, sont visibles sous forme de deux lignes blanchâtres de chaque côté (*ovd* fig. D 1, 3). Ils s'ouvrent à la face ventrale: les indications de Fraisse à cet égard (77, p. 260, fig. 38) sont fausses. Smith les décrit sous le nom de spermathèques.

Dès le début de la fixation, le tube digestif subit un énorme accroissement: les sacs hépatiques se fusionnent (*h* fig. D 1), sont turgescents et occupent rapidement tout l'espace interne (cf. Smith 06, pl. 7 fig. 29). Leur couleur est d'un jaune rougeâtre. A l'extrémité postérieure, on retrouve la vésicule anale *r*, qui ne s'est pas modifiée et, près d'elle, le cœur *c*.

Jusqu'au moment de la ponte, la face ventrale ne présente aucun orifice, mais dès que la ponte a eu lieu (ce qui se reconnaît notamment à la couleur blanche uniforme de l'animal), il règne, sur la plus grande partie de la ligne médiane ventrale, une fente qui est l'entrée de la cavité incubatrice. Aux deux extrémités de cette fente et du côté de l'intérieur, se trouve un bouquet de filaments

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ramifiés, déjà vus par Fraisse. La cavité incubatrice occupe maintenant la presque totalité de l'animal: l'intestin est repoussé dorsalement et flétri. En réalité, l'animal ne se nourrit plus, une fois sa ponte effectuée: il se réduit véritablement au seul rôle de cavité incubatrice: des contractions de ses muscles assurent un courant d'eau qui aère les embryons. On voit des pulsations rhythmiques de cette cavité.

b. Durée de la croissance.

Nous n'avons pour ainsi dire aucun document, à l'heure actuelle, sur la durée de la croissance et de la vie des Épicarides. Cela ient à la rareté de la plupart de ces animaux, et à la difficulté de les observer de près pendant la vie ou de conserver leurs hôtes en captivité. La situation externe des *Danalia*, leur abondance à Naples et la facilité de conserver les *Inachus* en aquarium m'ont décidé à entreprendre des observations systématiques sur ce point.

Je n'ai pu recueillir de données sur les phases larvaires proprement dites, mais seulement sur les périodes qui suivent la fixation à l'*Inachus*. J'ai observé séparément et simultanément: 1º des individus depuis leur fixation jusqu'à leur ponte; 2º d'autres déjà adultes, de leur ponte à l'éclosion des embryons. La durée des diverses phases de la vie d'un animal en aquarium peut être assez différente de ce qu'elle est dans la nature, à cause du changement des conditions et en particulier de la nutrition. Mais ici il s'agit de parasites au second degré et le retentissement de ces conditions défavorables peut être supposé à priori assez faible, car il aura pour résultat immédiat d'épuiser l'hôte au profit du parasite. En outre, dans le cas particulier, les *Inachus* vivent très bien en captivité et il est facile de les nourrir. J'ai remarqué cependant que les individus parasités meurent plus vite que leurs congénères sains.

Mes observations ont été faites de la fin d'avril au milieu de juin. Chaque Crabe était l'objet d'une fiche spéciale et je les reconnaissais à des mutilations des appendices que je leur avais faites en les mettant en expérience (ablation du dactylopodite à une ou plusieurs pattes, ce qui permet, en y combinant les différences sexuelles, un nombre suffisant de combinaisons et est parfaitement supporté). Voici ce qui résulte de ces observations: 1º Les mâles restent mobiles sur les *Inachus* pendant plusieurs jours: ils quittent parfois un Crabe pour passer sur un autre. Cette phase est donc

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

bien encore libre. La mue dans laquelle ils perdent leurs appendices a lieu de 24 à 48 heures après la fixation.

2º La rapidité de la croissance offre des variations suivant les individus, probablement suivant que la position sur l'hôte est plus ou moins favorable: je l'ai vue très inégale sur deux *Danalia* fixés en même temps au même hôte (*ex*: tableau, No. 20). Voici quelques exemples de dimensions (longueurs en millimètres) observées sur une série d'individus, aux dates indiquées:

Dates	26 IV	28 IV	30 IV	7 V	20 V	22 V	26 V	5 VI	13 VI
Nos. des *Danalia*									
2	adulte, replié en U	(La ponte paraît imminente.)		(ponte effectuée)				(embryons très avancés; crabe mort)	
6	2			4	8,5	le Crabe meurt			
7	1 mue toute récente			2	4,5		8,5 recourbé	(le Crabe est mort)	
10	2,5				10		12 (adulte)		
13	(♂ libre)	(fixé)		(a mué)	2			6 (Crabe mort)	
16		(1 mue toute récente)	(le testicule n'est plus visible)	2	6,5		10,5		13 (adulte, recourbé)
20	(2 *Danalia* sur un même *Inachus*)		viennent de se fixer	ont {a mué {b	2 4		2,5 5,5	5 9	7 11 (recourbé)
23						5	6,5	10	adulte
28						2		8	
31						4		9	12 (adulte)

Il résulte de ces chiffres que la taille adulte est atteinte en 5 à 6 semaines et que le développement des œufs dure environ autant; la vie des *Danalia* sur les *Inachus* serait donc à peu près de deux à trois mois. Les différents résultats figurant dans le tableau ci-dessus sont fragmentaires, parce que presque tous ont été interrompus,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

après plus ou moins de jours, par la mort du Crabe. Dans d'autres cas, le parasite, à un moment donné, a été amputé. Il s'est trouvé d'autres fois où le *Danalia*, après la première mue, n'a subi aucune croissance, sans doute parce qu'il était mal placé pour sa nutrition. Enfin ceux qui étaient arrivés à l'état adulte dans l'aquarium, n'ont pas pondu, probablement parce que, faute de la présence de mâles, ils n'ont pas été fécondés.

c. Étude anatomo-histologique.

D'une manière générale, les transformations internes des *Danalia* sont tout à fait parallèles à celles que Mesnil et moi (01) avons observées dans la métamorphose d'*Hemioniscus*. Mais elles ont une ampleur et un aspect particuliers, du fait de la régression de la partie antérieure, qui conservait chez *Hemioniscus* sa disposition larvaire inaltérée.

Passons en revue successivement les principaux organes.

Ectoderme. — Dès la fixation et probablement dans les derniers temps de la vie libre, l'ectoderme subit une prolifération très active (fig. 4, 5, 9) et devient un épithélium compact, à noyaux très serrés, chromophiles, avec karyokinèses nombreuses indiquant une prolifération rapide. A l'endroit des insertions musculaires, l'ectoderme prolifère en les contournant et en s'enfonçant, laissant ainsi momentanément extérieures les extrémités périphériques des muscles (cf., fig. 22, *Liriopsis*). La prolifération ectodermique est particulièrement active dans la région céphalique et autour de la bouche. Elle est la préparation à la mue.

Musculature. — La musculature du mâle subit, après la fixation, une histolyse considérable et probablement même complète. Elle est corrélative de la disparition des anneaux et des appendices. Le mécanisme de cette histolyse est difficile à saisir avec précision. Sur des mâles fixés très récemment, où les modifications des organes sont à peine ébauchées, on constate, dans la plupart des muscles, une dégénérescence des noyaux: les dimensions de ceux-ci sont réduites, leur contenu se colore d'une façon compacte, la forme des fibres et des faisceaux n'est pas altérée. Un peu plus tard, mais encore avant la mue, les masses musculaires de la tête et des premiers anneaux thoraciques se montrent libres dans la cavité générale, sous forme de gros sarcolytes gonflés: leurs noyaux sont maintenant à l'état de petites masses en pycnose (fig. 8, 9, *σ*). Il y a, au moment de la mue et pendant la croissance de la trompe,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

une assez grosse accumulation de ces sarcolytes libres dans la région antérieure: la régression des muscles dans les anneaux suivants est moins brusque. Au voisinage de ces sarcolytes, ou accolés à eux, il n'est pas rare de voir des amœbocytes, qui sont très probablement des phagocytes (fig. 8, *ph*?): on trouve aussi un certain nombre de sarcolytes englobés par ces phagocytes (fig. 11). La disparition des muscles larvaires est donc due à un phénomène phagocytaire, mais l'intervention de la phagocytose ne paraît pas être le processus initial de la régression. Quant à la destinée définitive des matériaux englobés par les phagocytes, je n'ai pu la décider d'une manière absolument sûre; dans la région où étaient accumulés les sarcolytes, on observe pendant assez longtemps une agglomération notable de masses pigmentaires: elle provient en partie de la régression des yeux, que nous verrons plus loin, mais elle doit aussi, pour une part, représenter les muscles disparus: il est à remarquer du reste que, chez *Danalia*, il y a toujours accumulation de pigment dans les points où il y a eu histolyse; quelquefois on voit, dans le même phagocyte, à la fois du pigment et des sarcolytes (fig. 8).

A côté des phénomènes d'histolyse musculaire précédents, on assiste à une histogénèse non moins ample. Il se reconstitue en effet à ce moment, toute une nouvelle musculature, qui attire immédiatement l'attention sur les coupes. Ces muscles en formation se présentent sous forme de piliers, dont la surface est littéralement couverte de noyaux serrés les uns contre les autres (*μ* fig. 5, 6, 8, 9; fig. 10). Ces noyaux se multiplient certainement avec rapidité et cependant on n'aperçoit aucune karyokinèse: la prolifération nucléaire se fait probablement par division directe, peut-être même par division multiple, rappelant celle que Pérez a rencontrée dans des circonstances analogues, pour l'histogénèse des muscles imaginaux des Insectes (Muscides, Fourmis). Le myoplasme de ces nouveaux muscles a beaucoup d'affinité pour l'hémalun, ce qui permet de les distinguer immédiatement des anciens. Cette histogénèse est très précoce et très rapide. Elle débute aussitôt la fixation et marche très vite. On peut distinguer deux principaux groupes de muscles qui se forment alors: dans la région céphalique, juste au dessous de l'ectoderme, dorsalement, de part et d'autre de la ligne médiane, quatre paires de muscles longitudinaux (*μ* fig. 5 et 8), ce seront les muscles de la trompe, ceux qui assureront les pulsations de l'œsophage: en arrière, se montrent quatre paires de muscles dorsaux-ventraux, qui sont les plus apparents sur le jeune *Danalia* méta-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

morphosé (μ fig. D 1). Ces nouveaux muscles s'arrêtent à la face interne de l'ectoderme qui est parfaitement continu, conformément à l'opinion d'HENNEGUY. Un peu plus tard, on voit les noyaux des cellules ectodermiques s'écarter à cet endroit et les fibrilles atteignent la cuticule chitineuse.

Système nerveux. — Il est le siège d'une histolyse très rapide et très complète. Elle se manifeste d'abord par une pycnose des noyaux (fig. 15) qui, chez le mâle, avaient un réticulum chromatique très délicat (fig. 14). Cette dégénérescence atteint en premier lieu les portions dorsales par rapport à l'œsophage et la partie postérieure de la chaîne ventrale: elle ne touche guère la partie initiale de celle-ci. Avant même que la mue se soit effectuée, ces transformations sont accomplies. Dans la région céphalique, la substance fibrillaire des ganglions est disloquée et on remarque à son intérieur des noyaux en bon état, que j'interprète comme appartenant à des phagocytes. Les noyaux en pycnose se retrouvent, pendant assez longtemps, libres dans la cavité générale (γ fig. 8); je n'ai rien noté de positif quant à leur disparition.

La régression des yeux a lieu en même temps que celle du système nerveux.

Les cupules optiques (fig. 12) sont rétractées à l'intérieur de la tête. On voit les cellules qui les composent se dissocier, les noyaux subir la pycnose (fig. 13) et on les retrouve longtemps à cet état. Le pigment de la face postérieure de l'œil subsiste à l'état de masse plus ou moins compacte, au voisinage des sarcolytes et des résidus de leur transformation; ce pigment est englobé par des phagocytes (fig. 13). Probablement d'ailleurs, toutes les masses pigmentaires ainsi constituées ne proviennent pas des yeux, mais de la transformations de tissus phagocytés. Il ne subsiste donc du système nerveux qu'une partie de la chaîne ventrale: nous la retrouverons plus loin.

