

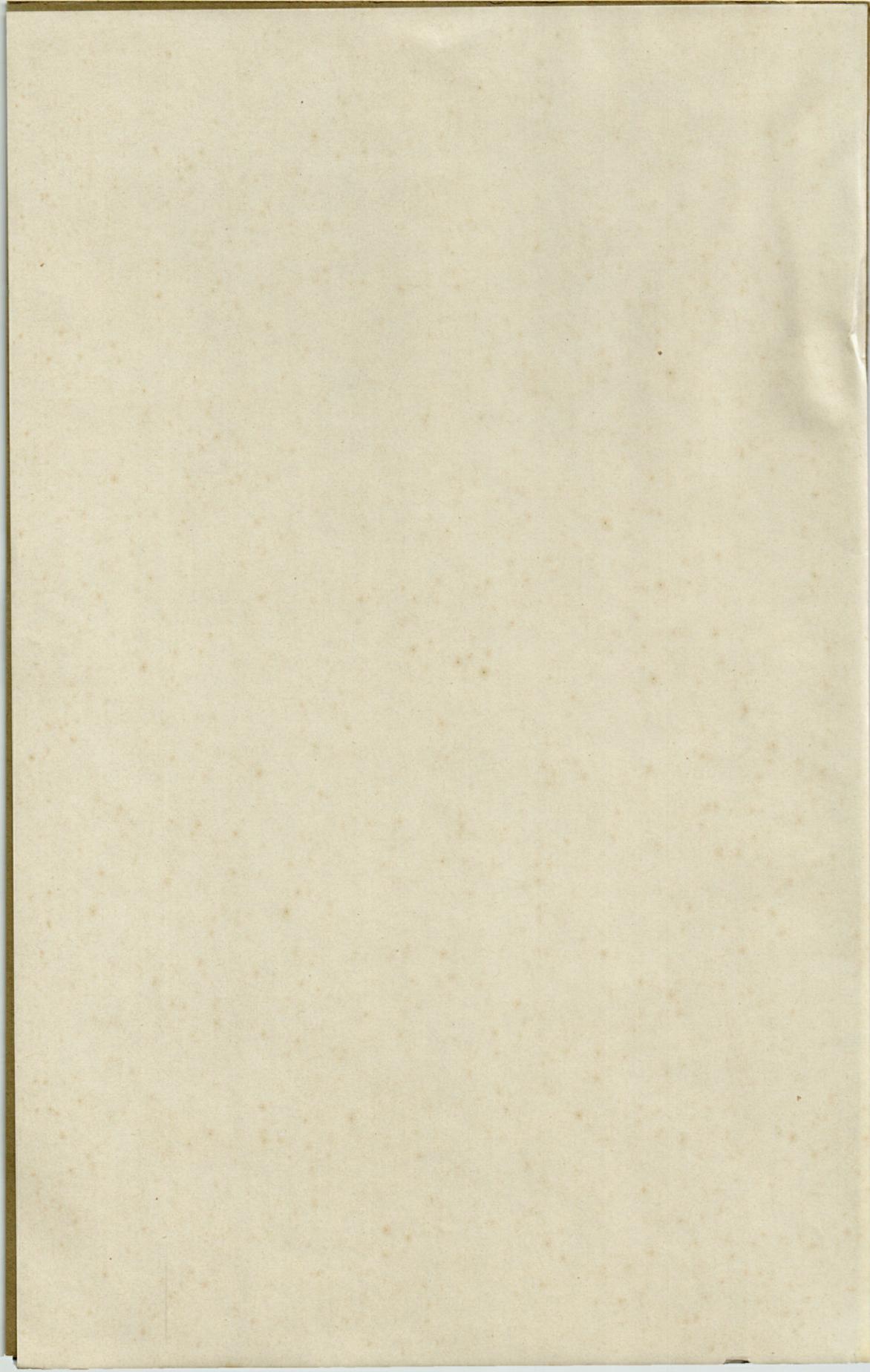
JEAN-PIERRE CHANGEUX

**Contribution à l'étude
des animaux associés
aux Holothurides**



HERMANN

115, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, PARIS VI



ACTUALITÉS
SCIENTIFIQUES ET INDUSTRIELLES

1284

UNIVERSITÉ DE PARIS
LABORATOIRE ARAGO 1960

JEAN-PIERRE CHANGEUX

**Contribution à l'étude
des animaux associés
aux Holothurides**



HERMANN

115, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, PARIS VI

JEAN-FERRÉ (GÉNÉRAL)

Contribution à l'étude
des animaux associés
aux Holothurides



© 1961 HERMANN PARIS

Droits réservés pour tous pays y compris l'U.R.S.S.

115, Boulevard Saint-Germain, Paris 1^{er}

PRÉFACE

Avant de commencer l'exposé de ces recherches, je veux exprimer ma profonde gratitude à Monsieur le professeur GRASSÉ, Membre de l'Institut, qui a bien voulu s'intéresser à mon travail et en juger les résultats.

Monsieur le professeur PETIT a toujours bien voulu m'accueillir au Laboratoire de Banyuls et mettre à ma disposition un matériel souvent fort rare et coûteux. Je tiens à le remercier bien vivement pour toutes les facilités qu'il m'a accordées de la manière la plus généreuse.

Je désire remercier également Monsieur le professeur LAMOTTE pour les nombreux conseils dont il m'a gratifié et l'aide matérielle qu'il m'a dispensée.

Mais je ne pourrais évaluer, tant elle est grande, ma dette de reconnaissance envers Monsieur DELAMARE DEBOUTTEVILLE, Sous-Directeur du Laboratoire Arago, qui il y a 3 ans, alors que je n'avais aucune fonction scientifique, me confia le thème de ce travail. Par ses multiples conseils, par son aide amicale, il sut m'initier à la recherche, m'en faire découvrir les joies. Qu'il reçoive ici l'expression de toute ma gratitude.

Je désire remercier également Monsieur TREGOUBOFF qui, alors qu'il était encore Sous-Directeur de la Station de Villefranche, m'accueillit dans ce Laboratoire et m'aida de son immense culture biologique.

Mademoiselle le professeur TUZET a bien voulu me transmettre plusieurs références bibliographiques ; je l'en remercie vivement.

La récolte du matériel, sa conservation, n'auraient pu être menées à bien sans l'aide de Messieurs PARIS et LAUBIER, du Laboratoire Arago, que je remercie bien amicalement.

Que tous les amis et les travailleurs, ainsi que le personnel du Laboratoire Arago, me permettent de les remercier collectivement pour leur esprit d'entraide et leur dévouement. Ils auront puissamment contribué à marquer mes séjours à Banyuls d'un merveilleux et inaltérable souvenir.

Janvier 1958

INTRODUCTION

La première étude systématique des parasites ou commensaux d'Echinodermes, pratiquement la seule réalisée d'une façon suivie, revient à CUÉNOT (1891, 1892, 1912). Tous les groupes d'Echinodermes présents à Wimereux (1891-1892) et à Arcachon (1912), qu'il s'agisse d'Échinides, de Stellérides, d'Ophiurides ou d'Holothurides furent alors l'objet des investigations du savant et célèbre biologiste. Mais celui-ci n'eut à sa disposition, en tant qu'Holothurides, que des Apodes ou des Dendrochirotes.

Une foule de documents existe cependant sur les divers groupes zoologiques associés de quelconque façon à un quelconque groupe d'Holothuride; qu'il nous suffise de citer les travaux de VOIGT (1888, 1901), de KOEHLER et VANEY (1903), d'IVANOV (1933, 1947) sur les Gastéropodes parasites, ou bien encore ceux de EMORY (1880), de LINTON (1907), de ZANKERT (1940, 1951) sur le fameux *Carapus* (= *Fierasfer*).

Mais généralement chaque groupe parasite ou commensal était considéré isolément sans tenir compte de ses rapports avec l'Holothurie, ou du moins avec les autres animaux associés à l'Echinoderme. Seul CUÉNOT à notre connaissance réalisa cette prospection indispensable pour comprendre le complexe biologique réalisé par les Holothurides. Les Holothurides constituent en effet à bien des égards un « milieu » qui mérite de retenir l'attention du biologiste. Ces animaux peu mobiles, et lents dans leurs mouvements, sont favorables à la fixation d'épizoaires. Mais ils sont mous, leur tégument est souvent visqueux, de telle sorte que se pose le problème de la fixation. Apparemment sans défense, ces Echinodermes n'en sont pas moins extrêmement toxiques pour les animaux qui pourraient les attaquer, en particulier pour les Vertébrés (ATZ, 1951; NIGRELLI, 1952; ARVY, 1955); cette toxicité influe-t-elle sur la nature des parasites ou des commensaux? Le milieu intérieur, très voisin de l'eau de mer dans sa composition, nécessitera-t-il de strictes adaptations physiologiques comme cela est fréquent chez beaucoup de parasites de Vertébrés? Enfin il est bien connu que les Holothurides sont avec les Crinoïdes l'un des groupes les plus anciens

paléontologiquement et les plus primitifs d'Échinodermes. Ces faits ont-ils pu avoir des conséquences sur la nature et la morphologie des Parasites? Comment le complexe biologique réalisé autour des Holothuries est-il apparu et comment a-t-il évolué? Que de problèmes passionnants, mais aussi que de difficultés à surmonter pour les résoudre.

Il s'est trouvé que la systématique des êtres vivants associés aux Holothuries de Banyuls était fort mal connue; ceci a entravé l'étude comparative et expérimentale que nous nous étions proposée. Mais bien qu'ingrates, la systématique et la morphologie doivent précéder l'investigation biologique, aussi constitueront-elles très logiquement l'essentiel de ce travail.

Dans une première partie, les Hôtes retiendront d'abord notre attention; dans une seconde, seront passés en revue quelques représentants de la faune de surface, puis la faune vivant à l'intérieur des Holothuries sera plus longuement étudiée. Enfin quelques conclusions et hypothèses seront formulées.

CHAPITRE PREMIER

LES HÔTES

G. CHERBONNIER (1959) ayant revu récemment les Échinodermes de la région de Banyuls, il ne sera pas fait d'étude systématique poussée à leur sujet. Les Holothurides prospectés appartiennent au genre *Holothuria* Linné et plus particulièrement aux espèces *H. stellati* Marenzeller et *H. tubulosa* Gmelin. La distinction entre ces deux espèces pose un délicat problème systématique actuellement à l'étude par G. CHERBONNIER. Ce sont des critères morphologiques empiriques, mais apparemment assez sûrs, qui ont permis de les reconnaître. Les anciens auteurs les ont d'ailleurs souvent confondus sous le même nom d'*Holothuria tubulosa*. Habituellement *H. stellati* est concolore : brun foncé à brun clair, tandis que *H. tubulosa* est dépigmentée sur la face de reptation, la face opposée prenant des teintes presque noires. *H. tubulosa* sortie de l'eau se contracte violemment, rétracte presque tous ses podia et devient très dure au toucher, à la différence de *H. stellati* qui, subissant les mêmes sévices, reste assez molle, tous les pieds sortis. Les téguments de *H. stellati* apparaissent plus mous et plus plastiques que ceux de *H. tubulosa*, ils sont de plus moins visqueux lorsqu'on les saisit à la main. Dans l'eau *H. stellati* a un aspect beaucoup plus « hérissé » que *H. tubulosa*; elle le doit à des papilles plus allongées portées par des mamelons coniques; enfin sur la face de reptation les podia apparaissent plus espacés. Ces caractères peuvent paraître subjectifs mais sont en réalité très évidents quand les deux espèces sont placées côte à côte. Toutefois certains individus présentent des caractères intermédiaires et l'étude des sclérites n'aboutit pas à des résultats concluants. S'agit-il vraiment de deux bonnes espèces ou de deux formes d'une seule et même espèce?

C'est essentiellement à ces deux types d'Holothurie qu'il sera fait référence dans ce travail; accessoirement il sera fait allusion à *H. polii* Delle Chiaje et *H. forskåli* Delle Chiaje ainsi qu'à *Cucumaria planci* (Brandt) et à *Stichopus regalis* Cuvier et à leur faune associée. Nous n'avons pas eu le loisir d'étudier en détail le monde qu'elles hébergent : il fera l'objet de travaux ultérieurs.

Ce matériel est un matériel de choix non seulement par la diversité des espèces, mais aussi par leur abondance. Mis à part *Stichopus regalis* qui se récolte par dragage sur vase côtière vers 60 m. de fond au large de Banyuls, les autres Holothuries proviennent de la zone littorale et ont été ramassées en scaphandre autonome devant le Laboratoire Arago (1). Plusieurs milieux hébergent des

(1) Monsieur Laubier, Assistant au Laboratoire Arago et les plongeurs du Centre de Plongée sous-marine ont bien voulu se charger de cette tâche; qu'ils reçoivent ici nos vifs remerciements.

représentants du genre *Holothuria*; en partant de la côte et en descendant progressivement se rencontrent : une zone rocheuse jusqu'à 10 m. environ, puis un herbier à *Posidonia oceanica* Delile, enfin, au-delà de 15-20 m, une plage sableuse.

