

**Zeitschrift:** Verhandlungen der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft = Actes de la Société Helvétique des Sciences Naturelles = Atti della Società Elvetica di Scienze Naturali

**Herausgeber:** Schweizerische Naturforschende Gesellschaft

**Band:** 112 (1931)

**Artikel:** Les Rhizocéphales parasites des Pagures

**Autor:** Pérez, Charles

**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-90380>

### **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. [Siehe Rechtliche Hinweise.](#)

### **Conditions d'utilisation**

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. [Voir Informations légales.](#)

### **Terms of use**

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. [See Legal notice.](#)

**Download PDF:** 08.02.2025

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**

# Les Rhizocéphales parasites des Pagures

Par

CHARLES PÉREZ

Professeur de Zoologie à la Sorbonne  
Directeur de la Station Biologique de Roscoff

Avec 4 figures

Mesdames, Messieurs,

Mes premiers mots doivent être de reconnaissance. En m'invitant à assister à sa Réunion annuelle et à prendre la parole en séance plénière, la Société Helvétique des Sciences Naturelles m'a fait un honneur dont je sens tout le prix et dont je la remercie du fond du cœur. J'imagine que cet honneur s'adresse moins à ma personne qu'au Laboratoire de Roscoff, où j'ai chaque année le plaisir de recevoir des biologistes suisses et à nouer avec eux des relations de bonne amitié. Aussi ai-je choisi comme sujet de ma communication les recherches que j'ai poursuivies récemment à Roscoff, en les situant par rapport aux faits antérieurement acquis.

Les Rhizocéphales constituent un groupe de Crustacés inférieurs qui vivent en parasites sur les Crustacés Décapodes. Ces animaux sont extrêmement intéressants au point de vue de la biologie générale, à la fois en raison de leur spécialisation anatomique, de la dégradation comme on dit souvent, liée à leur vie parasitaire et qui les rend à première vue méconnaissables pour des Crustacés, et en raison de la complication de leur cycle évolutif, vraiment déconcertante pour des êtres aussi élevés en organisation.

Le type classique de ce groupe est la Sacculine, parasite des Crabes. Elle se présente sous la forme d'un sac orbiculaire aplati, fixé par un pédicule sous l'abdomen du Crabe. A l'intérieur d'une enveloppe appelée manteau, toute la masse viscérale du parasite se réduit à des organes génitaux, testicules et surtout ovaires vo-

lumineux; les œufs pondus sont incubés dans une cavité palléale, comprise entre la masse viscérale et le manteau, et qui s'ouvre à l'extérieur par un orifice cloacal diamétralement opposé au pédicule. Etant donné son point d'insertion, la Sacculine se trouve naturellement protégée par l'abdomen même de son hôte; quand celui-ci est femelle, le parasite occupe la place où seraient pondus les œufs du Crabe; s'il est mâle, la protection est presque la même, la Sacculine ayant pour effet de provoquer l'élargissement de l'abdomen de son hôte, en le rapprochant de la forme femelle. C'est là l'exemple même à l'occasion duquel GIARD a introduit le terme de castration parasitaire. Ce mot a eu parmi les biologistes une heureuse fortune, bien qu'il ne corresponde pas exactement à la réalité et qu'il ne réponde plus guère aux idées actuelles sur l'intersexualité.

Si l'on tire sur une Sacculine, elle cède assez facilement, en se détachant à la base d'insertion de son pédicule et laisse sous l'abdomen du Crabe un trou béant. C'est sans doute ce fait, joint à l'absence de caractères anatomiques bien nets, qui a poussé les premiers observateurs à voir dans la Sacculine une sorte d'Helminthe, suçant son hôte par une bouche située à la base du pédicule.

La véritable compréhension de la Sacculine se rattache à deux découvertes essentielles. FR. MÜLLER a montré que le sac externe n'est qu'une partie du parasite; celui-ci se prolonge intérieurement par un chevelu extrêmement compliqué de tubes rameux, les racines, insinués entre les viscères du Crabe jusqu'aux pédoncules de ses yeux, jusqu'au bout des ongles de ses pattes, et drainant les matériaux nutritifs de son sang au profit de la masse viscérale du parasite. On comprend que le Crabe épuisé cesse de muer et de grandir et soit incapable de mûrir ses propres œufs; ainsi s'explique la stérilité des femelles, qui n'est pas une véritable castration. Chez les mâles, où la Sacculine a moins d'influence directe sur la glande génitale elle-même, elle change la teneur du sang en graisse et la rend plus semblable à celle des femelles; c'est cette altération du métabolisme qui se traduit dans la morphologie externe par une perversion de même sens.

L'autre découverte essentielle est celle de THOMPSON: la larve qui sort de l'œuf incubé de la Sacculine est un nauplius, fort analogue à celui des Cirripèdes. Son évolution ultérieure, en vie na-

geuse dans le plancton, conduit à une forme cypris. La Sacculine est donc un Crustacé, voisin des Cirripèdes.