Tube digestif. — Les modifications du tube digestif, lors de la métamorphose, sont non moins considérables que pour les organes précédents. Les stylets chitineux de l'appareil buccal du mâle sont rejetés à la première mue après la fixation. L'ectoderme prolifère abondamment au voisinage de la bouche et celle-ci devient tout à fait antérieure: dans l'œsophage, on note de nombreuses karyokinèses, indiquant un allongement rapide pour former la trompe. Quant aux sacs hépatiques, ils subissent immédiatement un accroissement considérable comme le montre la place qu'ils occupent maintenant sur les coupes (fig. 4). Ils se fusionnent en une cavité unique

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

(fig. 6): la paroi est constituée par de grandes cellules à noyau lobé et toujours riches en cristaux. L'intestin postérieur ne participe pas à cette croissance: sa continuité avec l'intestin moyen est rompue et la vésicule anale subsiste isolée. Le tube digestif proprement dit est donc aveugle. Au point de vue physiologique, il devait déjà en être de même aux stades larvaires.

Les macrocytes, pendant la métamorphose, ont perdu toutes les réserves dont elles étaient chargées et offrent maintenant un protoplasma granuleux, sans inclusions (fig. 7 *c*). Ce sont évidemment ces réserves qui ont fourni les matériaux pour toutes les transformations précédentes: l'animal ne peut en effet rien ingérer, à cause de la régression de ses pièces buccales, tant que ses relations définitives avec l'hôte ne sont pas établies. Il y a là une particularité spéciale aux *Danalia* et qui explique la structure des macrocytes au stade mâle. Par la croissance des sacs hépatiques, elles sont refoulées peu à peu dorsalement.

Appareil génital. Les testicules, au moment où l'animal se fixe, sont presque toujours encore gonflés de spermatozoïdes. Leur paroi est, comme je l'ai dit, assez mince et sur son bord supéro-interne, on aperçoit déjà deux bandes de cellules qui sont le début de l'ovaire (*ov*, fig. 4, 6, 17). La résorption des spermatozoïdes commence immédiatement. Elle se traduit d'abord par une agglutination en petites masses à la périphérie (fig. 4). Puis la paroi devient graduellement épaisse, les cellules présentent un contenu vacuolaire très clair, dans lequel sont des paquets de spermatozoïdes plus ou moins nombreux (fig. 16). Il semble donc bien que ce soient les éléments pariétaux mêmes du testicule qui effectuent la destruction phagocytaire de son contenu: il est cependant impossible d'affirmer qu'aucune cellule étrangère ne se joint à eux, par exemple des amœbocytes. Mais en tout cas, ils ne passeraient pas dans la cavité même du testicule, où l'on ne voit rigoureusement aucun élément autre que les spermatozoïdes, non agglutinés en général, et ceux-ci disparaissent par une fonte sur place. Le processus gagne graduellement vers le centre de l'organe, de sorte que la paroi, tout en s'affaissant, devient de plus en plus épaisse. On retrouve quelques derniers spermatozoïdes, dans les cellules pariétales claires, longtemps encore après la métamorphose (fig. 17). Ces faits correspondent exactement à ceux que Mesnil et moi (01) avons déjà décrits chez *Hemioniscus*. Smith (06) attribue la résorption des spermatozoïdes à l'action des macrocytes, qu'il appelle »phagocytic

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

cells«. Sur ce point, je suis en désaccord formel avec lui. Les macrocytes restent toujours extérieures au testicule et ne pourraient avoir sur lui qu'une action à distance dont on ne voit aucune preuve. En tout cas, jamais elles ne renferment de spermatozoïdes. Il n'y a donc aucun fait positif, en faveur de leur rôle phagocytaire. Dès les premiers temps qui suivent la fixation, avant même la mue, se forment les deux paires d'oviductes, comme chez *Hemioniscus*, par deux paires d'invaginations ectodermiques ventrales (cf. *Liriopsis*, fig. 22 *ovd*) qui se portent très rapidement, par les côtés, vers la ligne médiane dorsale, où se fait le raccordement avec les ovaires. Ce raccordement s'effectue d'abord par l'intermédiaire de ce qui subsiste du testicule: la continuité s'établit ensuite.

Le tableau p. 608 montre que l'ensemble des transformations précédentes s'accomplit en un laps de temps de huit à douze jours.

D'après ce qui précède, on voit que les *Danalia* offrent un exemple remarquable, pour l'ampleur des phénomènes d'histolyse. Je regrette de n'avoir pu en élucider plus complètement le mécanisme: autant que j'ai pu en juger, la phagocytose y joue un grand rôle, mais les phagocytes n'interviennent pas d'une façon primitive, au moins pour certaines catégories d'organes, telles que les muscles. Les résidus finaux de ces transformations paraissent être des masses pigmentaires qui s'observent dans les points où il y a eu destruction, assez longtemps après. J'ai le désir, si les circonstances me le permettent, de reprendre sur de nouveaux matériaux l'étude de ces transformations.

d. Croissance de la femelle et état adulte.

Les transformations qui remanient complètement l'organisation des *Danalia* peuvent être considérées comme terminées quand la portion externe mesure environ deux millimètres de longueur, c'est à dire, à peu près huit à dix jours après la fixation. Il ne reste de nouvel organe à acquérir que la cavité incubatrice, qui apparaît tard. Il suffira donc de quelques remarques.

Le système nerveux est peut-être l'organe qui offre les faits les plus intéressants. Sur des femelles dont la métamorphose vient de s'achever, on trouve une portion de chaîne nerveuse ventrale, à hauteur de la partie postérieure de l'œsophage: en avant et en arrière, tout a été histolysé. A un stade un peu plus avancé, on y trouve des karyokinèses, témoignant d'une réorganisation.

Chez de jeunes femelles mesurant deux à trois millimètres (non

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

compris la trompe), cette chaîne est localisée dans la moitié postérieure de la trompe (*n* fig. D 1 et fig. 18, 19). Elle y forme un cordon allongé, plus étroit que l'ancienne chaîne de la larve, allant en s'effilant aux extrémités et se terminant, en arrière, nettement en avant du sac hépatique. Je n'ai pu trouver aucune masse nerveuse qui fût dorsale par rapport à l'œsophage et qui constituât des ganglions cérébroïdes.

Sur les individus adultes ou sub-adultes, la chaîne nerveuse est placée bien plus en arrière: on n'en trouve plus trace sur les coupes de la trompe, et, au contraire, elle existe à hauteur de la portion antérieure du sac hépatique: elle a d'ailleurs notablement augmenté de diamètre.

Ces changements de position sont, à mon avis, très intéressants: ils ne tiennent évidemment pas à un déplacement actif de la chaîne nerveuse, mais à des différences de croissance des parties de l'animal et aussi, sans doute, à une résorption de l'extrémité antérieure de la chaîne. Cela montre en outre combien il est difficile de faire correspondre les parties avant et après la métamorphose: on aurait pu supposer que le système nerveux offrirait de bons repères et on voit qu'il n'en est rien. Le cheminement de la masse nerveuse en arrière est sans doute en corrélation avec le fait que, dès la ponte des œufs, les fonctions de l'animal se réduisent à la ventilation de la cavité incubatrice, par des contractions musculaires rhythmiques: le système nerveux se trouve rapproché de la partie active de l'organisme à cette période.

Au point de vue de la morphologie générale, la forme de la régression du système nerveux me paraît aussi surprenante. On est habitué à voir le parasitisme amener une régression de cet organe, mais ce sont toujours les ganglions cérébroïdes qui persistent en dernier lieu. Au contraire, ici, nous les voyons disparaître complètement, tandis qu'une partie des centres ventraux subsiste. Le fait est en lui même indiscutable, il a été constaté sur de nombreux individus à divers stades; cela montre, une fois de plus, combien le groupe des Épicarides est intéressant au point de vue général, par la variété des transformations qu'il présente, suivant la façon dont le parasite s'adapte à l'hôte.

Sur de très jeunes femelles, on observe, vers le milieu de la longueur du cordon nerveux et étroitement uni à lui, deux vésicules (fig. 18 et 19, *v*); plus tard, sur des adultes, on trouve, de chaque côté de la chaîne nerveuse, une masse de tissu qui

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

paraît en provenir. La signification de ces productions reste obscure.

Passons aux autres organes.

Le tube digestif ne subit que des modifications de croissance. Le sac hépatique occupe bientôt la presque totalité du volume de l'animal et est turgide; les cellules qui le constituent sont grandes, renferment de nombreux cristaux, leurs noyaux sont profondément lobés: son développement considérable rejette vers la face ventrale le cœur et la vésicule anale. Autour de l'anus, viennent déboucher des tubes assez longs, formés par un épithélium à cellules grandes et élevées et qui se sont formés tardivement (fig. 20). Je ne vois pas quelle est la signification de cet organe.

Les macrocytes sont maintenant dispersées sans ordre. Je ne crois pas qu'on puisse les considérer comme en dégénérescence ainsi que le fait Smith. Elles ne paraissent pas se multiplier mais elles subsistent.

J'ai signalé les changements d'aspect de l'ovaire *in vivo*. Au point de vue histologique, il forme deux cordons dont les éléments, au début, sont très petits et ont beaucoup d'affinité pour l'hémalun: ils se multiplient avec beaucoup de synchronisme: on les trouve simultanément en division. Au bout d'un certain temps, autour de chaque ovule, se distinguent un certain nombre de cellules folliculaires. A partir de ce moment, les ovules grossissent: le noyau ne forme jamais une vésicule germinative volumineuse et se flétrit d'assez bonne heure, pendant que le vitellus se dépose sous forme de sphérules relativement très grosses: en même temps, les cordons ovariens s'allongent et se replient, ils arrivent finalement à former une masse dorsale continue.

Les oviductes ont un épithélium élevé: dans leur lumière, se trouve, sur les coupes, un coagulum assez dense. Conformément aux observations de Kossmann, la fécondation se produit assez tard et doit précéder d'assez peu la ponte. Les spermatozoïdes sont en masse compacte.

Cavité incubatrice. — L'étude de la formation de la cavité incubatrice était un des points que je m'étais spécialement proposé d'étudier. Elle se présente, en effet, d'une façon tout à fait particulière dans les Cryptoniscinae et réclamerait, chez les diverses familles, une étude soignée. Tandis que, chez les Bopyrinae, elle est constituée par des lamelles dépendant des appendices et comparables aux oostégites des Isopodes libres, chez les Cryptoniscinae, ces lamel-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

les ne paraissent pas exister. Peut-être sont-elles encore représentées à l'état rudimentaire chez les Podasconidae, d'après ce qu'ont vu Giard & Bonnier (95); mais, pour une interprétation sûre, il faudrait des matériaux plus abondants et plus jeunes que n'en ont eu ces auteurs. Il en est de même pour les Cabiropsidae, et aussi pour les Cyproniscidae et les Asconiscidae, tous types dont on n'a eu jusqu'ici que très peu d'exemplaires. La question est plus avancée pour les Hemioniscidae et les Liriopsidae. La formation de la cavité incubatrice d'*Hemioniscus* a été étudiée par Buchholtz (66) et par Kossmann (84). Mesnil et moi (01) avons repris cette question et rectifié les résultats des auteurs précédents. Nous avons établi que la cavité incubatrice d'*Hemioniscus* (qui, par une exception tout à fait surprenante, est complètement close) se forme aux dépens d'un épaississement plein de l'ectoderme ventral: elle se creuse ensuite par une sorte de délamination ou d'invagination rudimentaire (cf. 01, p. 338—340, pl. 18 fig. 50—68). Les orifices des deux paires d'oviductes, d'abord externes, se trouvent englobés dans la cavité.

Chez les Liriopsidae et les Crinoniscidae, la cavité incubatrice communique avec le dehors par une fente ventrale médiane et, à l'intérieur, aux deux extrémités, existe (chez les Liriopsidae) un faisceau de digitations ramifiées décrit par Fraisse (77): un courant d'eau très actif y est entretenu pour l'aération des embryons, par la contraction de muscles spéciaux. Fraisse avait fait la grosse erreur de regarder cette cavité incubatrice comme étant la cavité générale: cette erreur a été d'ailleurs relevée par Kossmann (84, p. 466) qui a, en outre, donné une description précise du développement de la cavité incubatrice. Je tenais à la vérifier, ayant antérieurement trouvé pour *Hemioniscus* des résultats un peu différents de ceux de cet auteur. J'indique immédiatement que mes observations sont, dans leurs grands traits, d'accord avec celles de Kossmann.

La formation de la cavité incubatrice passe inaperçue, parce qu'elle se fait sous la cuticule chitineuse: elle est achevée quand se produit la dernière mue. Elle débute tard, quand le *Danalia* commence à prendre la forme en U. A ce moment, on distingue, à la face ventrale, quatre paires de papilles saillantes (*p* fig. D 3), sur deux de ces paires débouchent les oviductes, et c'est à ce moment que se produit la fécondation.