Sur les rochers nus, tabulaires, de 1 à 5 m. de profondeur se trouvent surtout des *Paracentrotus lividus* (Lamarck) et quelques *Arbacia pustulosa* (Leske), mais aussi quelques *Holothuria* assez rares, toujours isolées dans des fentes ou se déplaçant à la surface du rocher. Sur les tombants à riche végétation d'algues formant des manières de puits et sur le fond de ces puits constitué de blocs de 20 à 40 cm de diamètre, les *Holothuria* sont groupées par 5 ou 6. Dans ces conditions au cours d'un prélèvement effectué le 3 octobre 1957 nous avons pu dénombrer;

- 21 *H. stellati* Marenzeller
- 2 *H. tubulosa* Gmelin
- 1 *H. polii* Delle Chiaje
- 1 *H. forskåli* Delle Chiaje

Vers 8 à 10 m, sur le rocher, en continuité, apparaissent des pousses de 10 à 20 cm de *Posidonia*; les *Holothuries* sont alors localisées autour ou dans les mattes souvent creusées de tunnels, parfois dans des fissures de rochers; elles y sont alors très abondantes.

Vers 10 à 12 m, les frondes de *Posidonia oceanica* atteignent 40 à 50 cm de long et ménagent entre elles de petites plages de rocher ou de sable; sur celles-ci les *Holothuries* sont très nombreuses; par contre il n'en existe pas dans l'herbier lui-même.

Au cours du prélèvement du 3 octobre 1957, il a été compté en relation plus ou moins directe avec l'herbier :

- 19 *H. stellati* Marenzeller
- 2 *H. tubulosa* Gmelin
- 1 *H. polii* Delle Chiaje

Enfin, au delà de la limite de l'herbier, dans une bande ne dépassant pas 5 m de large, sur fond sableux, furent ramassées :

- 14 *H. stellati* Marenzeller
- 25 *H. tubulosa* Gmelin

Sur la plage elle-même, plus au large, aucune *Holothuria* n'a été signalée.

Les deux *Holothuria*, *stellati* et *tubulosa*, cohabitent donc les mêmes milieux; il semble toutefois, d'après les sommaires résultats précédents, que *H. tubulosa* préfère les milieux sableux; ceci mériterait confirmation.

BIBLIOGRAPHIE

- CHERBONNIER (G.), 1959. — Les Échinodermes de Banyuls. Faune marine des Pyrénées-Orientales, fasc. 2.
- CUÉNOT (L.), 1891. — Protozoaires commensaux et parasites des Echinodermes. *Rev. Biol. Nord de la France*, III.
- CUÉNOT (L.), 1892. — Commensaux et parasites des Échinodermes. *Rev. Biol. Nord de la France*, V.
- CUÉNOT (L.), 1912. — Contribution à la faune du Bassin d'Arcachon. V. Échinodermes. *Bull. Sta. Biol., Arcachon*, XIV.
- EMORY (C.), 1880. — Le specie del genere *Fierasfer* nel Golfo di Napoli. *Fauna und Flora des Golfes von Neapel*. II.

- IVANOV (A.), 1933. — Ein neues endoparasitisches Mollusk. *Zool. Anz.*, CIV.
- IVANOV (A.), 1947. — Structure et développement du *Parenteroxenos*. *Bull. Acad. Sc. U.R.S.S.*, sér. Biol., I.
- KOEHLER (A.) et VANEY (C.), 1903. — *Entosiphon deimatis*. *Rev. Suisse de Zool.*, XI.
- LINTON (F.), 1907. — Note on the habits of *Fierasfer*. *Amer. Natural.*, XLI.
- NIGRELLI (R.), 1952. — The effect of holothurin on fish and mice with sarcoma. *Zoologica*, New-York, XXXVII.
- VOIGT (W.), 1888. — *Entocolax*. *Ztschr. Wiss. Zool.*, XLVII.
- VOIGT (W.), 1901. — *Entocolax*. *Zool. Anz.*, XXIV.
- ZANKERT (A.), 1940. — Studien ueber das Verhalten von *Fierasfer*. *Sitzungsber. Gesellsch. Naturforsch. Freunde*, Berlin.
- ZANKERT (A.), 1951. — Das Grabmal aus Perlmutter. *Kosmos*, Stuttgart.

CHAPITRE II

LA FAUNE DE SURFACE

I. — PROTISTES

Le groupe le plus caractéristique par son abondance et son rôle parmi les êtres vivants associés à la surface du tégument des Holothuries est bien celui des Protistes. Leur variété aurait exigé une étude particulière. Quelques documents relatifs à ce groupe important seront seulement apportés ici.

Notons tout d'abord que, bien qu'il ne s'agisse pas de Protistes, on ne peut manquer d'insister sur l'abondance extraordinaire des Bactéries qui forment un mucus gélatineux associé à celui secrété par l'Hôte, à la surface du corps. Sans doute se nourrissent-elles de débris organiques produits par l'Holothurie ou agglutinés par les sécrétions du tégument.

Les Diatomées, d'importance fondamentale dans les chaînes alimentaires des peuplements aussi bien planctoniques que benthiques, apparaissent aussi à la surface des Holothuries comme un élément indispensable ou du moins favorable à la faune associée. Fréquemment elles abondent au point que le tégument de l'hôte prend une teinte verdâtre. D'ailleurs, de telles proliférations ne se réalisent pas avec la même amplitude pour chaque espèce d'Holothurie.

Nous joignons la liste des Diatomées recueillies sur *Holothuria stellati* et sur *Holothuria polii*, dont la détermination a été obligeamment faite par M. VOIGT (1).

HOLOTHURIA POLII :

R., *Actinocyclus ehrenbergii* var. *crassa* (Sm.). — *C.*, *Coscinodiscus excentricus* Ehr. — *R.*, *C. radiatus* Ehr. — *R.*, *C. centralis* Ehr. — *C.*, *C. oculus viridis* Ehr. — *R.*, *Asterolampra marylandica* Ehr. — *CC.*, *Hemidiscus cuneiformis* et f. Wall. *C.*, *Diploneis bombus* Ehr. — *R.*, *D. Weissflogi* (A. S.) Cl. — *CC.*, *Navicula pennata* A.S. — *R.*, *Navicula cancellata* Dont. — *R.*, *Pleurosigma angulatum* Sm. — *R.*, *Pleurosigma affine*, Gm. — *R.*, *Amphora hyalina* K. — *C.*, *Nitzschia lanceolata* Sm ? — *C.*, *N. l.* var. *minima* v. H. — *R.*, *N. incrustans* Gm. — *CC.*, *Pseudonitzschia sicula* Cash. — *R.*, *Fragilaria* sp. — *R.*, *Nitzschia bilobata* v. ? — *CC.*, Coques de Rhizopodes en silice. — *C.*, Restes de Radiolaires et de Diatomées du plancton (*Chaetoceros*, etc...) et de Silicoflagellés.

(1) *R.* = rares; *Rc* = isolées; *C* = commun; *CC* = très commun; *CCC* = très abondant. (Datomées évidemment toutes relatives).

HOLOTHURIA STELLATI :

R., *Actinocyclus subtilis* (Greg.), Ralfs. — R., *Coscinodiscus lineatus* Ehr. — R., *Cerataulus smithi* (Raper) Ralfs. — R., *Diploneis crabo* Ehr. — R., *D. bombus* Ehr. — R., *D. smithi* (Bret.) Cl. — R., *Caloneis liber* Cl. — R., *Amphora mexicana* A.S. — R., *A. peragalli* Cl. — R., *A. exigua* Greg. — RC., *Navicula directa* v. *subtilis* Greg. — R. *N. forcipata* Grev. — RC., *N. viridula* K. (?). — R., *Pleurosigma angulatum* Ehr. — CC., *Trachyneis aspera* (Ehr.), Cl. — R., *Synectra undulata* Bail. — RC., *S. crystallina* Lyngl. — R., *S. pulchella* K. — R., *S. fulgens* K. — R., *Surirella fastuosa* Ehr. — R., *S. comis* A. S. — CCC., *Campylodiscus thurethi* Breh. — CC., *Cocconeis scutellum* Ehr. — CC., *Nitzschia punctata* v. *coarctata* Gm. — CCC., *Grammatophora oceanica* Ehr. — R., *G. serpentina* Ehr.

Indiscutablement *Holothuria polii* est plus riche en Diatomées que *Holothuria stellati* quant au nombre des individus; c'est l'inverse quant au nombre des espèces. Mis à part *Pleurosigma angulatum* Sm., il n'existe aucune espèce recueillie simultanément chez *H. polii* et *H. stellati*. Ces particularités de répartition mériteraient une étude statistique précise.

Avec les Diatomées, les Rhizopodes et les restes de Radiolaires du plancton déjà signalées s'observent fréquemment des Foraminifères à test calcaire incrusté dans le tégument de l'Holothurie et recouverts d'un cytoplasme qui agglutine des particules de vases, des diatomées etc... et qui s'étire radiairement en languettes dichotomes.

Enfin une épibiose remarquable par l'abondance des participants mérite quelques précisions particulières, c'est celle d'un Cilié Pérित्रиче du genre *Zoothamnium* : *Zoothamnium plumula* (Kahl) 1935 (= *Zoothamnium plumulosum* Perejaslawzewa, 1885; F. *Vorticellidae* s. str.; S. O. *Sessilia*; O. *Peritricha*).

Ce Cilié a été rencontré sur *Holothuria stellati* en élevage dans les bacs à eau de mer courante du laboratoire sous forme de colonies fixées à la surface du tégument avec une densité assez élevée. Une idée de son ordre de grandeur peut être donnée par le nombre de colonies fixées sur une volumineuse papille dorsale de l'Hôte, une douzaine environ. S'il est vrai que les extrémités antérieure et postérieure de l'Holothurie portent plus de *Zoothamnium* que la région moyenne du corps, on en trouve ainsi bien sur la face ventrale que sur la face dorsale. Souvent les podia eux-mêmes servent de substrat. Les colonies observées sont de tailles très variées et comptent depuis quelques individus jusqu'à une centaine et plus.

KAHL signale cette espèce d'Odessa (Mer noire) où elle a été récoltée par PEREJASLAWZEWA à la surface du tégument de *Cynthia* sp. pêchées par 12-20 m. Quelques caractères morphologiques particuliers aux formes vivant sur *Holothuria stellati* bien qu'assez nets ne sont pas suffisamment importants pour les grouper en une espèce particulière. Cependant les individus terminaux des ramifications latérales ne diffèrent pas en taille des autres infusoires de la colonie autant qu'il l'est figuré par KAHL, fig. 140-23, d'après PEREJASLAWZEWA et, de plus, chaque Cilié élémentaire apparaît moins long proportionnellement à sa largeur.

Une telle épibiose, si elle mérite d'être signalée, n'apparaît pas exceptionnelle : de nombreux animaux marins ou d'eau douce servent très souvent de substrat à des Pérित्रиче du genre *Zoothamnium* [des Coelentérés (PRECHT, 1935), des Mollusques (HOFKER, 1930), des Crustacés (STILLER, 1953), des Insectes aquatiques, des Poissons (KHAJURIA et PILLAY, 1952)]. La surface de la tunique des Ascidies héberge aussi ce genre de Cilié : *Z. perejaslawzewae* (KAHL 1935 (= *Z. dichotomum* Perej., 1885) chez *Phallusia* sp., *Z. plumula* (KAHL) 1935 chez *Cynthia* sp. La seule espèce rencontrée à notre connaissance sur un Echinoderme est *Z. vermicola* Precht 1935, qui vit sur *Ophiothrix* sp.

Les Holothuries ne semblent donc pas avoir été citées, jusqu'à ce jour, comme substrat possible de *Zoothamnium*. Aucune spécificité stricte ne paraît exister entre l'épizoaire et son substrat : en effet, l'espèce dont nous venons de parler avait déjà été signalée sur une Ascidie.

II. — SPONGIAIRES, POLYCHÈTES, ASCIDIÉS

Sur les Holothuries collectées dans les aquariums d'étude du laboratoire on rencontre très souvent des petites formes de *Sycon* sp.; mais celles-ci abondent aussi sur les glaces des aquariums, il s'agit donc là d'une épibiose accidentelle.

Il en est de même d'un Polychète rencontré deux fois dans un repli du tégument de *H. stellati* : *Dasychone lucullana* (Delle Chiaje), que FAUVEL (1927) signale parmi les Algues, Bryozoaires ou Madrépores de faible profondeur. Toutefois ce *Sabellidae* inclus dans le tégument de l'Holothurie était dépourvu de tube muqueux.

Toujours analogue est l'association de jeunes stades d'Ascidiés. En août 1956, presque sur chaque *Holothuria* qu'il s'agisse de *H. tubulosa* ou de *H. stellati*, étaient fixées 1 à 4 petites Ascidiés transparentes de 1 mm de long, que M. H. HARANT reconnut être des stades jeunes d'une *Molgula* sp.. Notons aussi que CHATTON (1909) avait déjà rencontré une Ascidié incluse dans le tégument de *H. tubulosa*, mais elle différait de celles que nous avons observées par une taille plus élevée et une tunique coriace et opaque.