La transformation de la cypris en Sacculine adulte a été longtemps une énigme pour les zoologistes. Une idée assez naturelle portait à croire que la cypris devait se fixer sous l'abdomen du Crabe et y subir sur place une métamorphose de fixation analogue à celle des Anatifes ou des Balanes. La vérité — ce serait bien le cas de dire qu'elle n'est pas toujours vraisemblable — est autrement compliquée. C'est YVES DELAGE qui l'a découverte, dans un travail célèbre dont je ne retiendrai ici que l'essentiel. La cypris se fixe n'importe où sur un jeune Crabe venant de muer, en s'accrochant par une antenne à la base d'un poil. Aussitôt elle subit une métamorphose profonde: elle s'ampute d'une façon brutale de tous les organes de sa vie nageuse: rames de ses pattes, muscles moteurs, yeux, réserves nutritives, etc. . . . Elle ne conserve qu'une petite masse cellulaire indifférenciée, groupe de blastomères qui remonte à la segmentation de l'œuf et s'est conservé sans évoluer davantage à travers tous les stades de la vie nageuse. Par des processus qu'il serait trop long d'exposer ici en détail, cette masse cellulaire est inoculée, comme par une poire à injection, à l'intérieur de l'organisme du Crabe. Elle est sans doute assez petite pour pouvoir être transportée passivement par le courant sanguin du Crabe et elle arrive finalement dans les sinus interviscéraux où le sang stagne, et où elle se fixe sur l'intestin. Nous la retrouvons alors, comme l'a montré SMITH, glissant d'avant en arrière le long de cet organe, en même temps qu'elle grandit, poussant ses premières racines et aboutissant enfin à sa place d'élection, où elle constitue la jeune Sacculine interne, que DELAGE avait déjà vue, et qui deviendra externe à l'occasion d'une mue du Crabe qui la porte.

Les Pagures ou Bernards l'Ermite sont affectés par des parasites très analogues à la Sacculine, que l'on a longtemps groupés sous l'appellation générique commune de Peltogaster. Eux aussi sont constitués par un sac externe réuni par un pédicule d'insertion à un système rameux de racines internes: celles-ci sont colorées en vert intense par un pigment particulier.

L'examen attentif des caractères anatomiques du sac viscéral a conduit DUBOSCQ à séparer les Peltogaster proprement dits, parasites des Eupagurus, des Septosaccus, parasites des Diogenes.

Mais l'étude de la ramification des racines n'avait jamais été entreprise jusqu'ici. Je me suis attaché, par des dissections minutieuses, exécutées sous le microscope binoculaire, à enlever peu à peu tous les viscères et le tissu conjonctif du Pagure, de manière à ne laisser subsister que les racines du parasite. J'ai pu ainsi mettre en évidence une opposition complète entre les types de ramification qui caractérisent respectivement les parasites des Eupagurus et les parasites des Diogenes (fig. 1); la coupure générique n'en apparaît que mieux justifiée.

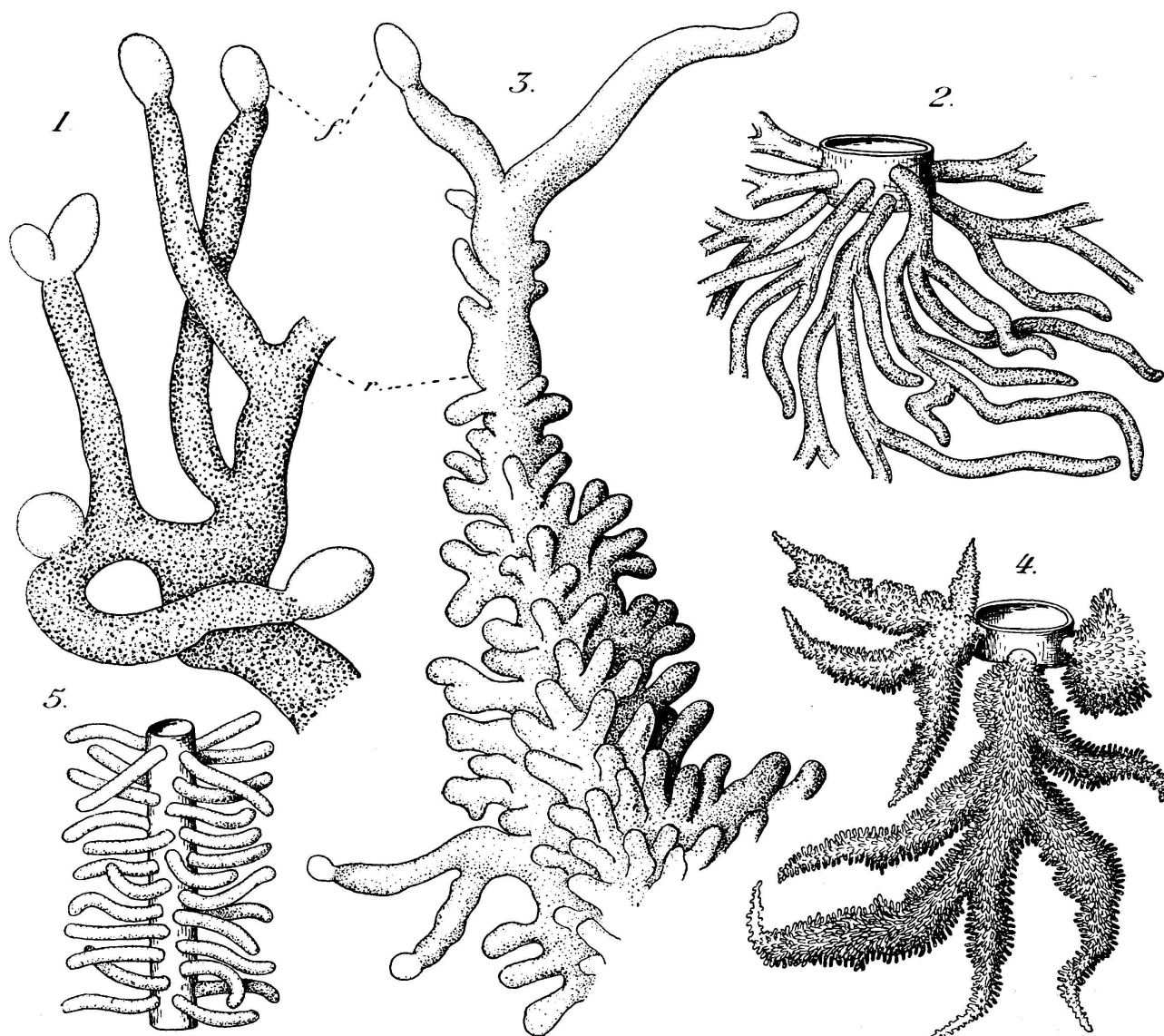


Fig. 1. Divers types de ramification des racines. 1 = Racines thoraciques de Peltogaster: *r* = racines vertes; *f* = follicules incolores. — 2 = Tronçon de l'axe abdominal des racines. — 3 = Extrémité d'une racine de Septosaccus. — 4 = Tronçon de l'axe abdominal des racines du Septosaccus. — 5 = Tronçon de l'axe abdominal des racines du Chlorogaster.