Le développement de la cavité incubatrice doit être étudié sur des coupes transversales. Il se produit d'abord une modification

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

de l'ectoderme, autour des papilles sur lesquelles débouchent les oviductes: l'épithélium devient cylindrique et élevé: au bord latéral de cette portion ainsi modifiée, se dessine un sillon longitudinal (*s* fig. E 5) qui va s'étendre. Peu après le début de cette différenciation, il s'en fait une analogue, sur une assez large plage ventrale médiane, en arrière de la ligne des orifices des oviductes postérieurs. L'ectoderme s'épaissit (fig. E 1), prolifère activement, présente beaucoup de karyokinèses. Il ne tarde pas à se festonner (fig. E 2). Les bords latéraux de la région épaissie dessinent deux sillons longitudinaux qui se dirigent antérieurement, vont se raccorder avec ceux, *s*, qui étaient ébauchés contre les oviductes et se poursuivent en avant.

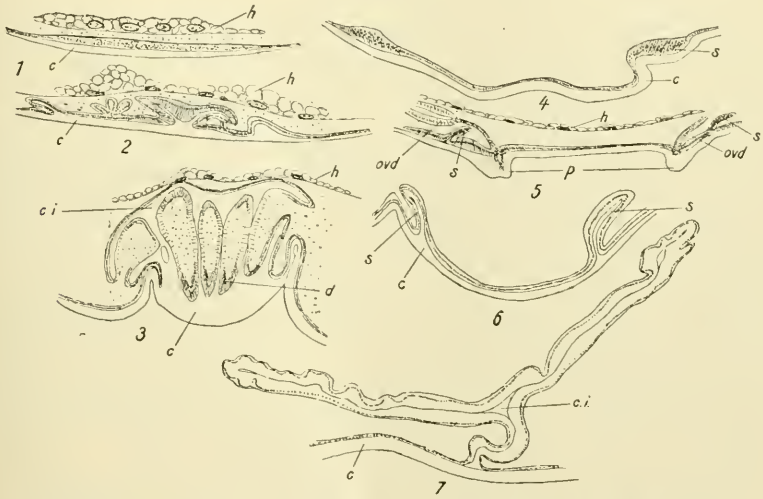


Fig. E. Développement de la chambre incubatrice de *Danalia curvata* (coupes transversales de la paroi ventrale). 1. épaississement ectodermique, médian, dans la région où se formera l'orifice postérieur (G. 65); 2. même formation, stade plus avancé (G. 65); 3. id. stade assez avancé (G. 65); 4. épaississements latéraux de l'ectoderme (G. 65); 5. coupe passant par l'extrémité de deux oviductes (G. 65); 6. sillons latéraux, stade plus avancé (G. 65); 7. stade avancé (G. 65), les deux sillons se sont rejoints sur la ligne médiane.
c, cuticule; *d*, premières digitations internes de l'orifice postérieur; *ci*, début de la cavité incubatrice; *h*, paroi du sac hépatique; *ovd*, oviducte; *p*, papilles ventrales; *s*, sillons latéraux.

De même, mais avec un retard notable, se forme, à peu près à hauteur du point où s'arrête le système nerveux, un autre centre de prolifération ectodermique ventral et médian, qui se comporte comme le postérieur. Il se forme donc deux plastrons ectodermiques ventraux, antérieur et postérieur (*ττ* fig. D 3), réunis par deux sillons latéraux (*s* fig. D 3). Ils se développent alors rapidement. Les festons sigalés plus haut s'approfondissent et devien-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

nent autant de lobes allongés en digitations (*d* fig. E 3), qui, ultérieurement, se ramifieront: sous eux, existe maintenant une cavité *ci*, formée par l'ectoderme: les bords latéraux de la zone proliférante tendent à recouvrir les festons et marchent à la rencontre l'un de l'autre: ces bords ainsi modifiés se continuent par les sillons latéraux; ceux-ci se sont beaucoup approfondis et se sont rapprochés l'un de l'autre (*s*, fig. E 6) et de la ligne médiane: il semble que l'ectoderme médian ventral soit progressivement attiré dans ces sillons dont il forme la paroi médiale. Les deux sillons arrivent ainsi au contact sur la ligne médiane (fig. E 7). Pendant ce temps, la cavité qui s'est formée sous les digitations décrites ci-dessus, s'est étendue, elle se continue avec celle des sillons: c'est la cavité incubatrice *ci*, dont toutes les parties ébauchées indépendamment se sont rejointes. Elle s'ouvre à ses extrémités antérieure et postérieure par un orifice médian, sous lequel se trouve un bouquet de digitations ramifiées *d*, qui constitueront un crible empêchant les embryons de sortir. D'un orifice à l'autre, s'étend une mince fente médian e presque invisible (*φ* fig. D 3) La cavité elle-même, d'abord aplatie et localisée ventralement, va pousser des diverticules dorsaux. Les oviductes s'ouvrent maintenant à son intérieur[1]: leurs orifices se sont trouvés compris entre les sillons: les œufs, lors de la ponte, arrivent donc directement dans la cavité incubatrice. Celle-ci se distend alors et occupe tout le volume de l'animal, refoulant dorsalement le sac hépatique qui a perdu toute turgescence. Tout ce développement s'est effectué sous la cuticule *C* et passe ainsi inaperçu à l'examen *in vivo*.

Des muscles puissants se sont différenciés, qui provoquent des contractions rhythmiques de tout l'animal et assurent ainsi, dans la cavité incubatrice, un courant d'eau aérant les embryons. Les bords de la fente médiane restent intimement adhérents, pendant tout le développement des œufs. Ils s'écartent quand les larves sont mûres, probablement par la distension interne produite. Après l'émission des larves, le *Danalia* est réduit à une simple enveloppe qui se flétrit et ne doit pas tarder à être amputée par le Crabe.

J'indique immédiatement que tout ce qui concerne la cavité incubatrice se passe absolument de la même façon chez *Liriopsis*. Les figures que Pérez (00) donne de *Crinoniscus* laissent supposer, avec une pleine vraisemblance, que les processus y sont aussi les mêmes.

Si l'on compare la description ci-dessus à celle que Mesnil et

[1] Ce sont eux que Smith (06, p. 103) appelle les spermathèques. La partie ramifiée qu'il leur décrit est le début de la cavité incubatrice.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

moi (01) avons donnée pour *Hemioniscus*, on est amené à conclure que, chez cet Épicaride, on est en présence d'un processus abrégé et réduit: il semble en effet évident que l'épaississement ectodermique ventral unique, aux dépens duquel se forme toute la cavité incubatrice, représente tout l'appareil décrit ici. Il y a délamination d'une masse pleine, mais non formation de sillons. Comme cette cavité reste close, il ne se produit pas de touffes de digitations pour retenir les embryons. C'est évidemment un état secondaire, que permet d'interpréter la connaissance du développement de l'organe chez les Liriopsidae.

§ 2. Liriopsis.

a. Étude *in vivo*.

J'ai étudié ci-dessus comparativement les deux genres *Danalia* et *Liriopsis* jusqu'au stade mâle inclus: reprenons donc l'histoire de *Liriopsis* à la métamorphose. Celle-ci se produit dans des conditions très différentes des *Danalia*. Elle est beaucoup plus graduelle. Nous en avons une preuve dans le fait que les transformations internes des organes génitaux sont très avancées, avant que l'animal ait subi aucune modification extérieure. Sur certains individus à aspect de mâle cryptoniscien, trouvés mobiles dans la cavité palléale du *Peltogaster* et étudiés en coupes sériées, on ne trouve que très difficilement trace de quelques spermatozoïdes en dégénérescence et, par contre, l'ébauche de l'ovaire est déjà très différenciée.

La métamorphose s'accomplit à l'intérieur de la cavité palléale de l'hôte. Nous verrons que l'on y trouve les différents stades libres comme les mâles. Je dois dire cependant que, plusieurs fois, il m'est arrivé de rencontrer des individus à faciès de mâle, ou venant de subir la mue par laquelle tombent les appendices, logés dans l'épaisseur même de la paroi du manteau du *Peltogaster*. En particulier, ce cas s'est présenté plusieurs fois sur des *Peltogaster* qui portaient ou avaient porté un *Liriopsis* adulte, et le jeune était logé dans la paroi palléale de l'hôte (fig. F 1, 2), au voisinage immédiat de l'orifice percé par le gros individu. Il est vraisemblable de supposer que le jeune *Liriopsis* ainsi placé est celui qui a fécondé la grosse femelle. La situation intra-pariétale de ces individus n'est évidemment pas un hasard et, jusqu'à preuve du contraire, on doit supposer qu'elle est normale. Comme les stades qui suivent sont libres dans la cavité palléale, il en résul-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

terait que la forme cryptoniscienne, au moment de se métamorphoser, pénétrerait dans l'épaisseur même du manteau et retomberait dans la cavité palléale, une fois sa mue effectuée.

Les stades intra-palléaux libres sont rares, au moins à l'époque de mes observations (avril-juin): je n'en ai trouvé que 9, sur près de 1000 Pagures porteurs de *Peltogaster* et malheureusement, comme rien ne les signale de l'extérieur, deux d'entre eux ont été dilacérés, à l'ouverture du manteau de l'hôte.

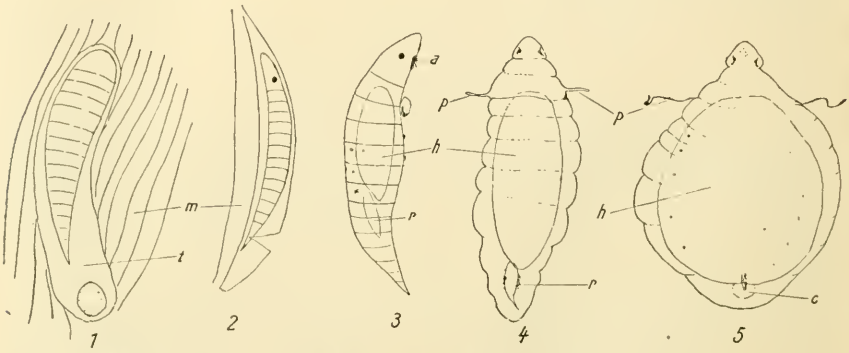


Fig. F. Métamorphose de *Liriopsis monophthalma*. 1. Stade précédant la mue qui termine la phase mâle et logé dans l'épaisseur de la paroi du manteau du *Peltogaster* (de dos); 2. même stade, de profil (la paroi palléale du *Peltogaster* en coupe optique; le parasite paraît avoir pénétré ici par l'extérieur); *t*, trajet pratiqué par le parasite dans la paroi palléale de l'hôte; *m*, muscles du manteau du *Peltogaster*; 3.—5. très jeunes femelles, libres dans la cavité incubatrice du *Peltogaster*; 3. immédiatement après la mue terminale de la phase mâle; 4.—5. un peu plus tard.
a, antennule; *c*, cœur; *h*, sac hépatique; *p*, deuxième péreiopode; *r*, vésicule rectale (G. 23).

Le premier individu que j'ai rencontré était le plus avancé (fig. G 3). Il formait une masse piriforme rouge brique, comme les œufs du *Peltogaster* et mesurant 4,3 mm sur 4 mm de largeur maximum. Il occupait le fond de la cavité palléale de l'hôte et adhérait à la paroi, assez faiblement d'ailleurs, par son extrémité buccale, comme le montra l'examen ultérieur. A l'extrémité opposée au point de fixation, on voit battre le cœur *c*; au voisinage du cœur, une petite masse blanchâtre pigmentaire *r* indique la vésicule anale. La masse entière du corps est rouge brique: elle est formée par le sac hépatique distendu et turgide. Sur la face dorsale, deux traînées blanchâtres *m*, convergeant vers l'extrémité antérieure pointue, sont formées par les macrocytes. Entre elles, dans la région antérieure, on distingue l'ovaire *ov* et une des deux paires

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

d'oviductes. L'ovaire est remarquablement petit, il ne s'est nullement développé pendant la période de croissance écoulée. La partie antérieure est annelée: les anneaux sont faiblement délimités: sur l'antérieur *t*, qui est la tête, on distingue deux masses pigmentaires, correspondant en partie aux débris des yeux.

Ce stade qui correspond à peu près à la fin de la phase intrapalléale, se rattache bien à la forme cryptoniscienne par la série que je vais brièvement décrire dans l'ordre d'âge croissant.

J'ai rencontré, libre, dans la cavité palléale, un exemplaire qui avait la taille et la forme générale du mâle (fig. F 3) mais ne portait plus, comme appendices, que les antennules et une paire de péreiopodes (la deuxième, autant que j'ai pu préciser). Les derniers segments thoraciques étaient légèrement distendus par le gonflement des sacs hépatiques *h* à cette hauteur. La région abdominale était encore nettement pointue mais apode. Les segments étaient encore bien distincts. C'est donc dès ce stade très précoce que l'animal redevient libre. Remarquons que la région céphalique est conservée avec sa forme.