III. — MOLLUSQUES

Aucun Gastéropode parasite n'a pu être recueilli dans les Holothuries des eaux de Banyuls. La seule espèce vraiment parasite qui soit connue dans cette région, *Melanella comatulicola* Mont., l'est sur *Antedon mediterranea* (CHANGEUX, 1956).

Par contre le tégument de plusieurs Holothurides de Banyuls, *Stichopus regalis*, *Cucumaria planci*, *Holothuria tubulosa*, *H. stellati*, et *Holothuria polii* hébergent un Lamellibranche de la famille des *Mytilidae*: *Modiolaria marmorata* (Forbes).

Ce Bivalve est enfoui complètement dans le tégument de l'Hôte et disparaît entièrement aux yeux de l'observateur qui ne décèle sa présence que par un sillon anormalement long à la surface du corps de l'Holothurie. L'animal recouvert par les tissus de l'Hôte qui délimitent une manière de logette, est orienté le bord dorsal contre le fond de la logette, le bord ventral tourné vers l'extérieur. De temps à autre la *Modiolaria* entrebaille ses valves et laisse voir les siphons et les bords du manteau (fig. 1 b), parfois un long pied vermiforme sort et vient lécher les téguments de l'Holothurie pour y fixer un filament byssogène. Ces filaments insérés sur les deux lèvres de la logette permettent sa fermeture lorsque l'animal rétracte son byssus. BOURDILLON (1955) a constaté le même comportement chez les *Modiolaria* habitant la tunique des Ascidiés. Il remarqua même une variation de la forme de la logette en fonction des propriétés physiques du substrat. Chez les Holothuries nous avons pu constater le même fait : les téguments mous des *Holothuria tubulosa*, *stellati* et *polii* forment des logettes en blague à tabac typiques, au contraire de ceux de *Cucumaria planci* ou de *Stichopus regalis* beaucoup plus coriacés qui ne logent les *Modiolaria* que coincées entre un podium et le corps ou bien dans un simple repli du corps.

Isolées des tissus de l'hôte, les *Modiolaria* sont susceptibles de se déplacer extrêmement rapidement en adoptant un mode de locomotion très voisin de celui de certains Gastéropodes. Le pied joue le rôle primordial dans cette locomotion. La coquille entrebaillée, reposant par son bord ventral sur le substrat, le laisse passer vers l'avant. D'allure vermiforme, il s'allonge considérablement et après avoir palpé de droite et de gauche le substrat s'y applique étroitement, tandis que la contraction des muscles rétracteurs du pied fait progresser coquille et masse viscérale (fig. 1 a).

Jusqu'à ce jour les *Modiolaria* étaient surtout connues d'après BUCQUOY, DAUTZENBERG et DOLLFUS (1898), LIST (1902) et BOURDILLON (1950, 1955) de la tunique des Ascidies. Mais BOURDILLON (1955) en a récolté dans les Ulves et dans le périsarc de *Tubularia*. Ses expériences ont montré que c'était surtout la plasticité du substrat qui intervenait dans la formation des logettes. Il a ainsi pu obtenir l'enfouissement de *Modiolaria* dans des substrats aussi inertes que du coton, du papier ou même de la laine de verre. C'est donc sans surprise que nous avons pu en constater la présence chez les Holothuries de Banyuls dont les propriétés physiques du tégument sont assez voisines de celles de la tunique de certaines Ascidies.

IV. — CRUSTACÉS

A la surface du corps de *Holothuria stellati* et de *H. tubulosa* les Crustacés se trouvent représentés par plusieurs espèces d'Amphipodes et de Copépodes, groupes ayant déjà fourni, avec les Isopodes, de multiples et classiques exemples de parasitisme, de commensalisme, ou d'inquilinisme.

Les Amphipodes ont fait l'objet d'une note spéciale de M. RUFFO. Seul a été retenu ici le cas de *Tritaeta gibbosa* (Bate) curieusement convergent par sa biologie avec les *Modiolaria*.

Les Copépodes associés en grand nombre aux *Holothuria tubulosa* et *stellati* sont des Harpacticides, du genre *Tisbe*.

a) AMPHIPODES : *Tritaeta gibbosa* (Bate).

L'habitat de ce Crustacé ressemble beaucoup à celui des *Modiolaria* : il vit dans une dépression creusée dans le tégument aussi bien de *Holothuria tubulosa* et *stellati* que de *Cucumaria planci*. L'Amphipode est placé le ventre en l'air le dos complètement enfoui dans la paroi du corps de l'hôte. Celle-ci forme deux lèvres sur lesquelles s'accrochent les périopodes, avec le dernier article en crochet, qui, ramenés symétriquement vers le plan de symétrie de l'animal entraînent un rapprochement des lèvres et une oblitération complète de la « logette ». Rien ne trahit alors la présence du crustacé, pas même une saillie du tégument, sinon un sillon un peu plus long, plus profond et plus rectiligne que ceux qui sont normalement tracés sur le corps de l'Holothurie. Approximativement toutes les 5 minutes l'Amphipode écarte les tissus de l'hôte, les repousse de gauche et de droite simultanément, une large fissure apparaît, la partie terminale de l'abdomen surgit, se dresse à l'une des extrémités, tandis qu'à l'autre bout les fouets des antennes se montrent, palpant de temps à autre les replis du tégument. Puis les pléopodes battent violemment créant le courant d'eau indispensable à la respiration et à la nutrition de l'Amphipode. Après quelques secondes l'abdomen se replie ventralement sur les pléopodes qui ont cessé de battre, les fouets antennaires se disposent dans l'espace médian laissé par la base des périopodes et l'animal disparaît à nos yeux repliant devant lui les deux bords du manteau holothurien.

L'Amphipode est surtout fréquent chez les Holothuries ayant subi un séjour assez prolongé en aquarium. Or celles-ci montrent fréquemment, entre autres modifications, un ramollissement notable des tissus tégumentaires. Relier un tel phénomène à des possibilités d'enfouissement facilitées pour le *Tritaeta* apparaît très naturel.

Le maintien de l'association pourrait faire intervenir des facteurs nutritionnels ou la protection contre d'éventuels ennemis, mais il semble en fait plus logique d'invoquer un stéréotypisme très strict du *Tritaeta* pour l'expliquer.

ETUDE DU STÉRÉOTROPISME. — L'animal ne s'observe pratiquement jamais nageant, mais habituellement en contact avec son hôte, il est donc à peu près certain qu'un stéréotropisme le relie à celui-ci. Ce stéréotropisme devient très évident lorsque l'animal est retiré de sa logette, il se met alors à nager activement en tous sens jusqu'à ce qu'il heurte les parois de la cuvette d'expérimentation. Alors, se laissant tomber sur le fond, deux positions lui sont possibles : ou bien couché sur le flanc, l'animal reste immobile avant de reprendre la nage, ou bien se redressant rapidement sur ses péréiopodes retournés dorsalement, il prend une position « en araignée », le ventre en l'air, reposant par la carène dorsale sur le substrat, l'abdomen replié ventralement. Il peut rester immobile dans une telle position pendant un certain temps et même se mettre à avancer la tête en avant, le dos en contact avec le fond de l'aquarium. Puis brusquement, il se remet à nager, de préférence sur le dos, mais aussi sur le côté et sur le ventre.

En présence de l'Holothurie, l'Amphipode réagit vivement : il prend la position inversée décrite précédemment, et se fixant par les crochets de ses péréiopodes, il tire sur ceux-ci et, par réaction, enfonce son dos, repousse les tissus et tente de rabattre le tégument sur lui.

Ces observations confirment celles de FAGE (1928), qui, étudiant le comportement de *Tritaeeta gibbosa* vis-à-vis des Éponges constata exactement les mêmes réactions. Jusqu'ici l'animal n'avait été trouvé qu'associé à des Éponges, des Ascidies et même des Alcyonnaires. Les Holothuries dont la consistance du tégument rappelle beaucoup celle des Éponges, des Alcyonnaires, de la tunique de certaines Ascidies devaient logiquement fournir un refuge au *Tritaeeta*. C'est ce que nous vérifions ici.

b) COPÉPODES : *Tisbe holothuriae* Humes 1957.

Si l'on observe attentivement dans un petit cristalliseur une Holothurie prélevée à la main, on ne tarde pas à voir grouiller des petits Copépodes circulant entre les podia ou les papilles dorsales, incolores ou faiblement blanchâtres; ce sont des ♂, des ♀, ovigères ou non, et tous les stades larvaires d'un Copépode Harpacticoïde, *Tisbe holothuriae*, qui vient d'être décrit par HUMES (1957) sur du matériel que nous lui avions envoyé. Cette espèce rencontrée seulement sur *Holothuria tubulosa* et *stellati* ne diffère que par des détails d'appendices d'une autre espèce, *Tisbe cucumariae* Humes 1957 associée à un Holothuride : *Cucumaria planci* (Brandt) et de toutes les autres espèces du genre, benthiques en général.*

Si la morphologie reste très uniforme dans l'ensemble du genre *Tisbe*, on peut se demander s'il en est de même de la biologie; les espèces associées à des Invertébrés marins se singularisent-elles des formes libres par des particularités de leurs fonctions végétatives, de leur comportement ?

1° Nutrition et reproduction

La façon la plus précise d'étudier l'alimentation de ces Copépodes serait de les regarder manger, mais leur taille ne le permet guère; afin de remédier à un tel inconvénient, nous avons isolé les *Tisbe* en salière et après quelques minutes recueilli les pelotes fécales. Au milieu de granules non identifiables, de couleur rousse, se reconnaissent au microscope des fragments de tests de Diatomées et de sclérites d'Holothuries. Ceci nous permet de penser que la surface du tégument elle-même peut servir d'aliment ainsi que les bactéries et diatomées qui vivent dessus.

* Une erreur s'est glissée dans le manuscrit de M. HUMES, à la p. 10 de son texte imprimé (V. et M. 1957. 1) il faut remplacer, l.2 et l.3, « de la partie antérieure du tube digestif » par « de la surface du tégument ».

Fréquemment, parmi les individus rencontrés sur les Holothuries, des sexués en accouplement retiennent l'attention. Le mâle et la femelle sont accolés par leur face ventrale, tête bêche; par ses appendices céphaliques le mâle enserre étroitement le dernier segment abdominal de la femelle et est disposé de sorte que son segment génital fasse vis à vis de celui de la femelle; son abdomen se recourbe alors dorsalement comme la queue d'un scorpion.

Les femelles ovigères abondent sur le substrat holothurien ainsi que les nauplii issus de la ponte, les copépodites et les adultes; en toute vraisemblance le cycle complet du Copépode s'effectue en liaison avec l'Holothurie. Ce résultat est confirmé par les conséquences de l'élevage de l'hôte en aquarium dont la plus manifeste est la prolifération des formes associées. L'élevage des Holothuries isolées en cristalliseur a même permis de constater que certains *Tisbe holothuriae* s'installaient sur les parois du cristalliseur, apparemment à demeure et s'y reproduisaient (les stades jeunes étaient fréquents). Comment expliquer un tel refus de l'hôte primitif? Peut être que Bactéries, Diatomées et détritiques présents sur le tégument étaient suffisamment abondants contre le verre du cristalliseur pour subvenir à leur nutrition et même vaincre les facteurs qui paraissent les lier à l'hôte.

2° Comportement

L'existence de tels facteurs a été souvent supposée pour expliquer les relations hôte-parasite chez les Copépodes mais n'a jamais été démontrée. Les seuls résultats positifs obtenus chez les Crustacés sont relatifs à un Crabe, qui vit dans le cloaque d'une Holothurie, pour lequel l'existence d'un lien biochimique a été mise en évidence expérimentalement (JOHNSON, 1952).

Les *Tisbe* semblaient un matériel de choix pour aborder une telle étude étant donné leur abondance et leur apparente spécificité.

a) Comportement inné.

Lorsque l'Holothurie est au repos depuis longtemps à la même place, on observe çà et là quelques *T. holothuriae* circulant à la surface du tégument; mais rapidement ils disparaissent en se cachant entre l'Holothurie et le substrat. Il est aisé de les démasquer en retournant l'hôte, les Copépodes se mettent alors à se déplacer très activement sans direction privilégiée, à la surface de l'animal. Puis ils regagnent en majorité la face inférieure de l'Holothurie, quand tout est redevenu calme. Souvent il en reste de visibles sur la face dorsale et d'autant plus que l'on s'approche des extrémités.

Le mode de progression à la surface du tégument est essentiellement discontinu : à une phase d'activité de quelques fractions de secondes fait suite une phase de repos ayant très approximativement la même durée. La période d'activité peut se prolonger et l'animal se déplace alors par saccades, zigzaguant, maintenant un contact permanent avec l'hôte. Mais lorsque le chemin à parcourir dépasse le centimètre le Copépode trouve plus rapide de faire un bond en nageant, ce bond étant évidemment précédé et suivi d'un trajet en contact avec le tégument. Parfois la période de nage s'allonge considérablement et le *Tisbe* quitte l'hôte pour plusieurs secondes, nageant en pleine eau, gagnant ainsi le fond du bac, pour finalement revenir sur l'animal d'où il était parti. Une fois arrivé, une longue période de repos, également de plusieurs secondes, permet en quelque sorte à l'animal de « récupérer » avant de reprendre son activité normale.