Tous les types dont nous avons fait mention jusqu'ici Sacculines et Peltogaster, ont ceci de commun qu'une fois arrivés à l'état adulte, ils s'y maintiennent assez longtemps et produisent successivement plusieurs pontes; en effet, pendant qu'une ponte est incubée dans la cavité palléale, la masse viscérale se gonfle à nouveau, l'ovaire amenant à maturité une nouvelle poussée d'ocytes; et à peine les nauplius ont-ils été libérés qu'en quelques heures se produit une mue du manteau, puis la ponte des œufs qui sont autofécondés. C'est seulement après un temps assez long que le parasite arrive au terme normal de son existence: après avoir libéré un dernier essaim de nauplius, le sac viscéral externe se flétrit et tombe, laissant tout d'abord sur son hôte une cicatrice béante, qui se ferme ensuite peu à peu. Le système des racines garde au contraire un certain temps encore sa vitalité et ne disparaît qu'à la longue après une dégénérescence qui ne progresse que très lentement.

Les Pagures peuvent encore être parasités par un autre type de Rhizocéphales auquel sera particulièrement relatif mon exposé d'aujourd'hui. C'est encore une forme longtemps confondue avec les espèces précédentes sous l'appellation commune de Peltogaster; mais qui mérite, comme vous allez voir, de constituer un genre spécial, et sans doute même une famille autonome. L'espèce que j'ai étudiée s'observe généralement, sur nos côtes océaniques, comme parasite de l'Eupagurus cuanensis; dans la Méditerranée elle s'attaque aussi à l'Eupagurus excavatus. Elle a été pour la première fois signalée en France par HESSE qui lui a donné le nom fort heureusement choisi de Peltogaster tau, signalétique de la forme en T du sac viscéral. Mais peu de mois auparavant, le Suédois LILLJEBORG l'avait rencontrée sur les côtes scandinaves et l'avait appelée Peltogaster sulcatus. DUBOSCQ enfin, en considération de la forme du sac et du fait que les racines sont incolores ou jaunâtres au lieu d'être vertes, a proposé de créer un genre spécial sous le nom de Chlorogaster. De sorte que finalement le nom régulier de l'espèce est: Chlorogaster sulcatus (LILLJEBORG).

J'ai fait, pour cette espèce aussi, des dissections du système radiculaire, comme celles que j'ai signalées plus haut. Elles sont ici particulièrement difficiles, aucune couleur ne distinguant les racines des viscères du Pagure. J'ai dû avoir recours à des artifices consistant à installer sur la préparation fraîche quelques

gouttes d'un fixateur, liquide de Bouin par exemple, au fur et à mesure que la dissection avance, de manière à coaguler et à rendre ainsi apparentes quelques épaisseurs de cellules. On constate ainsi que le pédicule du sac viscéral se branche en T sur un axe longitudinal des racines; celui-ci s'insinue dans l'abdomen entre les viscères et porte de toutes parts de courtes ramifications insérées à angle droit, qui lui donnent l'aspect d'un long goupillon. Vers l'avant, cet axe remonte dans le thorax en ne donnant que des ramifications grèles irrégulières et il se perd finalement dans un lacis de racines très fines, feutrées autour du début de l'intestin moyen. Cette allure toute spéciale des racines justifie à nouveau la création du genre *Chlorogaster*. Mais, de toutes les particularités des *Chlorogaster*, la plus remarquable, au point de vue de la biologie générale, est la multiplicité des sacs viscéraux que l'on observe simultanément sur un même *Pagure* infesté.

Les *Sacculines*, les *Peltogaster*, sont, en règle tout à fait générale, des parasites solitaires. Souvent même, dans beaucoup de stations, ce sont des parasites rares. La grande majorité des individus de l'espèce hôte sont indemnes; quelques-uns seulement sont parasités et on considère comme une heureuse chance de les rencontrer. A fortiori est-il exceptionnel de trouver un hôte qui porte simultanément deux parasites, encore plus rarissime d'en trouver un qui en porte trois.

Au contraire, en ce qui concerne les *Chlorogaster*, la grande majorité des individus de l'espèce hôte étant indemne, pour ceux qui sont parasités c'est l'exception de tout à l'heure qui devient la règle et la règle qui devient l'exception: il est tout à fait anormal de rencontrer un *Pagure* porteur d'un seul sac solitaire; ordinairement il y en a côte à côte 3 ou 4 ou davantage: 8, 10; ou jusqu'à 15 ou 20. A la dissection on constate que chacun d'eux a un axe radulaire propre, avec goupillon dans l'abdomen, se ramifiant pour son compte dans le thorax et se perdant finalement dans le feutrage péri-intestinal. D'autre part, tous les sacs simultanés sont au même stade évolutif, par exemple tous en train de pondre ou tous en train d'émettre leurs nauplius à terme.

Comment expliquer cette singularité? La première idée qui se présente à l'esprit est de considérer chaque sac avec ses racines personnelles comme un individu, homologue d'un vrai *Peltogaster* et ayant eu même évolution, c'est-à-dire résultant de l'ino-

culation d'une larve cypris. La multiplicité des sacs externes implique alors une infestation multiple et leur identité de phase suggère une égalité d'âge; l'infestation multiple a dû être en plus simultanée.