J'ai observé ensuite des individus mesurant respectivement $\frac{1{,}6\ \text{mm}}{0{,}55\ \text{mm}}$ (fig. F 4), $\frac{1{,}6\ \text{mm}}{1{,}2\ \text{mm}}$ (fig. F 5), $\frac{2{,}5\ \text{mm}}{2\ \text{mm}}$ (fig. G 2), qui montrent le passage du stade précédent au plus avancé.

Les plus jeunes sont vermiformes et rappellent, par leur faciès, une larve de Diptère. Tout le corps est annelé, mais le tégument est mou. On observe des contractions péristaltiques d'un bout à l'autre de l'animal. La tête a conservé sa forme générale, on y voit, à la place des yeux, deux masses irrégulières de pigment: le cristallin disparaît toutefois bientôt. Il n'y a plus d'antennules. L'appareil buccal a conservé sa forme, mais les pièces chitineuses n'existent plus. Il reste une paire de péreiopodes (fig. F 4, 5), qui, d'après les stades antérieurs, doit être la deuxième: mais ils ne sont plus articulés et, sur les individus avancés, ont l'aspect de moignons qui finissent par se détacher. Les deux sacs hépatiques de la larve se sont fusionnés sur la presque totalité de leur longueur: ils forment une masse rouge brique *h*, qui prend de plus en plus d'importance.

La forme de l'individu, d'abord cylindrique, devient globuleuse et l'importance relative de la tête va en diminuant, mais la région céphalique garde toujours ses caractères distinctifs très nets. L'annulation se conserve surtout pour les segments antérieurs: elle est

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

beaucoup moins marquée dans le reste du corps, quoique n'ayant pas disparu. Le sac hépatique envoie latéralement des diverticules peu étendus (fig. G 2); à son extrémité postérieure il est bifide.

D'après cela, la métamorphose du genre *Liriopsis* rappelle celle des *Danalia*, en ce qui concerne les appendices, en particulier, par la persistance momentanée de la deuxième paire de péreiopodes, mais nous ne trouvons rien de comparable à la transformation de la région céphalique de *Danalia*: ici, la forme de la tête change à

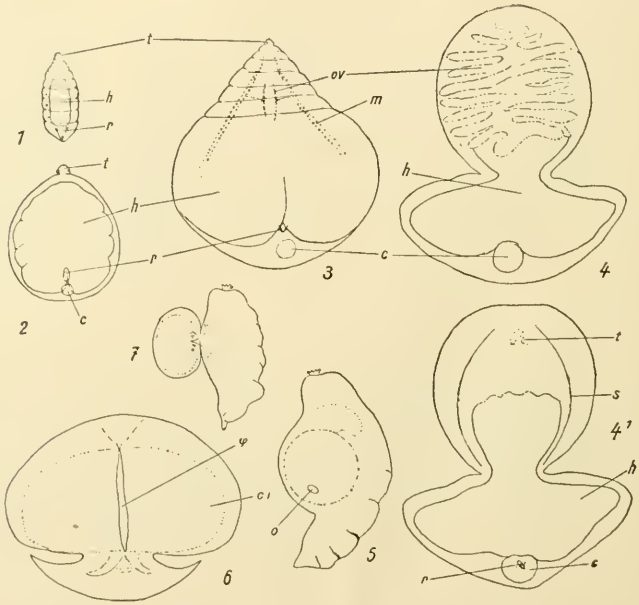


Fig. G. Métamorphose de *Liriopsis monophthalma* (suite). 1. Stade analogue à la fig. F 4; 2.—3. stades plus avancés; 4.—4'. individu (faces dorsale et ventrale) ayant atteint la forme définitive et encore intra-palléal; il est représenté en place dans le *Peltogaster* 5; 5. *o.* orifice par où sortira la région antérieure du *Liriopsis*; 6. *Liriopsis* adulte (face ventrale) après sa ponte; 7. un *Peltogaster* portant un *Liriopsis* adulte. [G. (1—4 et 6) = 7; (5) = 2,5; (7) = 3,5]
c, cœur; *ci*, cavité incubatrice; *φ*, fente de celle-ci; *h*, sac hépatique; *m*, macrocytes; *ov*, ovaires; *r*, vésicule rectale; *s*, sillons latéraux; *t*, tête.

peine et l'on peut prévoir que les modifications anatomiques internes seront aussi moins importantes. Au point de vue des relations avec l'hôte, la particularité la plus singulière est ce stade trouvé dans l'épaisseur même de la paroi palléale, que je crois ne pouvoir écarter, l'ayant constaté plusieurs fois, mais qui est très court. Ensuite le parasite adhère légèrement à son hôte par la région buccale, en

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

des points variables de la face interne du manteau et opère évidemment une succion continue du liquide circulant dans les lacunes sanguines. Les substances ainsi ingérées s'accumulent en grande partie dans la cavité du sac hépatique, pour n'être vraiment assimilées qu'ensuite. On remarquera que l'ovaire ne subit aucun développement appréciable, pendant la phase de croissance proprement dite (cf. fig. G 3).

Quand l'animal a ainsi atteint une taille qui ne diffère pas beaucoup de celle de l'adulte, il subit un changement de forme considérable et probablement assez rapide. Il était piriforme, sa tête occupant le sommet (fig. G 3). La partie antérieure, jusqu'à un niveau qui doit correspondre environ au début de l'abdomen, devient à peu près sphérique, avec un certain aplatissement dorso-ventral: un étranglement très prononcé sépare cette première portion de la postérieure qui prend un contour triangulaire (fig. G 4, 4'). Cette transformation s'opère à l'intérieur du manteau du *Peltogaster*. J'ai trouvé un de ces animaux qui présentait une assez forte hernie avec un petit orifice au sommet (fig. G 5). En ouvrant le manteau, j'ai trouvé le *Liriopsis* de la fig. G 4, 4'. La partie triangulaire est la région postérieure, comme l'indique le cœur *c*; la partie sphéroïdale est la région antérieure. Non loin du bord de cette dernière, on aperçoit (fig. G 4', *t*) deux petites masses de pigment. L'étude des coupes et la comparaison avec les stades plus jeunes montrent que cette partie est la tête et que le pigment est ce qui reste des yeux. L'animal est maintenant complètement libre dans la cavité palléale: sa bouche ne suce plus: il ne se nourrit plus. L'effacement de la région céphalique amène cette condition nouvelle. Dorsalement la portion sphéroïdale offre une série de cordons irréguliers, rapprochés les uns des autres, de couleur blanchâtre. C'est l'ovaire (*ov*, fig. G 4) qui a déjà pris un développement considérable. Le sac hépatique rouge a, au contraire, considérablement décru, surtout dans la partie sphéroïdale: il est beaucoup moins turgescent. L'édification de l'ovaire et la fin de la croissance se sont opérées aux dépens de la masse liquide renfermée dans le sac hépatique: les macrocytes jouent peut-être un rôle actif dans cette transformation.

C'est donc à cet état que le *Liriopsis* perce la paroi palléale du *Peltogaster* et que toute la région antérieure à l'étranglement vient faire saillie au dehors (fig. G 7). La portion postérieure, qui reste interne, joue par sa forme en ancre, un rôle de fixation.

Sur la partie externe, on continue à voir les petites taches

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

pigmentaires qui représentent les débris des yeux. Comme à la fin de la phase interne, l'animal ne peut plus se nourrir; il vit sur les réserves qui restent dans le sac hépatique: il forme ainsi sa cavité incubatrice et achève de mûrir ses produits génitaux. Chez *Danalia*, la période physiologiquement analogue ne doit commencer que plus tard. Du moins la bouche reste toujours en position de sucer l'hôte.

Le *Liriopsis* subit encore de notables changements de forme. Dans la partie externe se développe la cavité incubatrice: sur le vivant, on ne la voit guère qu'une fois terminée: elle montre alors une fente longitudinale ventrale (φ fig. G 6), se terminant par deux orifices munis intérieurement du même appareil digité que chez *Danalia*. Un système de muscles assure aussi les contractions rhythmiques de la paroi et la circulation de l'eau. Avant la ponte, l'ovaire forme une masse dorsale blanchâtre de plus en plus compacte: après, l'animal se réduit en réalité à la cavité incubatrice.

Dans la partie postérieure, interne, les modifications sont importantes. Sur des individus qui viennent de faire effraction au dehors, et qui n'ont pas encore pondu, cette partie interne présente une surface convexe régulière et sans arête, à tégument mou. Peu à peu, le tégument se durcit et l'animal prend la forme de la fig. G 6, sous laquelle Fraisse (77, pl. 12 fig. 5) et Lilljeborg l'avaient déjà rencontré. La paroi est constituée par une chitine rigide, dessinant latéralement deux pointes et offrant un bord découpé. La surface est partagée par des lignes parallèles en plusieurs segments. Je ne crois pas qu'on puisse les assimiler, sans arguments précis, aux segments abdominaux de la larve et de la jeune femelle, car, dans l'intervalle, toute trace d'annulation avait disparu. On voit sans peine le cœur et le sac hépatique de plus en plus réduit.

Quand la sortie des larves mûres, hors de la cavité incubatrice, s'est effectuée, l'existence de l'individu est terminée, comme chez *Danalia* et les autres Cryptoniscinae: il ne forme plus qu'une enveloppe inerte qui est bientôt rejetée par le *Peltogaster*. On observe, au moins pendant assez longtemps, comme trace de sa présence passée, le trou fait dans le manteau de l'hôte. J'ai déjà fait remarquer qu'au voisinage de ce trou et dans la paroi palléale même, on trouve parfois de jeunes *Liriopsis*.

Quelle est la durée de la phase parasitaire de la vie du *Liriopsis*? Je n'ai pas pu faire à ce sujet d'observations systéma-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

tiques, mais j'ai pu cependant obtenir un point de repère assez précis. Les individus, à l'état de mâles libres, se rencontrent toujours dans le manteau de *Peltogaster*, en train d'incuber des embryons, à un stade plus ou moins avancé. Or, le plus gros des *Liriopsis* internes que j'ai trouvés, et qui devait être au point de s'étrangler et de devenir externe (fig. G 3), était dans un *Peltogaster*, dont les embryons étaient au stade de Nauplius prêts à l'éclosion. En outre, les *Peltogaster*, porteurs de *Liriopsis* externes, n'ont jamais d'embryons en incubation et il en était de même pour celui qui renfermait un individu (fig. G 4) en train de sortir. D'autre part, les recherches de Delage (84) et de Smith (06) assignent à l'évolution des embryons des Rhizocéphales, depuis la ponte jusqu'à l'émission des Nauplius, une durée de cinq à six semaines. J'en conclus que la durée de la phase intra-palléale des *Liriopsis* est au maximum égale à ce temps. Pour la phase externe, je n'ai pas de données, mais si l'on se base sur ce que nous avons vu pour *Danalia*, dont la phase de croissance coïncide assez bien comme durée, on peut admettre que la vie parasitaire totale du *Liriopsis* est d'approximativement trois mois.

La morphologie de *Liriopsis* adulte avait été complètement méconnue par Fraisse, qui a pris la partie externe pour la région postérieure et la partie intra-palléale pour l'extrémité céphalique, quoique le cœur offrit une indication très nette du contraire. Sars (99, p. 241) fait la même erreur et Bonnier (00, p. 196) la reproduit d'après lui. Cependant elle avait déjà été nettement rectifiée par Kossmann (84, p. 469), qui a vu les lignes générales de l'évolution de *Liriopsis*: il décrit la région antérieure du parasite, pendant toute la phase intra-palléale, comme logée dans les lacunes sanguines du manteau du Rhizocéphale. Je n'ai rien vu de semblable. La description de Kossmann manque, du reste, de netteté et cet auteur a dû relier hypothétiquement des stades éloignés; mais il lui revient d'avoir reconnu la véritable morphologie du genre *Liriopsis*.

Il ressort suffisament de ce qui précède que ce genre diffère totalement des *Cryptoniscus* F. Müller, trouvés au Brésil et à Mahon sur les Pagures porteurs de *Peltogaster*.

b. Étude anatomo-histologique.