Le Copépode effectue donc la majorité de ses mouvements en liaison directe avec son substrat et lorsqu'il s'en éloigne ce n'est jamais pour longtemps, toujours il finit par le retrouver.

b) *Comportement expérimental.*

Cette relation étroite avec le substrat et l'absence, maintes fois constatée, de *Tisbe* à la surface de certaines *Holothuria* méritait une explication, elle ne pouvait être abordée que sous un jour expérimental.

La très grande majorité du matériel vivant de *Tisbe* a été prélevée sur *Holothuria tubulosa* et *H. stellati* indifféremment; en effet l'une et l'autre hébergent un nombre considérable de ces Crustacés. (Le lavage par l'alcool à 70° d'une vingtaine de ces *Holothuries* a permis de collecter plus de 1 000 individus). Il n'en est pas de même pour *Holothuria forskäli* qui, prélevée isolément dans un aquarium à eau courante, à proximité de *H. stellati* n'en a jamais montré un seul à demeure.

Il existait donc une manière de spécificité dans la répartition des *Tisbe*; c'est alors que, nous inspirant des travaux de DAVENPORT (1949-1953), nous avons tenté quelques expériences avec, comme test, un podium d'*Holothurie*.

Pour toutes ces expériences nous avons opéré dans les mêmes conditions.

10 *Tisbe holothuriae* venant d'être prélevés sur une *Holothuria stellati* à l'aide d'une pipette lavée à l'alcool et rincée à l'eau douce puis à l'eau de mer sont disposés dans une salière ayant subi les mêmes traitements que la pipette, et contenant de l'eau de mer propre. Puis le test est placé au fond de la salière à l'aide d'une pince nettoyée à l'alcool.

Toutes les 5 minutes on relève le nombre de *Tisbe* en contact avec le test. Ont été pris successivement comme test un pied d'*Holothuria stellati*, un pied d'*Holothuria forskäli*, un fragment d'*Ulva*.

Les résultats sont consignés dans un tableau à la page suivante.

Quelque soit le test, le comportement est identique. Au début de l'expérience pendant les cinq premières minutes, les Copépodes sillonnent la salière sans se soucier nullement de la présence du test. Quelques-uns passent à proximité, le frôlent et continuent leur route sans réagir. Au bout de 10 à 15 minutes, on peut voir certains s'arrêter, se fixer brutalement sur le substrat, le palper longuement de leurs antennes postérieures et de leurs maxillipèdes; avançant très lentement à l'aide de leurs pinces buccales, ils semblent rechercher quelque nourriture et l'ingérer puisqu'ils manœuvrent activement maxilles et mandibules. Mais soudain ce mouvement cesse, et l'animal reste complètement immobile, abaissant seulement l'abdomen de temps en temps. Ce n'est pas pour longtemps car il quitte brusquement les tissus qui lui servaient de support, progresse quelques moments et subitement revient à son point de départ. Le manège, qui durera à chaque fois quelques secondes, se produit plusieurs fois de suite, 3 à 4 fois par exemple. Puis il fuit le test qui l'avait d'abord retenu pour mener de nouveau sa vie erratique. Il ne tarde d'ailleurs pas à y revenir mais pour longtemps. En effet au bout d'une demi-heure environ la moitié des Copépodes sont à demeure sur le test, au bout d'une heure pratiquement le nombre maximum de *Tisbe* devant rester fixés au substrat est atteint; il ne variera que peu durant l'heure suivante. Ce nombre d'une manière générale est supérieur à 5.

De cet ensemble de résultats on peut conclure d'une part à l'existence d'une réaction de fixation en présence d'un substrat relativement mou (elle n'a pas lieu au contact du verre). D'autre part à la similitude de cette réaction que le substrat soit un fragment *H. stellati*, d'*H. forskäli*, ou bien même d'Algue. Nous avons simplement mis en évidence un *stéréotropisme*: il était prévisible après observation du comportement inné. Son existence n'est d'ailleurs que très classique chez les Harpacticoides benthiques.

Si la localisation du *Tisbe*, animal doué pourtant de capacités de nage aussi développées que la plupart des Copépodes planctoniques, se trouve expliquée en partie, reste à préciser pourquoi l'animal ne se trouve pas chez *H. forskäli* alors qu'il abonde chez deux espèces voisines; pour ce faire nous avons prélevé des

Temps en minutes	Nombre de <i>Tisbe holothuriae</i> sur le test											
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
5	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	
10	1	0	0	0	0	0	2	1	1	2	0	
15	0	2	2	4	3	0	2	2	1	2	1	
20	3	2	3	6	4	2	2	0	3	2	3	
25	2	3	2	9	6	1	1	0	5	2	4	
30	4	3	4	9	5	2	6	4	7	3	5	
35	0	3	4	10	5	3	7	5	8	4	4	
40	1	4	4	9	6	3	7	6	8	5	5	
45	1	6	5	9	7	4	7	6	8	7	7	
50	2	4	6	10	7	4	8	8	8	8	8	
55	3	5	5	10	7	5	7	8	8	8	8	
60	3	7	6	10	6	5	7	8	7	10	8	
65	3	8	7	10	8	5	5	10	8	10	8	
70	5	8	6	10	9	5	6	9	9	9	8	
75	7	8	7	10	7	4	7	9	10	9	9	
80	6	6	7	9	10	6	7	8	9	8	7	
85	3	8	6	9	9	5	6	9	10	8	9	
90	5	9	7	7	8	5	6	8	9	8	9	
95	2	6	7	9	9	4	8	8	9	8	8	
100	2	6	7	9	9	5	8	8	9	8	10	
105	2	7	7	8	9	4	8	8	9	5	9	
110	3	7	8	9	8	4	8	9	8	7		
115	4	9	7	8	8	5	8	8	9	9		
120	5	9	7	7	8	4	8	8	8	9		
	Pied d' <i>Holothuria stellati</i>										Pied <i>H. forskäli</i>	Fragment d' <i>Ulva</i>

Tisbe sur des *H. stellati* et ceux-ci ont été déposés à la pipette sur des *H. forskäli* isolées. Chaque fois nous avons pu suivre pendant vingt minutes à 1 heure les Crustacés à la surface de l'hôte d'occasion. L'observation reste d'ailleurs délicate étant donné la différence d'échelle existant entre le Copépode et l'Échinoderme, et la vitesse de déplacement du Copépode.

Il n'existe donc pas de comportement de fuite à l'égard de *H. forskäli*, que celle-ci soit entière ou qu'il s'agisse d'un podium. Mais il doit exister cependant une préférence puisque des *H. stellati* et *forskäli* mises en présence de longues heures dans un aquarium à eau courante n'ont pas la même faune superficielle. Nous n'avons pas pu la mettre en évidence expérimentalement : des *Tisbe* lâchés dans un bac de petit volume où *H. stellati* et *H. forskäli* se côtoient vont indifféremment sur l'une ou sur l'autre.

Nous sommes réduits à formuler des hypothèses.

D'abord existe-t-il une véritable spécificité? Nous n'avons absolument pas prospecté les algues ou d'autres Invertébrés marins que les Holothuries pour y trouver des *Tisbe holothuriae*. Peut-être y vivent-ils aussi! L'absence de *Tisbe holothuriae* sur *H. forskäli* pourrait s'expliquer par une répulsion (sans doute de nature chimique) n'agissant qu'à la longue; ce pourrait surtout être l'absence de matières alimentaires sur *H. forskäli* qui ne montre jamais par exemple de Diatomées superficielles, ce qui est symptomatique, à la différence des autres *Holothuria*. L'élevage, précédemment signalé, de *Tisbe* en dehors de l'hôte mais cependant à proximité de celui-ci, serait en faveur de la dernière hypothèse. Nous pouvons donc penser que *T. holothuriae* fait partie de la faune benthique banale mais que les *H. stellati* et *tubulosa* offrent un milieu plus favorable que ceux qui l'environnent, dans lequel les Copépodes se maintiennent, sans chercher plus loin, grâce à leur stéréotropisme. Cependant M. HUMES a décrit une espèce voisine mais différente de *Tisbe holothuriae*, *Tisbe cucumariae* sur *Cucumaria planci*. Nous n'avons pas eu le loisir de comparer les comportements respectifs de ces deux espèces. Peut-être cette étude, appuyée par le fait seul de l'existence de deux espèces, nous obligera-t-elle à réviser notre opinion sur *Tisbe holothuriae*?

BIBLIOGRAPHIE

- BOURDILLON (A.), 1950. — Note sur le commensalisme des *Modiolaria* et des Ascidies. *Vie et Milieu*, I, 2, p. 198-9.
- BOURDILLON (A.), 1955. — Note sur les *Modiolaria* habitant la tunique des Ascidies. *Recueil des Trav. de la Stat. marine d'Endoune*, XV, 9, p. 15-24.
- BUCQUOY (E.), DAUTZENBERG (P.), DOLLFUS (G.), 1898. — Les Mollusques marins du Roussillon. Paris, 1898.
- CHANGEUX (J.-P.), 1956). — *Melanella comatulicola* (Graff) 1874. *Vie et Milieu*, VII, 1, p. 105-106.
- CHATTON (E.), 1909. — Une Ascidie fixée dans la peau d'*Holothuria tubulosa* Gm. *Bull. Soc. Zool.*, XXXIV, p. 25.
- ERREQUIST (P.), 1949. — Studies on the Soft-bottom Amphipods of the Skagerak. *Zool. Bidrag. Uppsala*, XXVIII, p. 365-367.
- FAGE (L.), 1928. — Remarques sur le comportement du *Tritaeeta gibbosa* (Bate), Crustacé Amphipode, commensal des Éponges. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, LIII, p. 285-291.
- FAUVEL (P.), 1927. — Polychètes sédentaires. *Faune de France*, V, Paris.

- HARANT (H.), 1931. — Contribution à l'histoire naturelle des Ascidies et de leurs parasites. *Ann. Inst. Océan.*, VIII, fasc. IV.
- HARANT (H.), 1948. — Systématique et éthologie des Tuniciers. in P.-P. GRASSÉ, *Traité de Zoologie*, XI, p. 895, Paris.
- HUMES (A.-C.), 1957. — Deux Copépodes Harpacticoïdes nouveaux du genre *Tisbe* parasites des Holothuries de la Méditerranée. *Vie et Milieu*, VIII, p. 9-22, pl. I-V, fig. 1-53.
- HYMAN (L.-H.), 1951. — The Invertebrates : Platyhelminthes and Rhynchocoela. The acelomate Bilateria II.
- HYMAN (L.-H.), 1955. — The Invertebrates : Echinodermata. The coelomate Bilateria. IV.
- JOHNSON (I.-S.), 1952. — The demonstration of a « host-factor » in commensal crabs. *Trans. Kansas Acad. Sc.*, CV, p. 458-464.
- KHAJURIA (H.), et PILLAY (T.-V.-R.), 1952. — On a new species of *Zoothamnium* Stein from the grey mullet *Mugil tade* Forsk. *Rec. Indian Mus.*, XLVIII, 1952, p. 55-58.
- LAMY (Ed.), 1937. — Révision des Mytilidae vivants du Muséum national d'Histoire Naturelle de Paris (suite). *Journ. Conch.*, LXXXI, p. 5-71.
- LIST (T.), 1902. — Die Mytiliden des Golfes von Neapel. *Fauna und Flora des Golfes v. Neapel*, XXVII.
- PELSENEER (P.), 1909. — Phylogénie des Lamellibranches commensaux. *Bull. Acad. Roy. Belgique*, p. 1144-1150.
- PELSENEER (P.), 1928. — Les parasites des Mollusques et les Mollusques parasites. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, LII, p. 158-189.
- PELSENEER (P.), 1935. — Essai d'Éthologie zoologique d'après l'étude des Mollusques. *Acad. Roy. Belgique*, n° 1, Bruxelles.
- PRECHT (H.), 1935. — Epizoen der Kieler Bucht. *Nova Acta Leopoldina Halle N.F.*, III, (15), p. 405-474, 44 fig.
- STILLER (J.), 1953. — Die Protozoen des Pecsely-Baches in Hungarn. *Ann. Hist. Nat. Mus. Hung.*, N.S., IV, p. 47-70.
- STILLER (J.), 1955. — Epizoische Peritrichen aus dem Balaton. III. *Hydrobiologia*, V (1-2), p. 189-211.

CHAPITRE III

LA FAUNE INTERNE

I. — GRÉGARINES

A. — HISTORIQUE.

Les Grégarines d'Holothuries ont donné lieu à des publications essentiellement avant que ne soit complètement élucidé le cycle biologique général des Grégarines. De ce fait les descriptions sont souvent succinctes.

En 1858 KÖLLIKER décrit des vésicules pédonculées ou non qu'il rencontre dans des Holothuries mais ne les interprète pas.