Au point de vue théorique, un pareil fait n'est pas absolument impossible. Il est évident qu'un tropisme particulier (entendu comme un ensemble coordonné de réflexes) doit diriger les larves cypris vers les Pagures de l'espèce hôte. Et si l'on imagine, hypothèse assez naturelle, qu'un Pagure donné ne soit, au cours de sa vie, réceptif à l'infestation que pendant des périodes très limitées, les instants qui suivent les mues, c'est uniquement pendant une des ces périodes que les cypris attirées peut-être en essaim vers lui, réussiront à s'inoculer; après une pénétration presque simultanée elles évolueront ensuite d'une manière synchrone pour aboutir à des sacs viscéraux, réglés les uns sur les autres en correspondance de phase.

Mais si une pareille conception correspond à la vérité, il est tout de même bien singulier que ne soit pas plus souvent réalisé le cas où une seule cypris viendrait, au bon moment, s'inoculer à un Pagure et donnerait finalement un seul sac solitaire. La question peut d'ailleurs être serrée de plus près par une petite discussion mathématique.

Reprenons d'abord le cas d'un parasite normalement solitaire comme une Sacculine ou un Peltogaster. Si, dans une station donnée, le parasite infeste par un exemple 1 % des individus, on pourra s'attendre à trouver une infestation double dans 1 % de 1 % soit 1 pour 10,000, une infestation triple dans 1 pour 1,000,000 des individus. Supposons qu'ayant fait la statistique de l'infestation sur un très grand nombre d'individus pris au hasard, on en figure les résultats par rapport à deux axes de coordonnées: inscrivons sur l'axe des  $x$ , à des intervalles égaux, les nombres entiers successifs et faisons correspondre à chacun d'eux le sommet d'une ordonnée proportionnelle au nombre d'individus rencontrés porteurs d'un nombre de parasites égal à l'abscisse. Le polygone de fréquence ainsi obtenu jalonne par ses sommets une courbe dont l'allure rappelle de près l'inverse d'une exponentielle. On peut dire qu'une pareille courbe est le signe mathématique d'une infestation parasitaire où chaque cypris inoculée donne naissance à un sac viscéral adulte.



Or, confrontons maintenant avec ces considérations théoriques le résultat empirique de la statistique relative au Chlorogaster (fig. 2). Le polygone de fréquence jalonne par ses sommets une courbe de QUÉTELET dont le maximum correspond à l'abscisse 5. C'est-à-dire qu'à ROSCOFF le cas de beaucoup le plus fréquent est de rencontrer un Pagure portant simultanément cinq sacs de Chlorogaster, tandis qu'au fur et à mesure qu'on considère des individus portant un nombre de parasites plus éloignés de cinq dans un sens ou dans l'autre, le nombre de ces individus est de plus en plus petit. Une pareille courbe unimodale répond à la fluctuation d'un caractère qui obéit au hasard. La constatation de ce résultat empirique suffit à elle seule à montrer avec évidence que l'hypothèse d'une infestation multiple est inadmissible. L'infestation doit être unique, réalisée par l'inoculation d'une seule cypris; mais elle doit être suivie d'un processus qui réalise la multiplicité des sacs externes, l'ordre de cette multiplicité étant régi par le hasard.

G. SMITH avait déjà été amené à considérer comme probable une infestation unique et il avait imaginé que la multiplicité ultérieure résultait d'un morcellement de la masse parasitaire inoculée en autant de germes individuels qu'on voit ensuite apparaître de sacs viscéraux externes. Ce serait un mécanisme analogue à celui que l'on désigne sous le nom de polyembryonie. La polyembryonie vraie consiste, comme on sait, dans la fragmentation du massif cellulaire encore indifférencié, résultant de la segmentation d'un œuf, en plusieurs massifs secondaires dont chacun est susceptible de donner ensuite un embryon puis un individu complet. Dans le cas présent, l'état indifférencié du germe inoculé par la cypris, les conditions de nutrition directe et facile que trouve ce germe dans l'organisme de son hôte, sont des circonstances analogues à celles où l'on observe la polyembryonie et qui permettent par conséquent d'envisager cette hypothèse. Il faut toutefois remarquer que ce serait une multiplication polygerminale bien singulière, en ce qu'elle succéderait non à la segmentation d'un œuf, mais à une longue existence larvaire libre sous la forme unipersonnelle déjà très différenciée d'un nauplius puis d'une cypris.

Les faits évolutifs que j'ai pu découvrir, s'ils n'excluent pas totalement la possibilité d'une multiplication multigerminale, montrent du moins qu'il n'est pas nécessaire d'avoir recours à cette hypothèse. En tête de son célèbre mémoire sur la Sacculine, Y. DELAGE