A cause de la rareté des matériaux, je n'ai pu recueillir que quelques indications sur les stades de la métamorphose et ceux qui sont immédiatement consécutifs.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Il y a, comme chez *Danalia*, histolyse de la plupart, sinon de la totalité des muscles larvaires, qui assuraient les mouvements des anneaux et des appendices. Sur les coupes d'un individu logé dans l'épaisseur de la paroi palléale de l'hôte, et qui ne s'est pas encore dégagé de son tégument larvaire, je trouve ainsi, particulièrement dans la région antérieure, de gros sarcolytes analogues à ceux de *Danalia*. Il y a déjà eu régression des yeux: les cristallins sont détachés avec le tégument et les cupules optiques rétractées.

J'ai coupé un seul individu de petite taille, mesurant 1,5 mm de longueur: on doit le considérer comme ayant achevé sa métamorphose et n'ayant plus qu'à grossir. Les yeux ne sont plus représentés que par quelques amas de noyaux en pycnose. Au voisinage, sont des masses de pigment que l'on rencontre à tous les stades intra-palléaux, sur les côtés de la tête et qui peuvent faire croire à des yeux; les coupes montrent qu'il n'y a plus là aucun organe visuel: les cupules optiques formant rétine ont complètement disparu et le pigment peut n'être qu'en partie d'origine oculaire et provenir en partie de la transformation d'autres tissus. Ces amas pigmentaires persistent même, à cette place, sur les *Liriopsis* tout à fait adultes et extra-palléaux.

La région céphalique du jeune individu intra-palléal coupé m'a montré un certain nombre de corps nucléés, en partie pigmentaires, que j'interprète comme des phagocytes.

L'appareil buccal, après la métamorphose, offre la même forme générale conique qu'avant; mais, sur les coupes, je n'ai pu retrouver les pièces chitineuses de la bouche larvaire: il n'y a pas allongement en une trompe, comme chez *Danalia*. Sur l'œsophage s'insèrent de nombreux muscles, les uns annulaires, les autres tendus de la paroi du corps à l'œsophage, suivant quatre rayons. Ces muscles, qui produisent la succion, doivent être les homologues de ceux qui se sont différenciés dans la trompe de *Danalia*[1].

Il y a, comme chez *Danalia*, rupture entre l'intestin postérieur et le reste du tube digestif. En ce qui regarde le sac hépatique, sa paroi est formée, surtout aux stades avancés, de grandes cellules à noyaux découpés en ramifications longues et nombreuses. Le système nerveux est sensiblement moins modifié que chez *Danalia*. Il persiste, en effet, au moins pendant la phase intra-palléale, des

[1] Il se forme, ici aussi, à ce moment, des muscles longitudinaux dorsaux, comme chez *Danalia*, mais moins nombreux.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ganglions cérébroïdes très nets, assez volumineux, situés légèrement sur les côtés de l'œsophage et reliés l'un à l'autre par une commissure assez longue (fig. 23, *g c*). Il reste aussi une chaîne ventrale, que l'on suit jusqu'au niveau du début des sacs hépatiques: ganglions cérébroïdes et chaîne ventrale sont reliés par un collier œsophagien large et grêle, qui contraste avec la disposition larvaire, où la masse nerveuse péri-œsophagienne est très compacte.

Des autres organes, je mentionnerai seulement la présence de deux paires d'oviductes et de l'ovaire: tout se passe à cet égard comme chez *Danalia*. J'ai déjà indiqué, à propos du mâle, que la régression du testicule s'effectuait en grande partie sous la forme larvaire, et que, même chez certains individus encore parfaitement mobiles, on ne trouvait plus que quelques rares traces de spermatozoïdes: elles se rencontrent d'ailleurs assez longtemps après la métamorphose.

Voyons maintenant les particularités de la forme adulte devenue extra-palléale.

Il s'est différencié de nombreux muscles pariétaux qui serviront à produire les contractions de la cavité incubatrice. La figure H 3 montre ceux de la face dorsale, dont la disposition est la plus régulière: deux gros muscles en éventail partent de l'isthme; en avant d'eux, il en existe deux autres rangées: cela rappelle une disposition métamérique, mais rien ne prouve que chaque rangée corresponde à un ancien anneau: au contraire, la région considérée doit représenter un nombre de segments plus considérable.

L'ovaire forme d'abord des cordons sinueux, puis une masse compacte, qui, sur les coupes, occupe à peu près la moitié de l'épaisseur de l'animal.

Malgré un examen attentif des coupes, je n'ai pu trouver, à ce stade, du tube digestif, que le sac hépatique. L'œsophage et la bouche paraissent avoir complètement disparu. Le fait n'a rien de surprenant, d'après ce que nous avons vu de la position de l'animal à ce moment. Il ne peut plus se nourrir.

Du système nerveux, je n'ai plus pu mettre en évidence aucune trace de ganglions cérébroïdes. Ils ont du s'atrophier, en même temps que l'œsophage. Nous sommes donc en présence du même fait que chez *Danalia*, mais ici ces ganglions avaient subsisté après la métamorphose, pendant la croissance. Quant à la chaîne ventrale, elle se retrouve avec une parfaite netteté, mais, au moins sur les coupes que j'ai faites, elle présentait une partie périphérique très vacuolaire. On la distingue aisément sur les préparations *in toto*

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

(*n* fig. H 2) et l'on en voit partir de grands tractus traversant toute la face ventrale: ce doivent être des nerfs: on arrive à les suivre sur les coupes jusqu'à une certaine distance.

Reste à examiner la formation de la cavité incubatrice. Au moment où le *Liriopsis* s'étrangle et devient externe, elle n'est pas encore ébauchée: les ovules sont encore en cordons très distincts et n'ont pas de vitellus différencié. Plus tard, quand l'ovaire est compact, la face ventrale montre, après coloration, l'aspect de la figure H 1. On aperçoit deux larges bandes arquées *s*, sur toute la partie antérieure de l'animal: elles viennent se rejoindre antérieurement, par une courbe très ouverte, tandis que postérieurement, elles convergent sous un angle assez aigu, à hauteur de l'isthme. Aux deux extrémités, leur bord interne se découpe en légers festons.

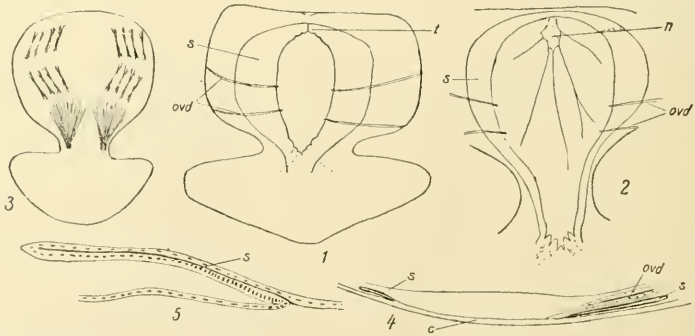


Fig. H. *Liriopsis monophthalma.* 1. Individu n'ayant pas pondu, vu ventralement (G. 7); 2. portion centrale de la face ventrale d'un autre individu (stade légèrement moins avancé), (G. 11); 3. face dorsale d'un autre individu, montrant les principales masses musculaires (G. 7); 4. coupe transversale de la région ventrale d'un stade analogue à 1 (G. 27); 5. la portion de gauche de 4, à un plus fort grossissement (160).
ovd, oviducte; *n*, masse nerveuse et nerfs qui en partent; *s*, sillons devant former la cavité incubatrice; *t*, région céphalique.

Sur les coupes, on constate que ces bandes correspondent à deux replis de l'ectoderme (*s* fig. H 4, 5), qui, comme on le voit, sont extrêmement aplatis et formés par un épithélium très peu élevé. Les oviductes (*ovd* fig. H 4) débouchent à l'intérieur de ces sillons, contre leur bord, de même que chez *Danalia*. Les festons des extrémités sont les ébauches des touffes de digitations qui se différencient sous les orifices terminaux de la cavité incubatrice. Ces quelques données suffisent à établir l'homologie complète entre *Danalia* et *Liriopsis*, en ce que concerne la cavité incubatrice.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Chapitre 4. Les Liriopsidae. Les affinités mutuelles des Cryptoniscinae.

Résumons maintenant les faits acquis précédemment en ce qui concerne les Liriopsidae. Dans les deux genres *Liriopsis* et *Danalia*, se trouve vérifié l'hermaphrodisme protandrique général, identique à celui que Mesnil et moi-même avions décrit chez *Hemioniscus*, que Pérez a retrouvé chez *Crinoniscus* et que Smith avait également vu chez *Danalia*. Il y a tout lieu d'admettre l'universalité de cet hermaphrodisme chez les Cryptoniscinae.

Les recherches précédentes éclaircissent la nature de la cavité incubatrice. Elles confirment, en les précisant, les descriptions de Kossmann. La cavité incubatrice résulte de la coalescence, sur la ligne médiane, de deux replis latéraux, extrêmement aplatis, de l'ectoderme ventral: cette cavité, d'abord presque virtuelle, se dilate ensuite, jusqu'à occuper toute l'ancienne cavité générale. A ses deux extrémités, s'est différencié, dès le début, aux dépens de l'ectoderme médian, un bouquet de digitations internes formant un obstacle à la sortie prématurée des embryons.

L'unité du groupe de Liriopsidae ressort aussi de la morphologie des deux formes larvaires, des caractères de la métamorphose et de l'évolution de la femelle.

Les larves épicaridiennes offrent les particularités de celles des autres Cryptoniscinae: leurs caractères propres sont dans l'inégalité des deux rames des uropodes. Elles peuvent, suivant les genres, avoir, ou non, un tube anal.

Les larves cryptonisciennes ont des yeux bien développés, l'article basal des antennules à bord lisse, le bord des épimères thoraciques non denticulé: les articles terminaux des deux dernières paires de péreiopodes constituent d'excellents caractères génériques.

La métamorphose consiste en une mue qui supprime tous les appendices, sauf la deuxième paire de péreiopodes et amène une histolyse très étendue des muscles larvaires, des yeux, du système nerveux, etc. . . . Les modifications histogénétiques varient suivant les conditions particulières de fixation à l'hôte, et c'est d'après cela qu'on peut ranger les genres de cette famille.

Le genre *Liriopsis* paraît bien être le plus primitif. Après la perte de ses appendices, il reste vermiforme et n'a, avec son hôte, qu'un simple contact par la région buccale. Toutefois, les cinq ou six individus que j'ai trouvés dans l'épaisseur même de la paroi

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

palléale du *Peltogaster*, qui étaient au moment de la mue de métamorphose ou qui venaient de l'effectuer, me paraissent indiquer une courte période où l'Épicaride serait parasite dans les tissus mêmes du Rhizocéphale. J'avoue toutefois que ce fait me paraît très singulier. Il redevient ensuite libre dans la cavité palléale, comme il y était déjà, au stade de mâle. Nous avons vu comment il fallait interpréter l'adulte.

Le genre *Eumetor*, d'après les quelques lignes publiées par Kossmann, doit accomplir son évolution dans des conditions très analogues, plus primitives même peut-être: il reste entièrement intrapalléal jusqu'au bout.

En tout cas, les deux genres *Liriopsis* et *Eumetor* sont des parasites directs des Rhizocéphales. Au contraire, les *Danalia* et les *Cryptoniscus* sont des parasites jusqu'à un certain point indirects. Ils se fixent bien plus souvent sur le Décapode que sur le Rhizocéphale, mais dans presque toutes les espèces connues, uniquement sur des Décapodes porteurs de Rhizocéphales. La nécessité d'atteindre les racines de ces derniers, à travers le tégument de l'hôte, a probablement été le facteur qui a causé l'allongement de la région antérieure en une trompe, transformation qui paraît nettement plus accentuée chez *Danalia* que chez *Cryptoniscus*. La possibilité d'aboutir ainsi à un parasitisme direct sur les Décapodes semble résulter des observations de Smith sur *Danalia galatheæ*: il serait des plus intéressants de les préciser sur des matériaux suffisants. Les cas curieux de *Zeuxo porcellanæ* et de *Z. alphei* de Kossmann seraient également à rechercher.

Au travers des transformations de la métamorphose, il est extrêmement difficile de suivre la morphologie du Crustacé. Kossmann homologue les prolongements antérieurs de la trompe de *Danalia* aux antennes. Cela me paraît très arbitraire. Nous avons vu, à propos du système nerveux, combien la délimitation des parties était sujette à caution. Un fait singulier, qui se retrouve d'ailleurs pour divers autres Cryptoniscians, est la réapparition, sur la femelle adulte, de l'annulation qui avait complètement disparu après la métamorphose. C'est le cas de *Danalia*. Chez *Liriopsis*, la métamérie persiste assez nettement, dans la région antérieure, chez la femelle jeune et s'efface au contraire sur la région postérieure. A la fin de l'évolution de l'animal, par contre, la partie antérieure a perdu toute disposition métamérique, et c'est dans la région postérieure que se manifestent des limites d'anneaux. Il n'est pas du

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

tout évident que cette métamérie tardive correspond à celle des larves. Je penche même beaucoup vers l'hypothèse inverse. Il y a là un problème intéressant de la morphologie des Épicarides et qui se retrouve pour d'autres subdivisions de ce groupe.