L'année suivante Anton SCHNEIDER rattache ces formations au groupe des Grégarines et les nomme *Gregarina holothuriae*.

En 1861, SARS figure provenant du tube digestif de *Chiridota pellucida*, des corps en forme de Grégarine.

La même année, en 1891, CUÉNOT et MINGAZZINI publient chacun une note sur les Grégarines d'Holothuries; le premier groupe l'espèce connue parasite d'*Holothuria tubulosa* et deux espèces nouvelles dont il donne la description précise, l'une habitant *Synapta inhaerens*, l'autre *Synapta digitata* dans le genre *Syncystis* Aimé Schneider; le second les maintient dans la famille des *Syncystidae* Aimé Schneider mais crée pour les parasites du genre *Holothuria* un nouveau genre *Cystobia* et en décrit une espèce nouvelle, *C. schneideri*, qui ne diffère de celle préexistante que par des caractères minimes : taille des spores moindre, faible résistance à l'eau de mer, habitat : canaux aquifères et intestin de *Holothuria polii* et de *H. impatiens*.

MINCHIN en 1893 décrit une nouvelle espèce de *Cystobia* parasite d'*Holothuria forskäli*, *C. irregularis*, qui se singularise de *C. holothuriae*

(Schneider) vivant dans *Holothuria tubulosa* surtout par l'absence d'appendice en fer de lance à la spore qui a, de ce fait, tout à fait l'allure de celle du genre *Gonospora*.

LABBÉ (1899) dans sa compilation des Grégarines passe en revue les 3 espèces de *Cystobia*.

Le meilleur travail d'ensemble revient à WOODCOCK (1906) qui suit avec précision le cycle biologique de *C. irregularis* Minchin, et qui décrivant une nouvelle espèce voisine, parasite de *Cucumaria planci* et de *C. pentactes*, crée pour elle et *Cystobia irregularis* Minchin un nouveau genre *Diplodina*. Il oppose celui-ci au genre *Cystobia* dans lequel il ne conserve que la seule *C. holothuriae* (Schneider) sous prétexte que cette dernière est seule à posséder une queue à ses spores. Il isole même chacun de ces deux genres dans une famille différente.

GONOSPORIDAE.

Diplodina Woodcock, 1906
D. irregularis (Minchin)
D. minchinii Woodcock

UROSPORIDAE

Cystobia MINGAZZINI, 1891
C. holothuriae

Toujours en 1906, DOGIEL crée une nouvelle espèce du genre *Cystobia*, parasite de *Chiridota laevis* Fabr. : *C. chiridotae*

DJAKANOV (1923) découvre une Grégarine parasite des gonades de *Cucumaria frondosa* qu'il place dans le genre créé par WOODCOCK : *Diplodina gonadipertha*.

PIXELL-GOODRICH (1925) étudie de plus près les parasites de *Chiridota laevis* et montre qu'il existe deux espèces de Grégarines : d'une part l'espèce de DOGIEL, qu'elle place dans le genre *Urospora*, d'autre part une espèce nouvelle qu'elle fait revenir au genre *Lithocystis*.

En 1929, ce même auteur reprend l'études des Grégarines de *Cucumaria* et après avoir signalé une erreur de détermination d'hôte par WOODCOCK, dont les *Cucumaria planci* et *pentactes* sont d'après elle la seule *Cucumaria saxicola* BRADY et ROBERTSON, trouve que l'espèce *Diplodina minchinii* WOODCOCK constitue en fait deux espèces dont les spores possèdent une queue courte dans un cas, longue dans l'autre; c'est pourquoi elle n'hésite pas à les placer dans le genre *Lithocystis* qui renferme, dès lors, *L. minchinii* (Woodcock) et *L. cucumariae* Pixell-Goodrich.

Pour BOGOLEPOVA (1953), par contre, appartiennent au genre *Urospora* deux espèces nouvelles parasites de *Cucumaria japonica* de la baie Pierre le Grand : *Urospora intestinalis* et *Urospora pulmonalis*.

B. — SYSTÉMATIQUE.

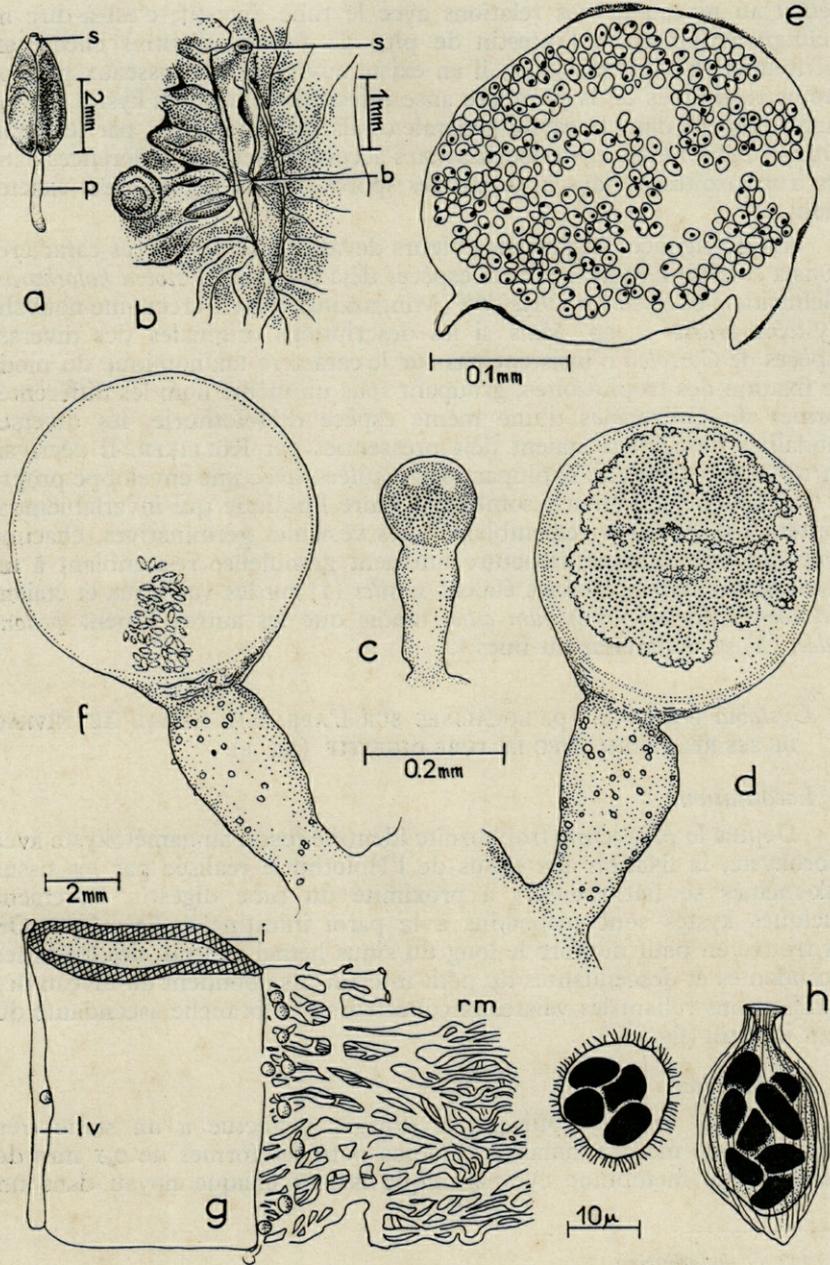
1^o VUE D'ENSEMBLE SUR LES GRÉGARINES PARASITES DE *Holothuria tubulosa*, *H. stellati* ET *H. polii* DE BANYULS.

Indiscutablement par le gamétokyste à déhiscence simple, l'anisogamie peu marquée, les sporokystes à pôles dissemblables avec goulot antérieur et épispore bien différenciés, ces Grégarines reviennent à la famille des *Urosporidae* Léger 1892. L'examen de la bibliographie nous a fait longuement hésiter sur l'attribution à un genre précis. A quelle définition générique fallait-il s'en tenir ? Très provisoirement c'est le genre *Cystobia* Mingazzini que nous avons retenu. En effet nous conserverons dans la définition originale essentiellement : l'existence de stades adultes toujours avec deux noyaux et cytoplasme commun [qui, mis à part le cas de *Ganymedes anaspidis* (Huxley 1910) très éloigné systématiquement nous semble caractéristique], l'habitat holothurien et l'existence de kystes « pédonculés », c'est-à-dire maintenus fixés aux tissus de l'Holothurie par une enveloppe formée aux dépens de l'épithélium cœlomique s'étirant plus ou moins en pédicule à la base.

Cette position systématique sera précisée ultérieurement dans une révision des genres très voisins et interférant les uns avec les autres : *Gonospora* A. Schneider, *Cystobia* Mingazzini, *Urospora* A. Schneider, *Kalpidorhynchus* Cunningham et *Lithocystis* Giard.

PIXELL-GOODRICH a montré la première qu'une même espèce d'Holothuride pouvait héberger plusieurs espèces de Grégarines (1929). Ce phénomène très fréquent chez les *Monocystidae* parasites d'Oligochètes semble l'être aussi chez les *Urosporidae* d'Holothuries; en effet, nous avons pu constater la présence d'au moins trois espèces de *Cystobia* différentes non seulement chez la même espèce d'Holothurie mais chez les diverses espèces d'*Holothuria* envisagées. Les critères sur lesquels nous nous sommes appuyés pour distinguer entre les 3 espèces de Grégarines sont d'ordre éthologique et d'ordre morphologique. Chez *Holothuria tubulosa* et *stellati*, les « milieux » habités par ces Grégarines dépendent à l'origine plus ou moins directement du tube digestif et de l'appareil hémal. Certains kystes s'accroissent dans la paroi de l'intestin moyen mais n'atteignent jamais une grande taille. D'autres sont fixés sur l'appareil

Fig. 1. — *Modiolaria marmorata* Forbes : a-b, *Cystobia grassei* n. sp., H. — a, *Modiolaria marmorata* Forbes, individu se déplaçant en rampant sur son pied; b, *Modiolaria marmorata* Forbes, 2 individus en place dans le tégument de *Holothuria tubulosa* : s, siphon cloacal, b, byssus; c, *Cystobia grassei* n. sp. jeune trophozoïte, in vivo; d, e, *Cystobia grassei* gamétogénèse Bouin-hématoxyline ferrique; f, *Cystobia grassei* sporogénèse, in vivo; g, *Cystobia grassei* localisation dans l'hôte, in vivo: l v, lacune ventrale, r m, rete mirabile, i, branche ascendante de l'intestin; h, branche sporokystes in toto et en coupe transversale, Flemming-Imprégnation osmique.



(Fig. 1)

hémal au niveau de ses relations avec le tube digestif, c'est-à-dire ne s'éloignent jamais de l'intestin de plus de 3 mm ; d'autres encore affectent les *rete mirabile* ; il en existe aussi sur les vaisseaux plus ou moins rectilignes de la première anse intestinale. Tous ces kystes, tôt ou tard, tombent dans la cavité générale où ils sont agglutinés par les amas bruns. Ces différences de localisation s'accompagnent de différences dans les trophozoïtes et dans la forme des spores qui s'y superposent exactement.

La négligence des anciens auteurs devant plusieurs de ces caractères nous a conduit à redécrire deux espèces déjà connues *Cystobia holothuriae* (Schneider) et *Cystobia schneideri* (Mingazzini) et à en créer une nouvelle *Cystobia grassei* n. sp. Mais si les descriptions originales des diverses espèces de *Cystobia* n'insistent pas sur le caractère taxinomique du mode de fixation des trophozoïtes, groupant sous un même nom les différentes formes de Grégarines d'une même espèce d'Holothurie, les diverses modalités de celui-ci étaient déjà pressenties par KÖLLIKER. Il décrivait en 1858 des « vésicules la plupart pédonculées, avec une enveloppe propre et un contenu granuleux, sombre, d'allure lipidique qui invariablement contenait deux corps ressemblant à des vésicules germinatives, chacune avec une volumineuse structure finement granuleuse ressemblant à un point germinatif. Certaines étaient *sessiles* (1) sur les vaisseaux et étaient *recouvertes par un épithélium cilié*, tandis que les autres étaient *pédunculées* (2) et apparemment nues ».