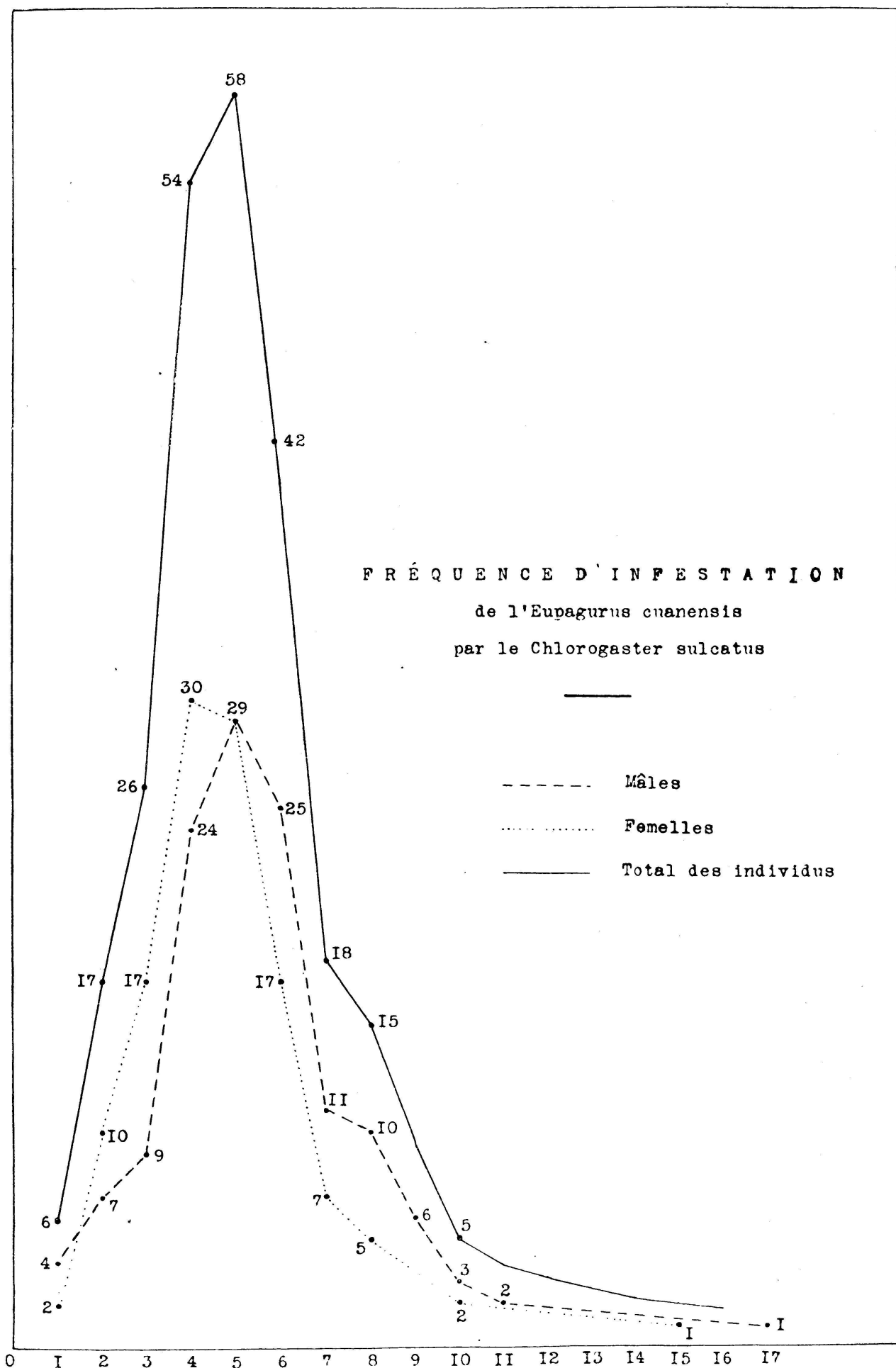


Fig. 2. Fréquence d'infestation des Pagures par des sacs multiples de *Chlorogaster*.

écrivait: «La nature s'observe, elle ne se devine pas!» Je pourrais reprendre ici ces paroles.

La manière didactique la plus claire pour continuer mon exposé sera sans doute de suivre l'ordre chronologique dans lequel les faits décisifs se sont successivement révélés à moi et ont peu à peu dissipé le mystère.

Premier fait important: alors que, chez les Sacculines et les Peltogaster, le sac viscéral persistant incube l'une après l'autre plusieurs pontes, chez le Chlorogaster chaque sac n'incube qu'une ponte unique. Pendant que se fait l'incubation de cette ponte, l'ovaire de la masse viscérale, au lieu de se développer, s'atrophie. Au moment où les nauplius sont libérés, la masse viscérale est toute ratatinée; les sacs externes, vidés à peu près simultanément, ont un aspect fripé et flétri; ils se désarticulent à leur point d'insertion et ne tardent pas à tomber, laissant à la surface de l'abdomen du Pagure autant de cicatrices ouvertes qu'il y avait auparavant de sacs simultanés.

L'observation d'un fait capital remonte à l'été d'il y a deux ans. J'avais entre temps porté mon attention sur les caractères différenciels des sexes chez les Pagures, et je fus surpris de rencontrer un Eup. cuanensis mâle, apparemment exempt de tout parasite, et dont les pléopodes présentaient des anomalies intersexuées. En l'examinant avec plus de soin, je remarquai sur son abdomen cinq cicatrices bien reconnaissables et déjà fermées; il avait donc, depuis un certain temps déjà, perdu cinq sacs de Chlorogaster. Etant données les idées que je me faisais à cette époque, j'interprétais la chute des sacs comme marquant le terme naturel de l'évolution du parasite et le début de la guérison de l'hôte. Le Pagure allait donc me fournir un stade intéressant de la résorption des racines et comme je n'avais pas le temps de le fixer séance tenante, je lui redonnai une coquille et le remis en aquarium. A quelques jours de là, je m'aperçus un matin que le Pagure avait mué. La chitine exuviée avait entraîné avec elle les cinq cicatrices sigillaires; c'était bien ce que j'attendais. Quant au Pagure, avançant d'une étape vers sa guérison, il devait maintenant présenter un abdomen réparé, dont les téguments auraient recouvert une complète intégrité. Quelle ne fut pas ma surprise en constatant, au contraire, qu'il n'en était rien. Sensiblement aux mêmes places où il avait auparavant porté les cicatrices, il présentait

maintenant sa peau nouvelle perforée, comme à l'emporte-pièces, de cinq fenêtres rondes, comme les hublots d'un navire; et au niveau de chacune d'elles affleurerait un anneau couleur de chair pâle, tranchant nettement sur la peau même du Pagure, toute guillochée de chromatophores variés.

Transporté de joie autant que de surprise, j'eus tout de suite l'intuition qu'allait se produire un fait décisif et porteur de lumière. Je ne voulus pas en garder égoïstement le spectacle pour moi seul et j'appelai mon assistante pour en être avec moi le témoin: « Vous voyez, lui dis-je, ces fenêtres; eh! bien, par chacune d'elles va sortir un jeune sac de *Chlorogaster*. » En effet, au cours de l'après-midi, ma prédiction se réalisa comme je l'avais annoncée.