Il ne me paraît pas sans intérêt de réviser, à la lumière des données précédentes, les rapports des Liriopsidae et des autres Cryptoniscinae. J. Bonnier (00) a fait, avec beaucoup d'autorité, une revue des affinités mutuelles des Épicarides et j'ai rappelé, au début, en les adoptant, les familles et groupements qu'il admet. Pour certaines familles, ces considérations peuvent être précisées ou modifiées. Si l'on considère que la morphologie de ces êtres est tout à fait déconcertante pour qui n'a pas étudié spécialement le groupe et que les circonstances fortuites, favorables à l'étude de ces types généralement très rares, peuvent se rencontrer pour un zoologiste non spécialiste, je crois bon de signaler ici quelques interprétations nouvelles de certaines formes antérieurement décrites et certains problèmes à résoudre ainsi que leur solution probable.

La valeur réelle du groupe des Cryptoniscinae, opposé aux Bopyrinae, me semble s'affirmer de plus en plus. Les caractères particuliers de leurs larves, indépendants du parasitisme, leur hermaphrodisme successif, à forme mâle progénétique, le fait qu'ils n'effectuent qu'une seule ponte et meurent ensuite suffiraient déjà à les réunir. Le reste de leur évolution est aussi très homogène.

La métamorphose offre des analogies très grandes dans tous ces types. Une mue, après la phase mâle, supprime tous les appendices, sauf parfois dans la région antérieure. *Hemioniscus* montre à cet égard les caractères les plus primitifs, puisque quatre anneaux thoraciques sont intégralement conservés. Chez *Leponiscus*, les appendices antérieurs disparaissent, d'après Gruvel, mais cette forme devrait être réétudiée. Chez *Danalia*, l'analogie se manifeste par la conservation d'une paire de péreiopodes et aussi par la façon dont la mue se fait; la tête et le premier anneau thoracique se détachent à part, comme si cette portion avait gardé plus longtemps la structure larvaire. Le même fait ressort des figures de Sars (99, pl. 97) pour les Cyproniscidae. Chez les Cabiropsidae et les Podasconidae, d'après les observations de Giard & Bonnier (93), les premières paires d'appendices persistent assez tard: dans ces deux familles, il serait des plus intéressants de trouver de jeunes stades.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Après la mue, l'animal est devenu un sac plus ou moins insegmenté, dont la partie antérieure s'est modifiée de diverses façons pour la succion de l'hôte. *Hemioniscus* et, sans doute aussi, les Podasconidae et Cabiropsidae gardent la disposition larvaire: *Danalia* et *Cyproniscus* se transforment de manières probablement très semblables. Pour le reste du corps, la similitude entre les diverses familles est plus complète, au moins dans tous les cas où l'on connait les états jeunes. Cela est évident pour les Liriopsidae, *Hemioniscus* et *Cyproniscus*. Il en est de même des *Asconiscus*. Sars a figuré un stade jeune de la femelle, où l'on voit un petit Isopode normal portant, comme une hernie, le corps de l'*Asconiscus* qui prendra des dimensions considérables. Bonnier interprète cette hernie comme représentant simplement la poche incubatrice évaginée. En réalité, c'est tout le corps, se présentant exactement comme chez *Danalia* après la mue. Au reste, Sars dit très justement: »Body of the adult female constituting a single pouch without any traces of segmentation or projecting lobes, affixed to the host by the aid of the shed larval skin adhering to the pouch.« Il est évident qu'il faudrait plus de précision dans les rapports avec l'hôte, mais il est incontestable que l'animal se présente tout à fait comme les *Danalia* etc. Ici, pour une raison probablement mécanique, ou à cause du mode particulier de la transformation de la région antérieure, la mue larvaire n'a pas été rejetée.

Ainsi les deux types Cyproniscidae, Asconiscidae, si étranges au premier abord, ont une métamorphose tout à fait semblable à celle des Liriopsidae. Celle des Cabiropsidae, Podasconidae et Crinoniscidae est entièrement à découvrir.

Comparons de même ces diverses familles au point de vue de la cavité incubatrice. Les figures que donne Pérez des *Crinoniscus* adultes permettent de supposer que ce type se comporte absolument comme les Liriopsidae. Pour les Asconiscidae, Sars ne paraît avoir eu sous les yeux que des stades antérieurs à la ponte, auxquels cette cavité n'était pas encore formée, ou peut-être pas apparente à l'extérieur: à moins que, chez *Asconiscus*, comme chez *Hemioniscus*, la cavité incubatrice ne soit complètement close. Dans ce dernier genre, les processus, que Mesnil et moi (01) avons pu suivre en détail, sont manifestement une condensation du cas des Liriopsidae. L'épaississement ventral qui donne toute la cavité correspond aux deux appareils terminaux et les replis latéraux ne sont plus repré-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

sentés à part. De plus la délamination s'est substituée à l'invagination.

La formation de la cavité incubatrice des Cyproniscidae, Cabiropsidae et Podasconidae n'est pas connue, mais sa structure définitive a été étudiée par Giard & Bonnier (93). Elle paraît formée par des replis latéraux du corps et ces auteurs l'ont très justement rapprochée de celle des Dajidae. Dans cette dernière famille, les oostégites existent encore, mais sont déjà fortement réduits, les replis latéraux ayant pris un développement compensateur: chez les Cabiropsidae, il resterait encore des traces des oostégites: dans les Podasconidae, il ne semble plus y avoir que les replis latéraux, et le cas des Cyproniscidae paraît tout à fait analogue: enfin, les replis latéraux se développeraient d'une façon de plus en plus condensée chez les Liriopsidae et peut-être les Crinoniscidae, pour disparaître chez les Hemioniscidae et peut-être chez les Asconiscidae.

Dans l'ensemble des Cryptoniscinae, l'évolution de la cavité incubatrice semble donc se faire dans une direction assez uniforme, caractérisée par une réduction de plus en plus complète des oostégites, contrairement à ce qu'offrent les Bopyrinae. Nous observerons ici, suivant la règle générale, que dans un type donné, des caractères primitifs s'allient à des caractères très modifiés.

Plus on pénètre dans la connaissance des Épicarides et plus ce groupe se montre intéressant au point de vue de la morphologie générale. Son homogénéité, son origine monophylétique ne peuvent faire de doute: l'étonnante plasticité avec laquelle il s'est ensuite diversifié, en s'adaptant aux divers hôtes, n'a peut-être pas son équivalent dans le règne animal.

Chapitre 5. Appendice.

Action des Liriopsidae sur les Rhizocéphales — Castration parasitaire.

Je dirai quelques mots pour terminer ce mémoire de l'action des Liriopsidae sur leurs hôtes. C'est en effet un cas très typique de castration parasitaire que j'ai déjà brièvement signalé dans une note préliminaire (07b). Les exemples de ce phénomène, dont l'intérêt pour la Biologie générale a été mis en évidence par Giard (88, 96 etc.), sont de plus en plus nombreux et variés. Son mécanisme est intéressant à étudier toutes les fois où cela est possible. Il y a en général deux questions étroitement liées: les modifications

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

des caractères sexuels secondaires et les altérations de la glande génitale elle-même. L'une et l'autre ont été étudiées récemment, sur les Crustacés Décapodes parasités par les Rhizocéphales, par Smith (06), pour *Inachus scorpio* et, par Potts (06), pour *Eupagurus meticulosus*.

Le mécanisme de l'action sur les caractères sexuels secondaires est encore obscur. Mais, de plus en plus, les faits montrent l'étroite dépendance entre ceux-ci et la glande sexuelle. Les très intéressantes recherches de M. Nussbaum[1] sont particulièrement nettes à cet égard. Comme les Rhizocéphales sont hermaphrodites, cette question ne se pose pas pour eux et il ne peut s'agir que de l'action du parasite sur la glande génitale elle même. Je ne l'ai d'ailleurs pas étudiée complètement; je me suis borné à l'ovaire et, pour cette glande, aux faits principaux les plus immédiatement visibles. C'est surtout une indication que je donne pour les histologistes qui voudraient étudier ces transformations considérables d'une manière approfondie.

Le fonctionnement génital des Rhizocéphales est bien connu. Il a été étudié notamment par Delage (84) et par Smith (06). Ces animaux effectuent une série de pontes; les œufs sont incubés dans la cavité palléale et sortent à l'état de Nauplius. A la température de l'été, cette incubation dure, d'après les auteurs cités, quatre à cinq semaines. Aussitôt les larves émises, il se produit une mue de la cavité palléale et, dans un délai de un à six jours, une nouvelle ponte prend la place de la précédente. Tous les œufs se développent synchroniquement.

Les transformations que l'ovaire subit, du fait de la présence des Cryptonisciens, sont du même ordre dans la Sacculine et le Peltogaster; c'est toutefois chez ce dernier, qui m'a paru constituer un matériel plus favorable, que j'ai fait des observations suivies. C'est de lui que je parlerai d'abord et surtout.

La teinte la plus habituelle du *Peltogaster curvatus* est rouge brique, qu'il y ait ou non des embryons dans la cavité palléale. Cependant, dans la première hypothèse, cette teinte varie; elle est d'autant plus vive que les embryons sont plus jeunes et pâlit, au fur et à mesure qu'on se rapproche du stade Nauplius, par suite de la résorption graduelle du vitellus. Quand il n'y a pas d'embryons, cette teinte est due au vitellus des ovules dans l'ovaire.

---

[1] Sitzungsb. Niederrh. Ges. Bonn. 1904, 1906; Ergeb. d. Anat. u. Entw. 15. Bd.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Les très jeunes *Peltogaster*, qui viennent de sortir de l'abdomen du Pagure et sont encore assez éloignés de leur première ponte ont une teinte différente, plus foncée et d'un rouge grenat. Cette même teinte se retrouve chez les individus qui portent un *Liriopsis* adulte (et par conséquent externe), ou chez ceux qui en ont récemment porté un, comme le montre l'orifice, persistant dans leur manteau, par où le parasite faisait hernie au dehors. L'aspect extérieur de l'animal parasité fait donc prévoir une altération de l'ovaire, et c'est ce que corrobore pleinement l'étude histologique.

Examinons d'abord un individu normal. La fig. 25 est un fragment de coupe transversale (très petit mais suffisant pour donner une idée de l'ensemble) de la masse viscérale d'un *Peltogaster* adulte, dont la cavité palléale renfermait des embryons à un stade encore éloigné de l'éclosion. L'ovaire forme la presque totalité de la masse viscérale, et les coupes le montrent constitué par des ovules pressés les uns contre les autres, jusqu'à déformation réciproque; leur noyau est rejeté à la périphérie et flétri. La masse de l'ovule est constituée par un vitellus à grosses sphérules compactes. Ces ovules, dont la croissance est terminée, sont recouverts par des cellules folliculaires extrêmement aplaties; entre eux se voit, de place en place, une trame qui représente les parois des acini primitifs de la glande et des muscles. Entre ces gros ovules, on trouve, par endroits, une génération plus jeune, d'aspect tout différent, comme le montre la figure. Ils sont petits, ont un protoplasma finement granuleux et avide d'hématéine, un noyau turgescent et très chromatique, et sont toujours groupés par deux. Les gros ovules constitueront la ponte qui succèdera à celle actuellement en incubation, et l'on remarquera que cette ponte future se trouve prête assez longtemps avant l'éclosion des Nauplius de celle qui la précède.

Si l'on coupe de même la masse viscérale d'un *Peltogaster* très jeune, sorti depuis peu de l'abdomen du Pagure, et ayant encore la teinte grenat, on trouve la masse ovarienne formée de couples d'ovules hématéïphiles (fig. 24) de petites dimensions, entourés de cellules folliculaires et d'une trame où l'on peut assez bien délimiter les acini de la glande; la fig. 24, tout en ne représentant qu'une infime portion de la coupe, suffit à donner l'idée de la totalité, et on y voit nettement la différenciation extrêmement précoce des ovules par couples.

En suivant l'ovogénèse, on constate le fait bien connu depuis longtemps chez la Sacculine que, de chaque couple d'ovules, l'un

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

seulement des éléments forme un ovule définitif; l'autre ne différencie pas de vitellus, cesse à un moment donné de grossir (cf. fig. 27), puis s'atrophie peu à peu, après avoir évidemment contribué à la nutrition de sa cellule compagne.