2^o *Cystobia grassei* n. sp. LOCALISÉE SUR L'APPAREIL HÉMAL AU NIVEAU DE SES RELATIONS AVEC LE TUBE DIGESTIF (fig. 1).

a) *Localisation.*

Depuis le plus jeune trophozoïte identifié jusqu'au gamétokyste avec sporokyste, la fixation aux tissus de l'Holothurie réalisée par les tissus eux-mêmes se fait toujours à proximité du tube digestif. Rarement quelques kystes sont suspendus à la paroi intestinale elle-même. On les trouve en petit nombre le long du sinus hémal ventral, des branches ascendantes et descendantes du petit intestin ; ils abondent au niveau des ramifications reliant les vaisseaux collecteurs à la branche ascendante du petit intestin (fig. 1 g).

b) *Trophozoïte.*

Toujours binucléé puisque la syzygie s'effectue à un stade très précoce, il ne montre jamais, du moins pour les formes de 0,1 mm de diamètre, de membrane cytoplasmique isolant chaque noyau dans un

(1) *C. holothuriae.*

(2) *C. grassei* et *C. schneideri.*

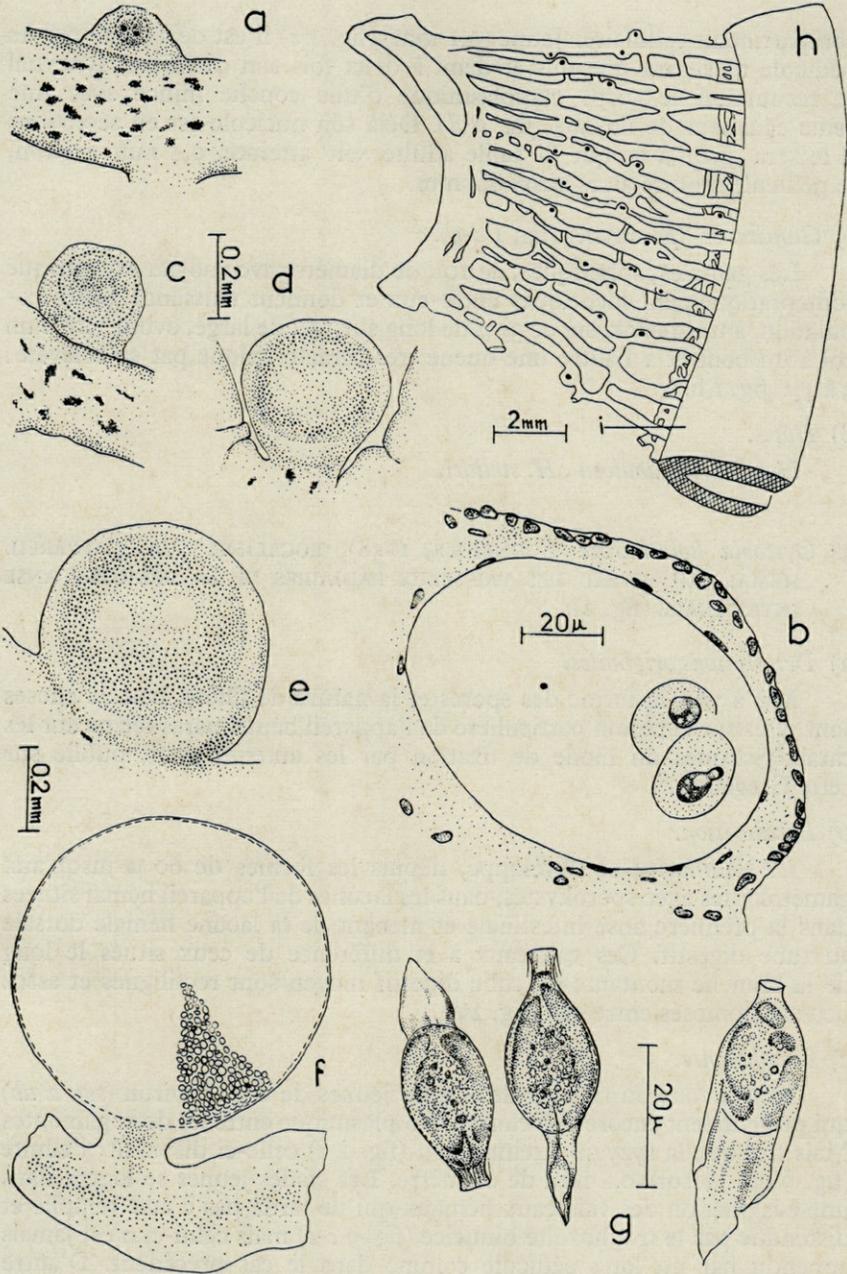


Fig. 2. — *Cystobia holothuriae* (Schneider)

a, b, jeune Syzygie avec septum entre les gamontes; a, in vivo; b, Bouin-Hématoxyline ferrique; c-e, trophozoïtes, in vivo; f, gamétokyste avec sporokystes, in vivo; g, sporokyste avec sporozoïtes, in vivo; h, localisation dans l'hôte, in vivo; i, branche ascendante antérieure de l'intestin.

compartiment cellulaire. Jeune (0,1 mm) (fig. 1 c) il est déjà porté par un pédicule mesurant une fois et demi à deux fois son diamètre, syncytial et recouvrant le corps cytoplasmique d'une couche mince avec une seule épaisseur de noyaux (fig. 9 d). Déjà son nucléole est en sécrétion; il le sera jusqu'à ce que la taille adulte soit atteinte, 0,4 mm environ, le pédicule mesure alors aussi 0,4 mm.

c) *Gamètes et Sporokystes* (fig. 1 d-g).

Les gamètes, sphériques, de 10μ de diamètre avec noyau excentrique sont pratiquement identiques entre eux et donnent naissance, après copulation, à un sporokyste de 35μ de long sur 15μ de large, ovoïde, avec un col à un bout et à l'autre une queue très caractéristique par sa brièveté: 3 à 4μ (fig. 1 h.).

d) *Hôtes.*

Holothuria tubulosa, *H. stellati*.

3° *Cystobia holothuriae* (SCHNEIDER, 1858), LOCALISÉE SUR L'APPAREIL HÉMAL, AU NIVEAU DES VAISSEAUX RADIAIRES DE LA PREMIÈRE ANSE INTESTINALE (fig. 2).

a) *Descriptions originales.*

Mis à part la forme des spores et la nature de l'hôte, peu de choses sont dites sur la région particulière de l'appareil hémal parasitée ou sur les caractéristiques du mode de fixation par les auteurs ayant publié sur cette Grégarine.

b) *Localisation.*

C. holothuriae se développe, depuis les formes de 60μ jusqu'aux gamétokystes avec sporokystes, dans les lacunes de l'appareil hémal situées dans la première anse intestinale et menant de la lacune hémale dorsale au tube digestif. Ces vaisseaux à la différence de ceux situés le long de la branche montante du tube digestif moyen sont rectilignes et assez peu anastomosés entre eux (fig. 2 h).

c) *Trophozoïte.*

Nous avons pu trouver des stades jeunes de 60μ environ (fig. 2 ab) qui présentaient encore une cloison cytoplasmique entre les deux gamontes. Mais dès que la syzygie atteint 200μ (fig. 2 c) celle-ci disparaît; l'adulte (fig. 9 ab) mesure 0,8 mm de diamètre. Les stades jeunes se logent dans une évagination des vaisseaux hémaux qui ne tarde pas à être remplie et distendue par le trophozoïte binucléé (fig. 9 c-e) mais celui-ci n'est jamais appendu par un long pédicule comme dans le cas précédent. D'autre part la réaction de la paroi de l'appareil hémal ne se compose plus d'une mais d'au moins 3 couches enveloppant le kyste, l'une appliquée directe-

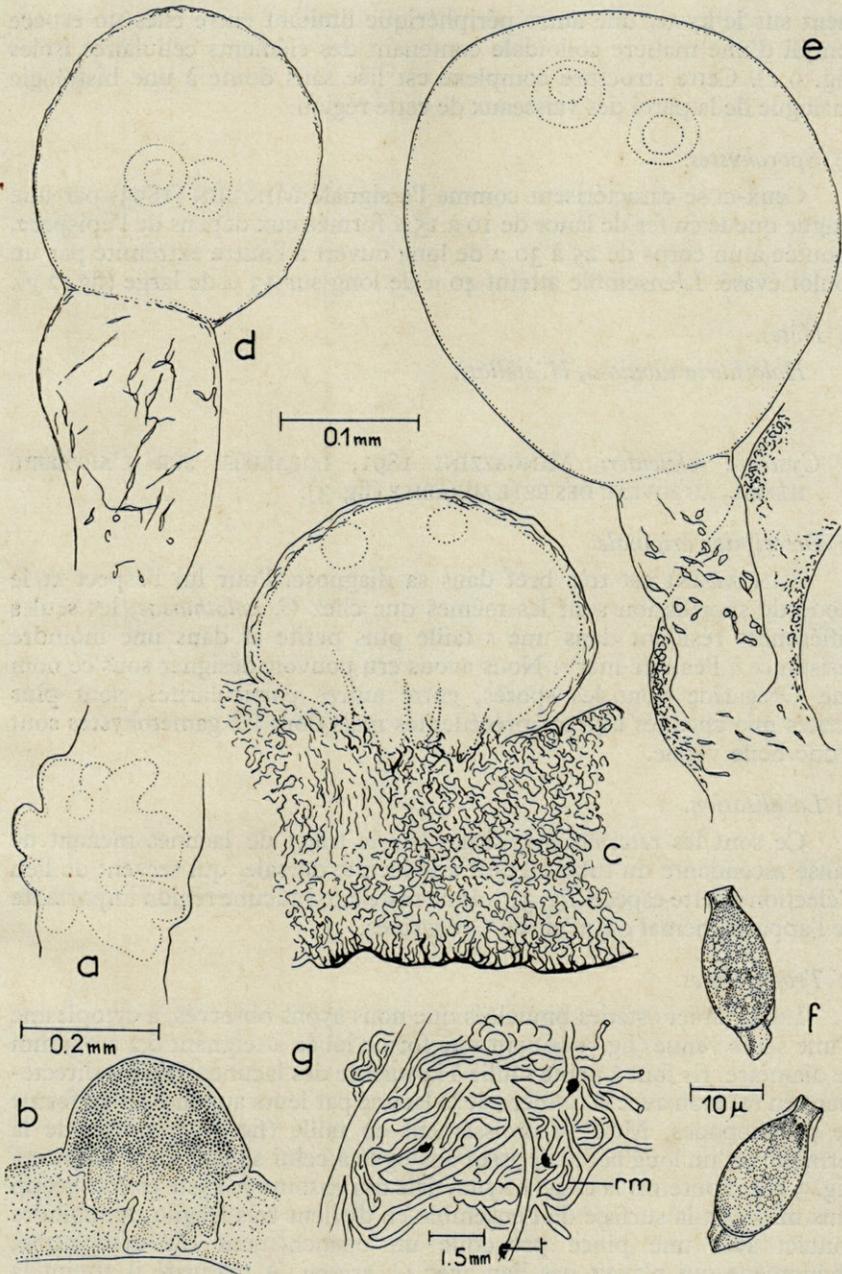


Fig. 3. — *Cystobia schneideri* Mingazzini
a-e trophozoite à divers stades de croissance, in vivo; f, sporokystes, in vivo;
g, localisation dans l'hôte, in vivo; rm, rete mirabile; t, jeunes trophozoïtes.

ment sur le kyste, une autre périphérique limitant entre elles un espace rempli d'une matière colloïdale contenant des éléments cellulaires isolés (fig. 9 c). Cette structure complexe est liée sans doute à une histologie analogue de la paroi des vaisseaux de cette région.

d) *Sporokystes*.

Ceux-ci se caractérisent comme l'a signalé MINCHIN (1893) par une longue queue en fer de lance de 10 à 15 μ formée aux dépens de l'épispoire, aboutée à un corps de 25 à 30 μ de long ouvert à l'autre extrémité par un goulot évasé. L'ensemble atteint 40 μ de long sur 13 μ de large (fig. 2 g).

e) *Hôtes*.

Holothuria tubulosa, *H. stellati*.

4° *Cystobia schneideri* MINGAZZINI 1891, LOCALISÉE SUR L'APPAREIL HÉMAL, AU NIVEAU DES RETE MIRABILE (fig. 3).

a) *Description originale*.

MINGAZZINI est très bref dans sa diagnose. Pour lui l'aspect et le mode de sporulation sont les mêmes que chez *C. holothuriae*, les seules différences résidant dans une « taille plus petite et dans une moindre résistance à l'eau de mer ». Nous avons cru pouvoir désigner sous ce nom une Grégarine dont les spores, entre autres particularités, sont plus petites que chez les espèces précédentes mais dont les gamétokystes sont d'une belle venue.

b) *Localisation*.

Ce sont les *rete mirabile* situés sur le trajet de lacunes menant de l'anse ascendante du tube digestif à la lacune dorsale, qui servent de lieu d'élection à cette espèce (fig. 3 g). Il ne reste ainsi aucune région importante de l'appareil hémal qui n'ait de Grégarines.

c) *Trophozoïtes*.

Les premiers stades binucléés que nous ayons observés, à cytoplasme d'une seule venue (fig. 3 ab) ont une forme lobée atteignant 0,2 à 0,3 mm de diamètre. Ils font à peine saillie à la surface des lacunes, restant directement en relation avec la lumière de la lacune par leurs appendices en forme de pseudopodes. Mais l'accroissement en taille (fig. 3 c) provoque la formation d'un long pédicule assez analogue à celui signalé chez *C. grassei* (fig. 3 de). Toutefois la couche syncytiale qui entoure le kyste est beaucoup plus mince et la surface de l'ensemble en devient très fragile; le moindre contact avec une pince provoque un épanchement du cytoplasme, phénomène qui n'avait pas lieu avec *C. grassei*. A maturité il atteint la grande taille de 0,7 mm de diamètre.

d) *Sporokystes*.