Ainsi donc, si les sacs externes n'incubent chacun qu'une seule ponte, en revanche ils sont remplacés après leur chute par une nouvelle poussée de sacs jeunes qui pondront une fois à leur tour.

Cette première observation m'ayant mis en présence d'un remplacement équinumérique et, à ce que je crus, en coïncidence exacte des points d'insertion, je me suis imaginé qu'il s'agissait d'une régénération des sacs viscéraux, à partir de racines persistant telles quelles et assurant la nutrition des poussées successives de sacs externes. Mais c'était là une idée trop simpliste et qu'il a fallu abandonner devant les faits. L'été de l'an dernier a été consacré à découvrir, par des dissections attentives, quels sont, à l'intérieur du Pagure, les processus qui préparent la sortie d'une nouvelle poussée de sacs externes. Et voici ce que j'ai observé.

Les racines n'ont pas plus d'existence durable que les sacs externes auxquels elles correspondent, leur atrophie commence avant même que soit achevée l'incubation de la ponte dans le sac externe, et dès la chute de celui-ci, elles disparaissent par une dégénérescence rapide. Chaque poussée de sacs a donc ses racines particulières. Il ne s'agit pas d'une simple régénération, mais bien à chaque fois d'une reconstitution de l'appareil tout entier, et celle-ci s'organise d'une façon précoce, bien avant le moment où elle se manifestera par la sortie de ses sacs viscéraux.

Disséquons en effet un Pagure porteur de *Chlorogaster* en train d'incuber une ponte (fig. 3). A chaque sac externe (I) correspond un système de racines avec son goupillon abdominal. En

outre la poussée suivante (II) est déjà en place, sous forme d'un certain nombre de tubes longitudinaux, qui remontent dans le thorax jusqu'au feutrage péri-intestinal. Chacun d'eux n'émet encore, dans sa région antérieure, que quelques courtes ramifications assez pauvres et représente, dans sa partie abdominale postérieure, insinuée entre les viscères, l'amorce d'un futur goupillon, mais provisoirement réduit à son axe seul, sans aucune digitation transver-

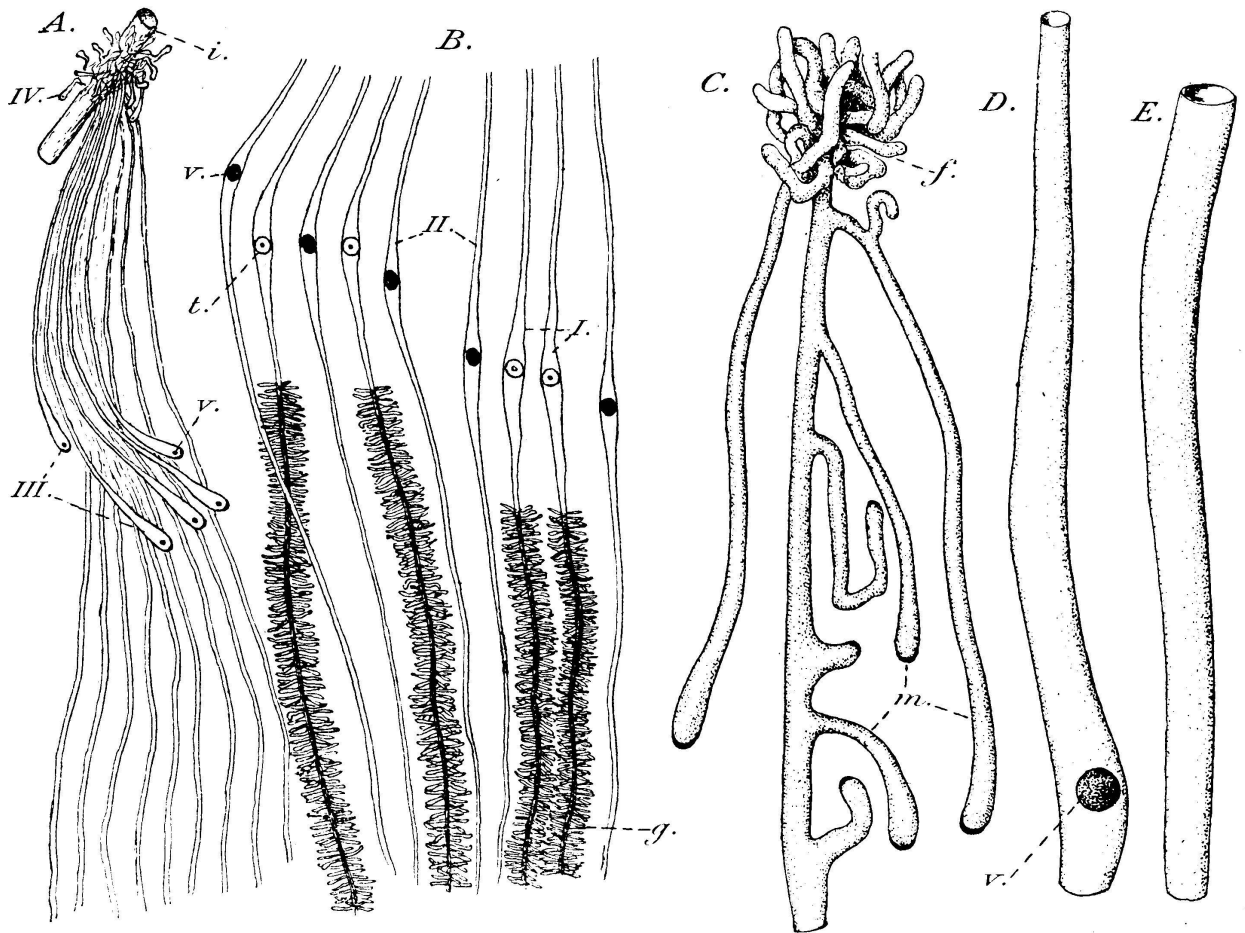


Fig. 3. Diagrammes de dissections de *Chlorogaster*. A = région thoracique, B = région abdominale, I—IV, les poussées successives présentes simultanément. — C.-D.-E. = trois tronçons successifs d'un système radulaire II; f = feutrage péri-intestinal; g = goupillon; i = intestin du Pagure; m = massue de ramification; t = origine du pédicule d'un sac externe; v = bourgeon de masse viscérale.