Cette disposition, au reste, se retrouve dans des groupes variés du règne animal. On la voit, en particulier, chez un Eunicien, *Ophryotrocha puerilis*, où elle a été notamment étudiée par Korschelt[1]; elle n'est d'ailleurs là qu'un cas particulier, simple de dispositions plus complexes réalisées dans l'ovogénèse d'autres Euniciens, où, à chaque ovule, sont associées un plus ou moins grand nombre de cellules satellites.

Si maintenant on examine des *Peltogaster* parasités par des *Liriopsis* adultes, les coupes de l'ovaire ont un aspect tout différent du cas normal précédent. La glande, au lieu d'être compacte et remplie de gros ovules, montre une série de grandes cavités séparées par des parois à épithélium très vacuolaire. Dans ces cavités, on trouve, en plus ou moins grand nombre, des masses sphériques de vitellus diversement altérées; une certaine quantité de masses analogues est englobée dans les cellules vacuolaires pariétales. De place en place, sur les parois, on trouve enfin des coupes de jeunes ovules hématéïphiles. L'interprétation de ces faits n'est pas douteuse. Les cavités et les débris de vitellus qui s'y trouvent proviennent de la résorption de la génération d'ovules qui devrait actuellement, si le *Peltogaster* n'avait pas été parasité, être en incubation. D'après ce que montre l'état normal, cette génération d'ovules est déjà arrivée à son plein développement vers le milieu de l'incubation de la génération précédente, c'est à dire vers le moment où a commencé le développement du *Liriopsis*, si l'on se reporte aux descriptions qui précèdent (cf. pag. 625). La présence de ce parasite a donc eu pour effet de faire résorber et fondre une génération d'ovules, dont il ne reste que des traces à l'état de résidus vitellins. Ces matériaux résiduels sont plus ou moins vite phagocytés par les cellules folliculaires et l'épithélium des acini de la glande. Tous ces éléments qui, à l'état normal, étaient extrêmement aplatis et distendus, sont, au contraire, maintenant vacuolaires et élevés; ils présentent fréquemment des karyokinèses qui attestent leur vitalité. Les ovules jeunes ne paraissent pas touchés en général, mais ils ne se développent pas.

[1] Zeit. Wiss. Z. 57 Bd. 1893.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Cet aspect de l'ovaire s'est retrouvé chez les cinq *Peltogaster* parasités que j'ai coupés. La destruction de la génération d'ovules qui aurait dû succéder à la dernière ponte était partout complète; l'aspect général était, avec des variantes à peu près insignifiantes, celui que je viens de décrire.

On peut donc dire que la présence du *Liriopsis* détermine l'atrophie de l'ovaire. Comme les mâles libres se rencontrent dans la cavité palléale de *Peltogaster* incubant des embryons et ayant l'ovaire bourré d'ovules de grande taille, comme d'autre part, au moment où le *Liriopsis* devient externe, il n'y a plus jamais de ces embryons, parce que l'éclosion des Nauplius s'est déjà produite, on voit que l'atrophie de l'ovaire de l'hôte est effectuée pendant la phase intra-palléale du *Liriopsis*; c'est à ce moment qu'on en verrait les degrés (je n'ai malheureusement pas conservé les *Peltogaster* où j'avais trouvé les divers stades intra-palléaux de *Liriopsis* décrits plus haut). C'est, au reste, à ce moment, que le *Liriopsis*, comme nous l'avons vu, est véritablement parasite. Plus tard, il n'est plus qu'un corps étranger. La stérilisation du *Peltogaster* est donc complète, mais elle n'est pas surprenante. Autant qu'on en peut juger par les faits connus, les Épicarides doivent avoir assez généralement une action de cet ordre. Giard (88) en a signalé un certain nombre d'exemples relatifs aux Bopyriens et aux Entonisciens. Il est vrai que son attention a été surtout attirée sur les modifications des caractères sexuels secondaires des hôtes et qu'il y aurait lieu de reprendre l'étude histologique de leurs glandes sexuelles.

Si nous revenons au *Liriopsis*, remarquons que la castration est effectuée à distance; elle est indirecte, suivant la terminologie de Giard. Il n'y a jamais, en effet, de contact entre le parasite et l'ovaire de l'hôte. Le parasite applique son orifice buccal contre le fond de la paroi de la cavité palléale de l'hôte. Il y exerce une succion du liquide circulant, et détourne ainsi, à son profit, les substances assimilées par cet hôte, cela avec une intensité telle que, par un mécanisme qu'il y aurait lieu d'étudier de plus près, il détermine la fonte des ovules où le vitellus s'était déjà accumulé.

L'action des *Liriopsis* est encore intéressante parce qu'elle est temporaire; on peut voir la glande ovarienne du *Peltogaster* se reconstituer quand le parasite a disparu, ou même, théoriquement, dès qu'il a terminé sa croissance, puisqu'à ce moment, ainsi qu'on l'a vu, il ne se nourrit plus aux dépens de son hôte. Les *Peltogaster*

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

qui ont porté un *Liriopsis* se reconnaissent aisément à ce que leur manteau offre un orifice, celui par lequel faisait effraction la partie externe du parasite. J'ai coupé l'ovaire de quatre de ces exemplaires. Chez deux d'entre eux, le tableau était le même que dans les cas où le *Liriopsis* était encore présent. Chez deux autres, au contraire, on constatait une reconstitution assez avancée de la glande; on peut conclure de là tout d'abord, qu'en fait cette reconstitution n'est probablement pas immédiate.

Dans l'un de ces deux ovaires en régénération, les ovules étaient chargés de sphérules vitellines et accompagnés de leur cellule compagne dont le protoplasme était resté hématéïphile. Les follicules et autres portions épithéliales avaient gardé l'aspect réticulé et renfermaient d'assez nombreux débris phagocytés. Une génération de jeunes ovules hématéïphiles était nettement différenciée. Ce qui distinguait surtout cette glande d'un ovaire normal, c'est qu'elle n'était pas compacte; les ovules n'y étaient pas contigus. Il restait entre eux encore bien des vides attestant une reconstitution récente.

Dans l'autre exemplaire en reconstitution, d'où proviennent les fig. 27—28, le tableau est tout analogue, mais la glande est plus compacte.

Ces faits suffisent à montrer que, quand le *Liriopsis* n'exerce plus son action atrophiante, l'ovaire tend à se reconstituer. La stérilisation du Rhizocéphale n'est donc que temporaire et, à cet égard, peut-être le terme de castration n'est-il pas entièrement approprié. Il ne s'agit en tout cas, comme on voit, que d'une castration temporaire.

Les *Danalia* exercent sur les Sacculines d'*Inachus scorpio* une action tout à fait parallèle, mais que j'ai moins étudiée. Qu'ils soient fixés sur la Sacculine même ou sur le Crabe, nous avons vu qu'ils doivent être considérés comme des parasites de la première. Ils détournent, de toute façon, à leur profit, des substances assimilées par la Sacculine. Il n'y a encore ici aucun contact direct entre le parasite et l'ovaire de l'hôte. Et cependant celui-ci s'atrophie, comme le montre l'étude de coupes de Sacculines portant un *Danalia* de grande taille. Souvent, d'ailleurs, l'effet est visible macroscopiquement. La Sacculine (ou une des Sacculines quand il y en a plusieurs) est recroquevillée et flétrie. Je n'ai pas étudié ici, s'il peut y avoir ensuite reconstitution. Les conditions naturelles sont moins favorables, car la Sacculine ayant nourri précédemment un *Danalia* ne

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

porte aucun stigmate révélateur, comme le *Peltogaster* ayant porté un *Liriopsis*.

Je dois avouer d'ailleurs que je n'avais pas songé tout d'abord à faire l'étude de ces phénomènes de castration parasitaire et que j'y ai pensé trop tardivement pour pouvoir les approfondir comme ils l'auraient mérité. J'avais laissé échapper ainsi divers matériaux qui eussent été intéressants. Les indications précédentes sont donc, en partie, une invitation à d'autres naturalistes de les reprendre spécialement.

Les deux exemples de *Danalia* et *Liriopsis* fournissent des conditions d'observation et d'expérimentation excellentes. Pour l'expérimentation, en particulier, rien ne serait plus aisé que de supprimer, à tel moment qu'on le désire, un *Danalia* et d'étudier l'état de la Sacculine, après qu'on lui aurait laissé un temps de reconstitution arbitrairement choisi: les *Danalia*, par leur volume et leur position, se prêtent beaucoup mieux à ces expériences que la plupart des autres Épicarides; d'autre part, la succession rapide et régulière des pontes des Rhizocéphales est une circonstance non moins favorable. Enfin les indications précédentes n'ont porté que sur l'ovaire. Il y aurait à étendre ces recherches au testicule.

1er Août 1907.

Index bibliographique.

Bonnier J. 1900 Contribution à l'étude des Épicarides. Les Bopyrinæ. in: Trav. Stat. Z. Wimereux Tome 8.

Buchholtz. 1866 Über *Hemioniscus balani*, eine Gattung parasitischer Isopoden. in: Zeit. Wiss. Z. 16. Bd.

Caullery. 1907a Sur les Liriopsidæ, Crustacés Isopodes (Épicarides) parasites des Rhizocéphales. in: C. R. Acad. Sc. Paris Tome 144.

—— 1907b La castration parasitaire produite sur les Rhizocéphales par les Cryptonisciens. in: C. R. Soc. Biol. Paris Tome 62.

Caullery & Mesnil. 1901 Recherches sur l'*Hemioniscus balani* Buchh., Épicaride parasite des Balanes. in: Bull. Sc. France Belg. Tome 34.

Cavolini. 1787 Memoria sulla generazione dei Pesci e dei Granchi.

Dana. 1852 United States Exploring Expedition during the years 1838—42 Vol. 13; Crustacea Part 2.

Delage. 1884 Évolution de la Sacculine. in: Arch. Z. Expér. (2) Tome 2.

Fraisse. 1877 Die Gattung *Cryptoniscus* Müller. in: Arb. Z. Inst. Würzburg 4. Bd.

Giard. 1874 Sur l'éthologie de *Sacculina carcini*. in: C. R. Acad. Sc. Paris Tome 79.

—— 1887 Sur les *Danalia*, genre de Cryptonisciens parasites des Sacculines. in: Bull. Sc. France Belg. Tome 18.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Giard. 1888 La castration parasitaire. ibid. Tome 19.
—— 1896 Exposé des titres et travaux scientifiques de A. Giard. Paris.
Giard & Bonnier. 1887 Contribution à l'étude des Bopyriens. in: Trav. Stat. Z. Wimereux Tome 5.
—— —— 1890 Prodrome d'une monographie des Épicarides du golfe de Naples. in: Bull. Sc. France Belg. Tome 22.
—— —— 1895 Sur les Épicarides parasites des Arthrostracés etc. ibid. Tome 25.
Gruvel. 1902 Cirripèdes. — Exp. du Travailleur et du Talisman.
Hansen H. J. 1895 Isopoden, Cumaceen und Stomatopoden der Plancton-Expedition. in: Erg. Plancton.-Exp. Bd. 2 G. c.
Hesse. 1864 Observations sur des Crustacés rares ou nouveaux des côtes de France (11e art.). in: Ann. Sc. N. (6) Tome 7.
Kossmann. 1872 Beiträge zur Anatomie der schmarotzenden Rankenfüßler. in: Verh. Würzburg. Physik. Med. Ges. (2) 4. Bd.
—— 1880 Zoologische Ergebnisse einer Reise in dem Küstengebiete des Rothen Meeres.
—— 1884 Neueres über Cryptonisciden. in: Sitzungsb. Akad. Berlin, XXII.
Lilljeborg. 1862 Les genres *Liriope* et *Peltogaster*. in: Nova Acta Soc. Sc. Upsala (3) 3. Bd.
Müller Fr. 1871 Bruchstücke zur Naturgeschichte der Bopyriden. in: Jena. Zeit. Naturw. 6. Bd.
Pérez Ch. 1900 Sur un Épicaride nouveau, *Crinoniscus equitans*. in: Bull. Sc. France Belg. Tome 33.
— 1903 Sur un Isopode parasite d'une Sacculine. in: Proc. Verb. Soc. Sc. Physiq. Nat. Bordeaux.
Potts F. A. 1906 The modification of the sexual characters of the Hermit-Crab caused by the parasite *Peltogaster* (Castration parasitaire of Giard). in: Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 50.
Rathke. 1843 Beiträge zur Fauna Norwegens. in: Nova Acta Acad. Leop.-Car. 20. Bd.
Sars G. O. 1899 An Account of the Crustacea of Norway. Vol. 2 Isopoda.
Smith G. Rhizocephala. in: Fauna Flora Golf. Neapel, 29. Monographie.
Steenstrup. 1854 Bemerkungen über die Gattung *Pachybdella* und *Peltogaster*. in: Arch. Naturg. 31. Bd.