Nous avons eu la bonne fortune de rencontrer en place des gamétokystes avec sporokystes assez bien différenciés ressemblant par la brièveté de leur queue (3μ) et l'allure générale à ceux de *C. grassei* mais en différant nettement par une taille moindre : 22μ de long sur 9μ de large (fig. 3 f).

e) *Hôtes*.

Holothuria tubulosa, *H. stellati*, *H. polii*.

5° TABLEAU RÉCAPITULATIF DES ESPÈCES DU GENRE *Cystobia* Mingazzini
PARASITES DU GENRE *Holothuria* Linné.

1° Sporokystes sans appendice au pôle opposé au goulot, parasite de <i>Holothuria forskåli</i>	<i>C. irregularis</i> Minchin
2° Sporokystes avec un appendice plus ou moins long au pôle opposé au goulot, parasite de <i>Holothuria tubulosa</i> , <i>H. stellati</i>	
* Jeune trophozoïte sphérique porté par un long pédicule Spores de 35μ de long avec queue courte de 3 à 4μ . Sur l'appareil hémal au niveau de ses relations avec le tube digestif	<i>C. grassei</i> n. sp.
* Jeune trophozoïte sphérique porté par un très court et large pédicule. Spores de 40μ de long avec queue longue de 10 à 15μ . Sur l'appareil hémal au niveau des vaisseaux radiaires de la première anse intestinale	<i>C. holothuriae</i> (Schneider)
* Jeune trophozoïte faisant à peine saillie des vaisseaux hémaux, muni de prolongements courts. Spores de 22μ de long avec queue courte de 3μ . Sur l'appareil hémal au niveau des rete mirabile	<i>C. schneideri</i> ; Mingazzini

C. — BIOLOGIE.

1° CYTOLOGIE COMPARÉE

Bien que de nombreuses différences de détail permettent de distinguer les diverses espèces de *Cystobia*, la structure cytologique générale montre une remarquable uniformité.

A. — *Trophozoïtes*

1° Formes uninucléées.

Les plus jeunes stades observés de *Cystobia* d'Holothuries l'ont été par WOODCOCK (1906) chez *C. minchinii*, ces individus de 12 à 18μ montraient toujours 2 noyaux sans qu'aucune cloison cytoplasmique ne

soit visible. En examinant des coupes transversales de la paroi intestinale de la branche intestinale ascendante nous avons pu repérer, localisées entre l'épithélium coelomique et l'épithélium intestinal, au contact direct avec l'épithélium intestinal des formes de 25 à 30 μ . de diamètre, sphériques avec un seul noyau légèrement pariétal (pl. 1f). Certaines d'entre elles étaient accolées par 2 (pl. 1e) d'autres enfin possédaient deux noyaux. Toujours, le noyau assez peu chromophile montre quelques granulations de chromatine éparses et un nucléole peu volumineux, homogène. Mais c'est le cytoplasme qui offre une structure vraiment typique de ce stade : dans l'endoplasme, rejetant le noyau à la périphérie, s'observent après fixation au Helly et coloration à l'hématoxyline ferrique, des tubules pleins, formant une manière de peloton, contenant dans leur axe des inclusions en granules fortement sidérophiles (pl. 1efg) Après imprégnation osmique, suivant KOLATCHEV-NASSONOV c'est le cortex superficiel de ces tubules qui retient l'osmium (pl. 1d). Ces formations existent dans toutes les Grégarines de 25 à 30 μ , ainsi localisées, qu'elles soient isolées ou conjuguées. Il ne semble pas que ce soit là un artefact, puisque deux fixateurs aussi différents que le HELLY et le CHAMPY les conservent. Peut-être s'agit-il d'un parasite, bien que toutes les cellules observées en possèdent avec une structure absolument identique qualitativement et quantitativement et qu'elles ne présentent aucun signe de dégénérescence : noyau à nucléole et reticulum chromatique bien structurés et chromophiles.

Si ce sont des constituants réels du cytoplasme leur interprétation reste délicate; à notre connaissance aucune figure analogue n'a été signalée chez les Grégarines; ils ne s'apparentent pas aux corps de Golgi puisque ceux-ci existent séparément et simultanément (pl. 1d); peut-être est-ce là une manière d'ergatoplasme, en relation avec l'activité élaboratrice de réserves de ces cellules; toutefois il ne ressemblerait aucunement à ceux décrits chez les Métazoaires. Seul le microscope électronique permettra une interprétation sensée.

Ces cellules ovoïdes sont extrêmement abondantes puisque dans un fragment d'intestin de 5 mm de long on en trouve jusqu'à 5 par coupe de 4 μ d'épaisseur.

Il semble que ce soient là des sporozoïtes venant de traverser l'épithélium intestinal et transformés en gamontes prêts à copuler ou en train de copuler. Dans les préparations qui contenaient de tels stades, étaient aussi présents des trophozoïtes adultes de *Cystobia grassei* n. sp., fixés à proximité, il est probable, mais non certain, que ces deux formes, pourtant à des stades bien différents, appartiennent à la même espèce de Grégarine.

2° Syzygie.

Les figures précédentes relatives sans doute à *C. grassei* n. sp. montraient la gamogénie de formes identiques; c'est la règle pour les espèces connues du genre *Cystobia*. Mais la cloison séparant les gamontes

d'une même copulation disparaît plus ou moins précocement suivant les cas. C'est *Cystobia holothuriae* qui la maintient le plus longtemps, puisque des formes de 90 à 100 μ de diamètre en possèdent encore une, alors que *C. grassei* et *C. schneideri* en sont dépourvues à ce stade (fig. 1 c, 2 a, 3 a, 4 a).

3° Évolution de la Syzygie.

Les espèces que nous avons groupées dans le genre *Cystobia* possèdent en commun la particularité presque unique d'être « néogames » en reprenant le terme employé par WOODCOCK (1906), c'est-à-dire de se conjuguer entre gamontes de très petite taille, la phase d'accroissement étant postérieure à la « fusion » des cytoplasmes, de sorte que le terme de trophozoïte s'applique non plus à l'individu uninucléé avant la gamogonie mais à la copula en train d'accumuler des réserves.

α) *Le Cytoplasme.*

Comme l'a déjà signalé WOODCOCK (1906), la cuticule ou épicyte est très simple et forme une couche uniforme sans différenciation en stries ou « poils ». L'ectocyte, lui aussi très simple, ne compte pas de myonèmes comme il en existe chez les Grégarines mobiles [*Monocystis* (LOUBATIÈRES 1955), certains *Nematocystis* (ROSKIN et LEVINSON, 1929) etc...] mais réalise seulement une mince couche finement granuleuse. Quant à l'entocyte les fixateurs usuels le font apparaître comme finement réticulé et extrêmement chargé en sphérules de paraglycogène, qui lui confèrent une belle teinte pourpre après traitement par la méthode de Hotchkiss-Mac Manus (fig. 5 f). Les méthodes de coloration utilisées n'ont pas permis de mettre en évidence de sexualisation des cytoplasmes, bien connue depuis le célèbre travail de LÉGER et DUBOSCQ (1909) sur *Grebniackiella gracilis*.

Le cytoplasme renferme aussi des inclusions, produits d'élaboration nucléolaire, qui seront étudiées spécialement.

β) *Le Noyau.*

Chez la plupart des Grégarines monocystidées le noyau revêt une forme très analogue présentant beaucoup de ressemblance dans le trophozoïte adulte avec la vésicule germinative de l'ovule des Métazoaires. Il est volumineux, sphérique et son contenu ou nucléoplasme apparaît finement granulaire ou homogène, toujours peu sidérophile à l'Hématoxyline au fer. La membrane nucléaire est parfaitement visible et apparaît même relativement épaisse.

La réaction de Feulgen avec tests à l'appui reste toujours négative pour l'ensemble du noyau adulte. Cette négativité n'a rien de particulier au noyau des *Cystobia*, elle a été constatée chez plusieurs Grégarines (REICHENOW 1928, LOUBATIÈRES 1955), chez des Coccidies (PATTILO et BECKER 1955), dans la vésicule nucléaire du trophozoïte adulte.

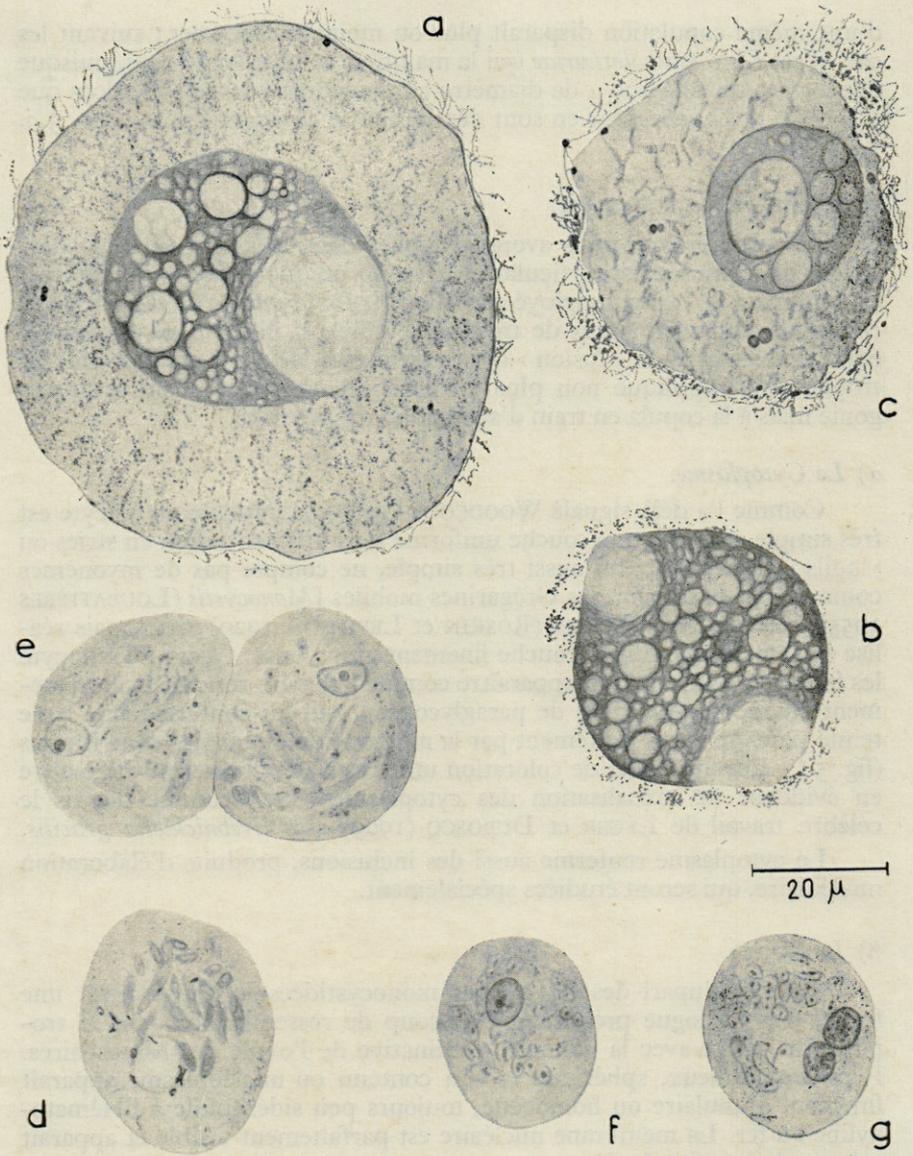


Planche I. — *Cystobia* sp.

a, noyau d'un trophozoïte, Bouin-Hématoxyline ferrique; *b*, nucléole du même, Bouin-Hématoxyline ferrique; *c*, noyau d'un trophozoïte, Bouin-Hématoxyline ferrique; *d*, *e*, *f*, stades de la paroi intestinale; *d*, Champy-Imprégnation osmique; *e*, *f*, *g*, Regaud-Hématoxyline ferrique.