sale. Tout ce nouveau système est flottant dans le coelome, sauf en un point où le tube longitudinal adhère à la face interne des téguments du Pagure. En ce point, qui correspond au futur orifice de sortie du sac viscéral de remplacement, celui-ci est déjà ébauché, à l'intérieur du tube creux de l'axe radulaire, sous forme d'un

bourgeon, dont l'organogénèse est précoce et qui affecte suivant son étape de développement l'aspect d'un ovoïde court ou d'un boudin plus ou moins allongé.

Dans la partie antérieure de l'abdomen et dans le pédicule qui la relie au thorax, la dissection met en outre en évidence les amorces de la poussée suivante (III), sous forme d'un bouquet de tubes creux, en ampoules, dont les cols étirés viennent du thorax, tandis que les panses renflées se dirigent vers l'arrière, munies à leur extrémité d'un sommet végétatif épaissi et contiennent chacune dans leur cavité, attenant à la paroi, un massif compact, à peu près sphérique, bourgeon du futur sac viscéral correspondant.

Enfin, dans le thorax même, où les tiges antérieures de tous les systèmes radiculaires précédents viennent se perdre dans le feutrage péri-intestinal, on voit émaner aussi de ce feutrage de courtes massus plus grêles (IV), de tailles et de directions diverses, et dont les plus grandes, orientant d'une manière manifeste leur panse vers l'arrière, contiennent à leur intérieur, en situation subterminale, un massif plein, né par foisonnement profond de la paroi, première annonce d'un bourgeon de sac viscéral encore ultérieur.

Chaque individu disséqué présente une variante personnelle de ce schéma général: plus les embryons incubés dans les sacs externes I sont avancés, plus les bourgeons II sont volumineux et différenciés, plus les ampoules III s'allongent dans l'abdomen, plus les massues IV sont elles-mêmes développées.

Ainsi, dans un Pagure infesté par un *Chlorogaster*, quatre poussées successives au moins de sacs viscéraux sont présentes simultanément. Et, en récapitulant les divers états fournis séparément par la dissection d'un grand nombre d'individus, on peut reconstituer l'histoire complète d'un sac viscéral et de ses racines. Un diverticule aveugle, issu du feutrage des racines péri-intestinales, renfle son extrémité en massue et s'insinue, du thorax vers l'abdomen, dans une sorte de canal où passent déjà, avec le tube digestif et la chaîne nerveuse du Pagure, les axes longitudinaux des systèmes radiculaires précédents. Puis, par prolifération subterminale de la paroi, naît dans la panse la première ébauche d'une future masse viscérale. L'organogénèse de ce bourgeon est très précoce, et notamment la future cavité palléale s'y indique

très tôt (fig. 4). Ensuite se forme par imagination une cavité périsomatique, dont la paroi extérieure forme autour du bourgeon viscéral une sorte d'ammios. L'orifice de cette invagination reste toujours ouvert et la lèvre de son bord constitue comme la margelle circulaire d'un puits par lequel on pénètre dans la cavité périso-