Explication de la planche.

cr. cristallin.
cu, cuticule.
ec. ectoderme.
gc. ganglions cérébroïdes.
gl, organes glandulaires (? péri-anaux.
h. sacs hépatiques.
ip. intestin postérieur.
M. macrocytes.
m, muscles larvaires.
μ, muscles définitifs de la femelle.
n, chaîne nerveuse.
œ, œsophage.
ov, ovaire.
ovd, oviductes.
pg, pigment.
ph, phagocytes.
r. rectum.
t, testicules.
v, vésicule accollée à la chaîne nerveuse.
γ, noyaux en pycnose, provenant des ganglions cérébroïdes.
ϱ, rétine.
σ, sarcolytes.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Fig. 1—20. *Danalia curvata.*

Fig. 1. Centres nerveux céphaliques du mâle. G. 150.

Fig. 2. Coupe transversale passant par les ganglions cérébroïdes du mâle. G. 150.

Fig. 3. Coupe transversale du mâle, vers le milieu du thorax. G. 150.

Fig. 4. Coupe transversale de la même région, chez un individu allant subir la mue de la métamorphose (indiv. fig. C 1). Remarquer l'agglutination des spermatozoïdes à la périphérie des testicules, le développement des sacs hépatiques, les nouveaux muscles, etc. G. 150.

Fig. 5. Coupe transversale antérieure du thorax, à un stade analogue au précédent. Remarquer notamment l'épaississement de l'ectoderme et les nouveaux muscles. G. 150.

Fig. 6. Coupe transversale vers le niveau des fig. 3 et 4, chez un individu au stade de la fig. C 3 environ. Remarquer le grand développement du sac hépatique, l'un des oviductes, les ovaires et l'absence de la chaîne nerveuse. G. 150.

Fig. 7. Macrocytes: *a*, chez le mâle; *b*, au début de la métamorphose (stade fig. 4); *c*, après la métamorphose. Remarquer la disparition graduelle des réserves. G. 480.

Fig. 8. Fragment dorsal d'une coupe transversale, dans la région antérieure du thorax, chez un individu (fig. C 1), au moment de la mue de métamorphose. Remarquer les nouveaux muscles, les sarcolytes des anciens, parfois englobés dans des phagocytes *ph*, avec du pigment *pg*, les débris en pycnose *γ* de noyaux provenant des ganglions cérébroïdes. G. 700.

Fig. 9. Fragment d'une coupe transversale d'un individu en voie de métamorphose. montrant la prolifération de l'ectoderme et un sarcolyte de muscle larvaire, à côté d'un muscle nouveau. G. 1000.

Fig. 10. Un fragment de coupe d'un nouveau muscle. Remarquer la disposition serrée des noyaux dans le sarcoplasme périphérique (cf. autres fig.). G. 1000.

Fig. 11. Un sarcolyte, avec débris de noyaux en pycnose, inclus dans un phagocyte. G. 1400.

Fig. 12. Coupe de l'œil chez le mâle. G. 1000.

Fig. 13. Masses en résorption et en partie phagocytées, provenant de l'œil, au moment de la métamorphose (indiv. fig. C 1). On reconnaît notamment les débris de la rétine *ρ*, avec noyaux en pycnose. G. 1000.

Fig. 14. 1/2 coupe transversale de la chaîne nerveuse ventrale chez le mâle. Remarquer la minceur de l'ectoderme. G. 1000.

Fig. 15. 1/2 coupe transversale de la chaîne nerveuse ventrale, au moment où commence sa résorption. Remarquer de nombreux noyaux en pycnose. G. 1000.

Fig. 16. Portion périphérique de la coupe transversale d'un testicule, au début de sa régression (indiv. fig. C 1 et fig. 4). Les paquets de spermatozoïdes agglutinés paraissent bien englobés dans les cellules pariétales, fonctionnant comme phagocytes: dans la lumière du testicule, il n'y a pas d'agglutination. G. 1000.

Fig. 17. Coupe transversale du testicule, chez un individu venant de se métamorphoser (stade fig. C 3). Quelques rares spermatozoïdes se reconnaissent encore dans les cellules pariétales du testicule. Accollée à celui-ci, l'ébauche de l'ovaire. G. 1000.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Fig. 18. Coupe transversale de la trompe d'une jeune femelle (stade fig. C 4). Noter la coupe de nombreux muscles longitudinaux. G. 150.

Fig. 19. Portion plus grossie de la région * de la fig. 18. Noter la vésicule intimement accollée à la masse nerveuse. G. 480.

Fig. 20. Portion ventrale d'une coupe transversale, dans la région anale d'une femelle, montrant les organes glandulaires (?) péri-anaux. G. 90.

Fig. 21—23. *Liriopsis monophthalma.*

Fig. 21. Coupe transversale dans la région moyenne du mâle. Remarquer le développement des sacs hépatiques, plus considérable que chez *Danalia*, et l'ectoderme déjà épaissi. G. 150.

Fig. 22. 1/2 coupe transversale d'un autre mâle. Remarquer la prolifération de l'ectoderme et l'ébauche d'un oviducte *ovd.* G. 300.

Fig. 23. Ganglions cérébroïdes d'une jeune femelle (stade fig. F 4).

Fig. 24—28. Ovaire de *Peltogaster curvatus.*

Fig. 24. Fragment de coupe dans un ovaire normal de très jeune *Peltogaster* (n'ayant pas encore mûri d'ovules) non infesté par un *Liriopsis.* Noter le groupement des ovules par couples et l'aplatissement relatif des cellules folliculaires. G. 700.

Fig. 25. Fragment de coupe d'ovaire normal d'un *Peltogaster* adulte non infesté par un *Liriopsis* et renfermant, dans sa cavité incubatrice, des embryons à un stade moyen de développement. Les ovules mûrs sont pressés les uns contre les autres: de place en place, des groupes de couples d'ovules jeunes: les follicules sont très aplatis. G. 350.

Fig. 26. Fragment d'une coupe d'ovaire d'un *Peltogaster* portant un *Liriopsis* adulte et ne renfermant plus d'embryons dans sa cavité incubatrice Remarquer qu'il n'y a pas d'ovules mûrs, mais seulement des débris de vitellus, provenant d'ovules résorbés et le plus souvent englobés dans les cellules folliculaires très vacuolisées et hypertrophiées: il reste des ovules jeunes. G. 700.

Fig. 27. Fragment de coupe d'ovaire d'un *Peltogaster*, ayant porté un *Liriopsis* (qui a été énucléé à la fin de son cycle). L'ovaire du *Peltogaster* montre une réorganisation déjà avancée: les ovules sont par couples, dont l'une des cellules seule accumule du vitellus. G. 350.

Fig. 28. Portion plus grossie de la figure précédente, montrant des masses vitellines résiduelles d'ovules atrophiés, incluses dans des cellules folliculaires. G. 1400.

On trouvera des figures d'ensemble ou partielles de Cryptoniscians, complétant celles de ce mémoire, surtout dans Fraisse (77), Lilljeborg (62), et Smith (06, pl. 7).

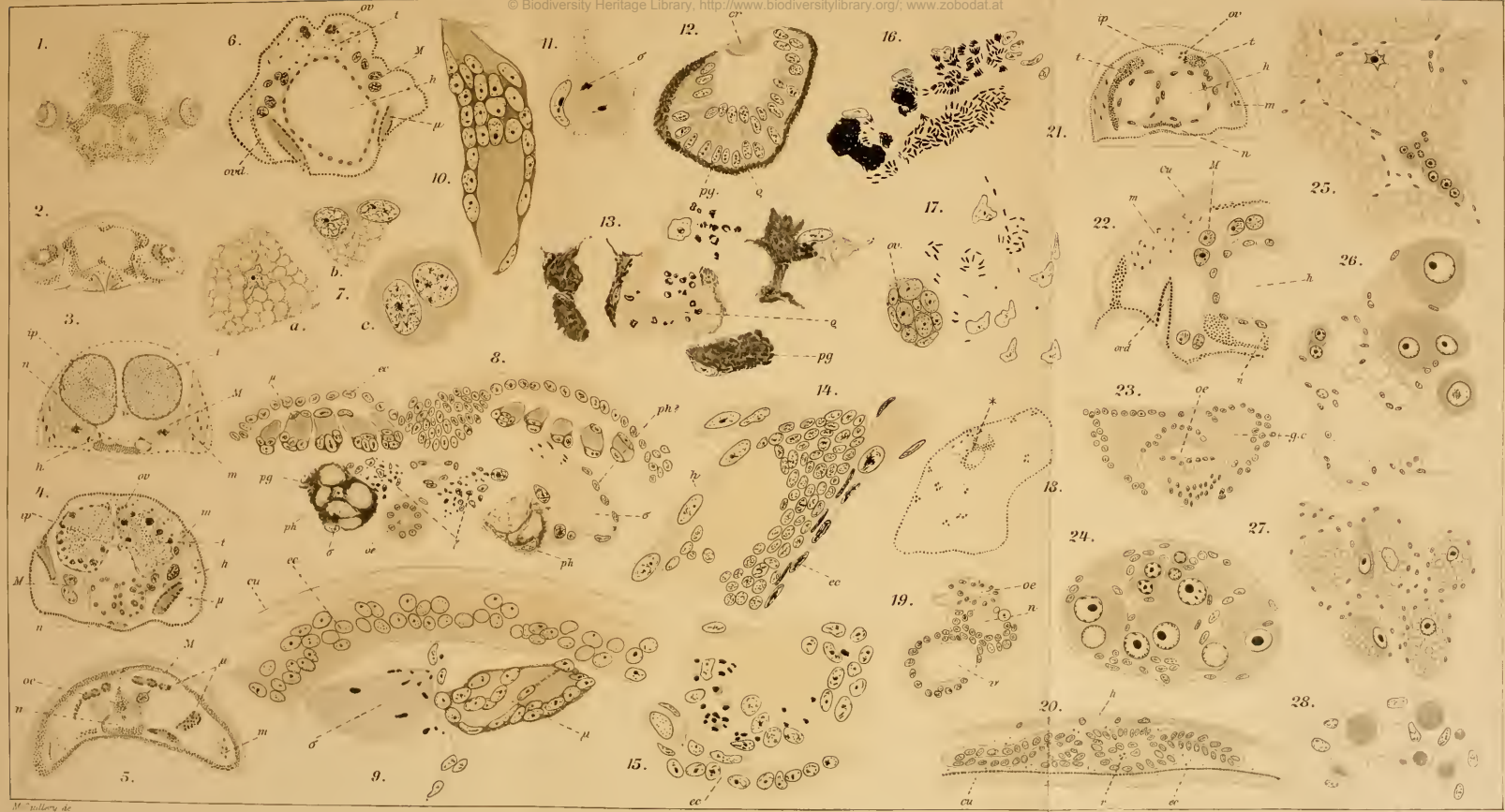
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Post-scriptum.

Les vues qui sont exposées au début de ce mémoire (pag. 585) sur la signification des Microniscidae, comme stades larvaires des divers Épicarides et non comme famille autonome, se trouvent vérifiées par une expérience que j'ai réalisée, en septembre dernier, à la Station Zoologique de Wimereux. Elle consiste à mettre en présence des larves épicaridiennes d'un Épicaride et des Copépodes du plancton. Au bout de quelques heures, on trouve, sur ceux-ci, de nombreux Microniscens. J'ai fait l'expérience avec les larves d'un Entoniscien (*Portunion Kossmanni* Gd. & Bonn.), mais il est probable qu'elle réussirait avec les autres Épicarides. Ce sont seulement certains Copépodes qui sont ainsi infectés. Les larves épicaridiennes se portent sur les Copépodes, dès les premières heures de leur éclosion. Pour plus de détails, cf. Caullery: Sur les phases du développement des Épicarides; vérification expérimentale de la nature des Microniscidae (C. R. Acad. Sc. Paris Tome 145, 7 oct. 1907, pag. 596—598).

5 novembre 1907.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Verlag v. R. Friedländer & Sohn Berlin

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel

Jahr/Year: 1906-1908

Band/Volume: 18

Autor(en)/Author(s): Caullery Maurice Gaston Corneil.

Artikel/Article: Recherches sur les Liriopsidae, Épicarides cryptonisciens parasites des Rhizocéphales. 583-643