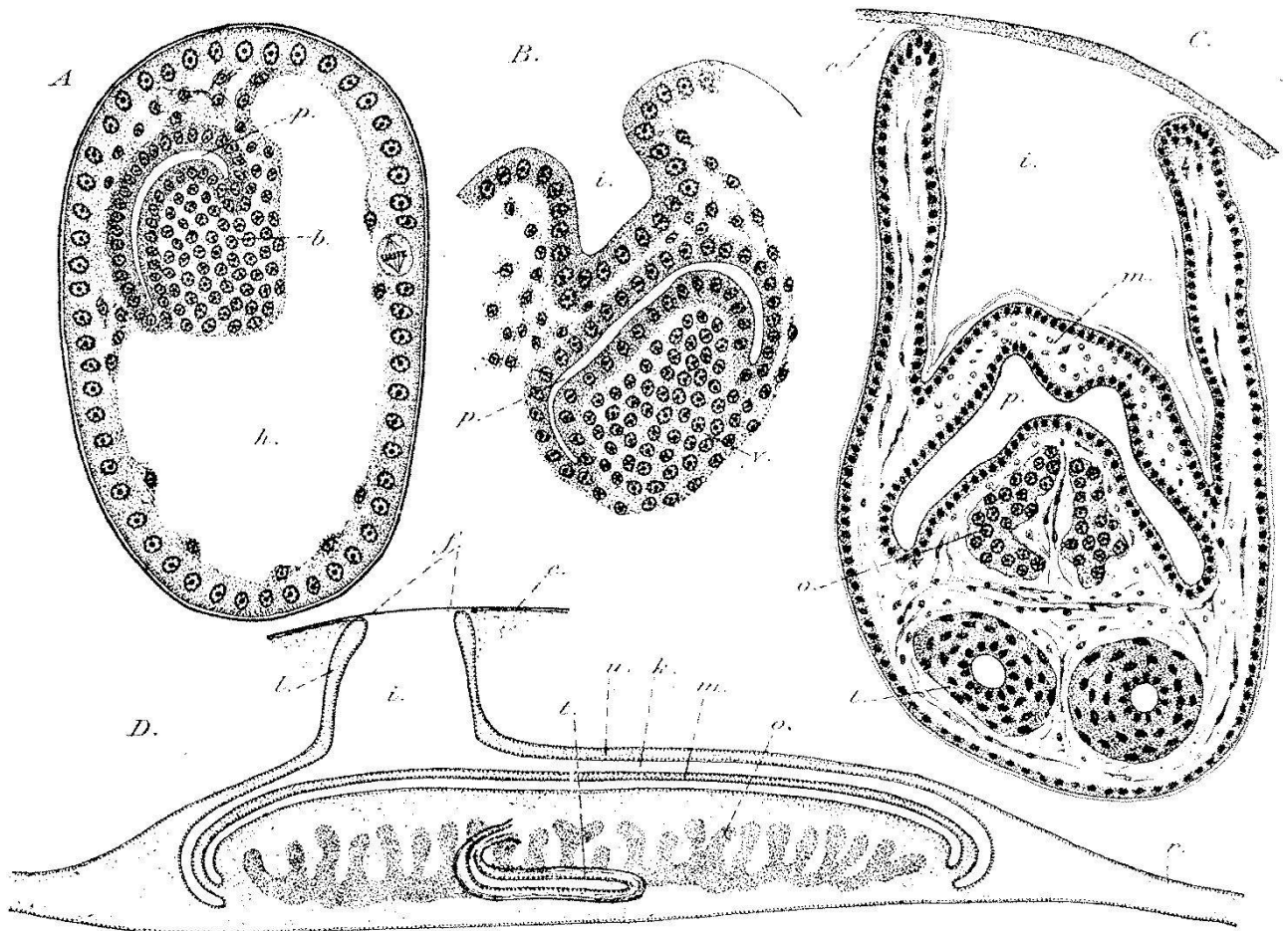


Fig. 4. Organogénèse du Chlorogaster. *A* = coupe transversale d'une massue; formation de la cavité palléale = *p*; *B*, invagination de la cavité périsomatique = *i*; *C* = coupe transversale d'un bourgeon âgé; *D* = diagramme longitudinal d'un bourgeon prêt à devenir externe; *b* = bourgeon viscéral; *c* = chitine du Pagure; *f* = fenêtre; *h* = cavité de la massue; *k* = cavité périsomatique; *l* = lèvre du goulot de la volve; *m* = manteau; *o* = ovaire; *p* = cavité palléale; *r* = axe des racines; *t* = testicule.

matique. C'est le bord de cette margelle qui vient prendre adhérence avec la face interne des téguments du Pagure, en s'insinuant jusqu'à toucher la chitine et en refoulant sur son pourtour l'hypoderme et le tissu conjonctif sous-jacent. A partir de ce mo-

ment le bourgeon viscéral est fixé par rapport à la surface tégumentaire du Pagure et le puits d'invagination annonce déjà la voie par laquelle se fera la sortie du sac externe. Quant au sommet végétatif de l'ancienne massue, il continue sa croissance vers l'arrière en donnant un tube régulièrement calibré, axe du futur goupillon, dont les ramifications latérales ne commenceront à pousser qu'à peu près au moment de la chute des sacs viscéraux de la poussée précédente.

Il résulte de ce qui vient d'être dit des connexions entre l'ébauche du parasite et les téguments de son hôte, que celui-ci ne peut plus sécréter de chitine à l'intérieur de la margelle du puits d'invagination. Ainsi s'explique la formation d'une fenêtre circulaire, correspondant à chaque bourgeon viscéral, préparant d'avance l'orifice taillé à l'emporte-pièces que la mue du Pagure mettra à nu. Le bourgeon n'aura plus qu'à sortir à l'extérieur en se dévaginant par cet orifice, tandis que la volve périsomatique s'effacera par rétraction.

Très souvent la nouvelle poussée de sacs externes est équinumérique à celle qu'elle remplace, et les fenêtres sont assez voisines des cicatrices correspondant aux pédicules des sacs précédents pour simuler une exacte substitution. Mais un examen attentif montre qu'il n'y a pas coïncidence exacte; le voisinage intime n'est même pas constant et le remplacement nombre pour nombre n'est pas davantage nécessaire. Aux alentours du nombre cinq, qui est le plus fréquent, on observe souvent un remplacement équinumérique; mais en multipliant les dissections, on rencontre aussi des cas où le nombre de la poussée prochaine est supérieur ou inférieur à celui des sacs externes. Il y a donc là un caractère fluctuant influencé par la vigueur du parasite, peut-être aussi par son âge, compté depuis l'origine de l'infestation du Pagure.

Un point reste encore que mes dissections ne m'ont pas permis d'élucider à fond, ce sont les connexions mutuelles des divers systèmes radiculaires simultanés ou successifs. Fragile et dense, le feutrage péri-intestinal est fort malaisé à débrouiller. La présence de massues insérées sur la partie antérieure d'un axe radulaire principal s'observe toutefois assez fréquemment. Elle suggère avec force que les poussées successives naissent les uns des autres et sont en continuité de tissu. On conçoit aisément diverses techniques, microinjection ou reconstitution d'un modèle solide d'après



une série de coupes, qui permettraient sans doute d'arriver sur ce point à une certitude.

En résumé, l'ensemble des faits exposés me paraît conduire à l'interprétation suivante du cycle des *Chlorogaster*. L'infestation est produite, comme chez tous les autres Rhizocéphales, par l'inoculation d'une cypris unique. Celle-ci donne naissance à un système radiculaire permanent, le feutrage péri-intestinal, à partir duquel bourgeonnent, par poussées discontinues successives, les groupes des sacs viscéraux simultanés. Ce que l'on sait des *Thompsonia* autorise tout à fait cette interprétation et la fluctuation du nombre des bourgeons d'une même poussée fournit d'une manière tout à fait satisfaisante la condition, régie par le hasard, qu'exige comme nous l'avons vu, la statistique des cas observés.