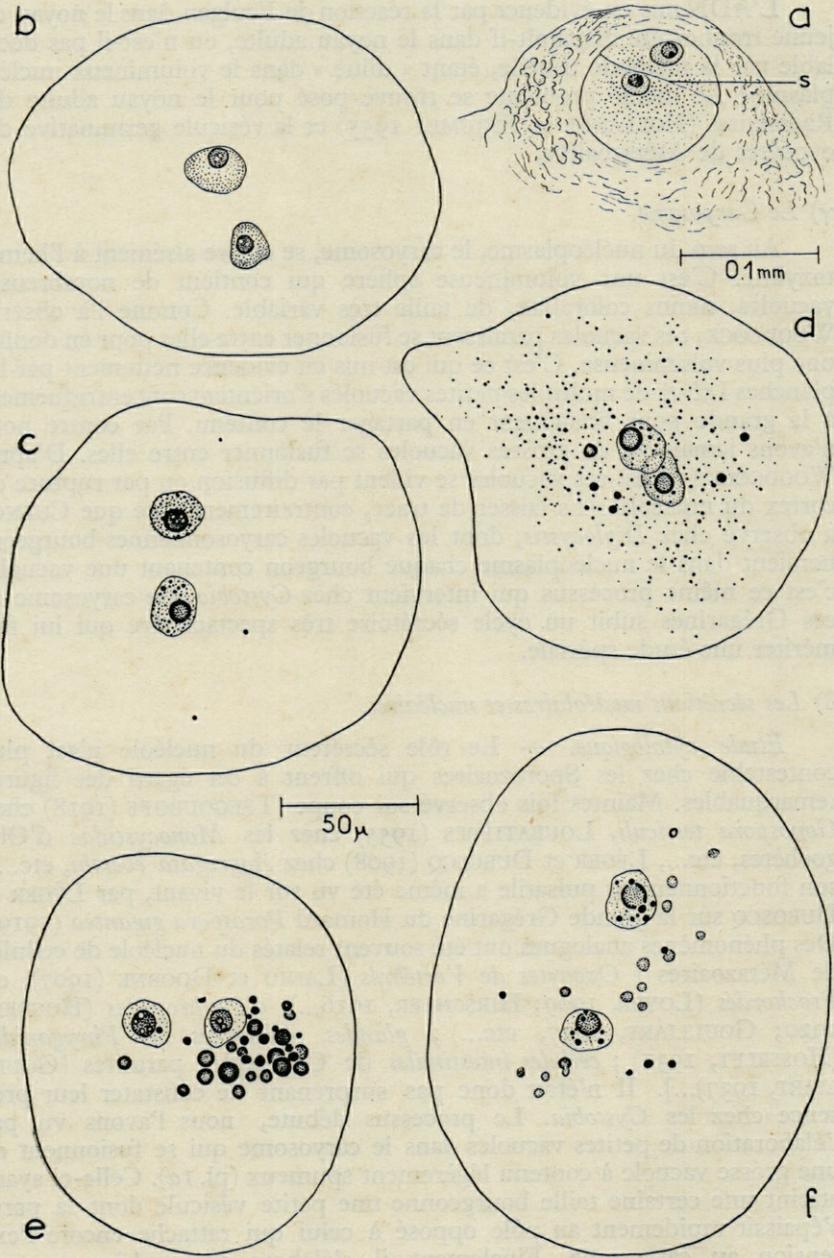
L'ADN mis en évidence par la réaction de Feulgen dans le noyau du jeune trophozoïte disparaît-il dans le noyau adulte, ou n'est-il pas décelable par la méthode usuelle, étant « dilué » dans le volumineux nucléoplasme? Le même problème se trouve posé pour le noyau adulte des Radiolaires (HOLLANDE et ENJUMET 1955) et la vésicule germinative des ovocytes de Métazoaires,

γ) *Le Caryosome.*

Au sein du nucléoplasme, le caryosome, se colore aisément à l'hématoxyline. C'est une volumineuse sphère qui contient de nombreuses vacuoles, moins colorables, de taille très variable. Comme l'a observé WOODCOCK, ces vacuoles paraissent se fusionner entre elles pour en donner une plus volumineuse. C'est ce qui est mis en évidence nettement par les planches Iab où de multiples petites vacuoles s'orientent concentriquement à la grande pour finalement en partager le contenu. Par contre nous n'avons jamais vu de grosses vacuoles se fusionner entre elles. D'après WOODCOCK (1906), ces vacuoles se vident par diffusion ou par rupture du cortex du nucléole sans laisser de trace, contrairement à ce que CUÉNOT a observé chez *Diplocystis*, dont les vacuoles caryosomiennes bourgeonneraient dans le nucléoplasme chaque bourgeon contenant une vacuole; c'est ce même processus qui intervient chez *Cystobia*. Le caryosome de ces Grégarines subit un cycle sécrétoire très spectaculaire qui lui fait mériter une étude spéciale.

δ) *Les sécrétions nucléolaires et nucléaires.*

Étude cytologique. — Le rôle sécréteur du nucléole n'est plus contestable chez les Sporozoaires qui offrent à cet égard des figures remarquables. Maintes fois observé sur coupe [TREGOUBOFF (1918) chez *Gonospora testiculi*, LOUBATIÈRES (1955) chez les *Monocystidae* d'Oligochètes, etc..., LÉGER et DUBOSCQ (1908) chez *Aggregata eberthi*, etc...], son fonctionnement pulsatile a même été vu sur le vivant, par LÉGER et DUBOSCQ sur la grande Grégarine du Homard *Porospora gigantea* (1919). Des phénomènes analogues ont été souvent relatés du nucléole de cellules de Métazoaires [*Ovocytes de Vertébrés* (LANIO et DOORNE (1907), de *Prochordés* (LOYER, 1909; HIRSCHLER, 1916...), d'*Arthropodes* (HOGBEN, 1920; GOULLIART, 1937, etc...); *glandes séricigènes de Phryganides* (HOSSELET, 1931); *cellules intestinales de Copépodes parasites* (GOULLIART, 1937)...]. Il n'était donc pas surprenant de constater leur présence chez les *Cystobia*. Le processus débute, nous l'avons vu, par l'élaboration de petites vacuoles dans le caryosome qui se fusionnent en une grosse vacuole à contenu légèrement spumeux (pl. Ia). Celle-ci ayant atteint une certaine taille bourgeonne une petite vésicule dont la paroi s'épaissit rapidement au pôle opposé à celui qui rattache encore l'extension au caryosome. Finalement il s'élabore une sphère pouvant parfois atteindre en diamètre le quart de celui du caryosome (mais



(Fig. 4)

souvent moins), avec une ou plusieurs vacuoles dans sa masse. Une fois émis, les globules chromatiques ne restent pas dans le nucléoplasme, mais passent, malgré leur taille, à travers la membrane nucléaire : comme en témoigne la présence de globules de même allure dans le nucléoplasme, au contact de la membrane cellulaire, de part et d'autre de celle-ci, et dans le cytoplasme (pl. I a-c). Des figures analogues ont aussi été publiées mais chez une Coccidie *Legerella testiculi* par TUZET et BESSIÈRE (1945). Ce passage de substances nucléolaires dans le cytoplasme est d'autre part confirmé par le fonctionnement du nucléole.

Il est certain que la sécrétion du nucléole est discontinue, certains trophozoïtes jeunes ou âgés ne possèdent pas de grains sécrétés, d'autres au contraire, de taille analogue, en contiennent parfois en très grande abondance. Nous avons pu même saisir une phase de ce cycle sécrétoire dans une série de trophozoïtes de *Cystobia grassei* parasites d'une même *Holothuria stellati*. La fig. 4 b montre un trophozoïte apparemment à l'état de repos sécrétoire avec nucléole peu chromophile; puis de multiples grains d'origine nucléolaire s'accumulent dans le nucléoplasme et arrivent en contact avec la membrane nucléaire (fig. 4 c); enfin, les globules sécrétés s'éparpillent dans le cytoplasme (fig. 4 d). Mais souvent, et en particulier dans les trophozoïtes jeunes, les phénomènes sécrétoires sont plus discrets et seulement quelques globules chromatiques, ou chromidies des anciens auteurs, se discernent dans le cytoplasme ou le noyau. Parfois (fig. 4 ef) ces chromidies sont de taille énorme, peu chromatiques, et voisinent avec d'autres plus petits et plus chromatiques; il est vraisemblable que dans ce cas, il y a eu augmentation de volume des globules fraîchement émis dans le cytoplasme (fig. 4 f).

Mais les chromidies ne sont pas les seules structures cytoplasmiques provenant du noyau. De grandes plages homogènes, retenant le vert lumière avec la triple coloration de Prenant, avoisinent le noyau de certains trophozoïtes de *Cystobia grassei*. Elles apparaissent comme un halo autour du noyau (fig. 5 b) et s'en écartent ultérieurement (fig. 5 ac). Il ne semble pas que ce soient là des artefacts de fixation dûs à une rétraction du noyau, d'une part parce que le noyau ne montre pas de figure de rétraction, d'autre part parce que le cytoplasme et en particulier les grains d'allure mitochondriale visibles sur la fig. 5 c n'apparaissent pas déplacés au voisinage de ces plages, parfois assez éloignées du noyau, et du noyau lui-même. Leur étude n'a pas été poussée plus avant, mais leur présence

Fig. 4. — a, *Cystobia holothuriae* (Schneider), jeune syzygie avec septum entre les gamontes; Bouin-Hématoxyline ferrique; s, septum; b-f, *Cystobia grassei* n. sp. : diverses phases de sécrétion nucléolaire (reconstitution de coupes sériées); b, repos nucléole peu chromatique; c, les extrusions nucléolaires atteignent la membrane nucléaire; d, éparpillement dans le cytoplasme des extrusions nucléolaires qui sont ici nombreuses et de petite taille; e, f, volumineuses et peu nombreuses extrusions nucléolaires.

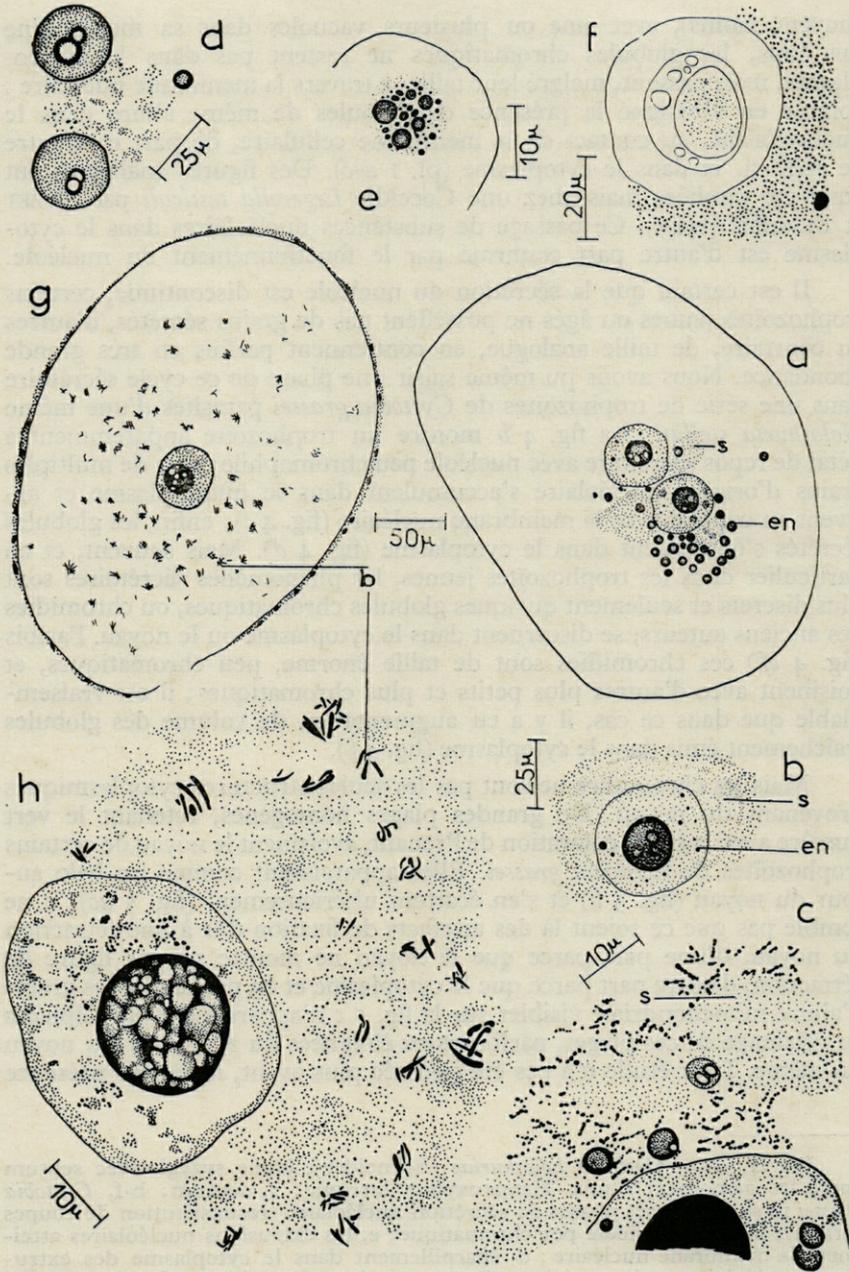


Fig. 5

n'apparaît pas invraisemblable : la structure poreuse de la membrane nucléaire vue récemment chez les Grégarines au microscope électronique par BEAMS, TAHMISIAN, DEVINE et ANDERSON (1957) doit permettre le passage de molécules même de grosse taille du noyau dans le cytoplasme (les chromidies ne peuvent passer que par effraction, mécaniquement il est vraisemblable qu'elles s'encapuchonnent dans la membrane nucléaire qui se réorganise après la pédiculisation et la rupture). Des phénomènes de sécrétion à travers la membrane nucléaire ont d'ailleurs été signalés sur des coupes ultra-fines chez des Insectes (GAY, 1955; ANDERSON et BEAMS, 1956), ou des Vertébrés (GROODT, LAGASSE et SEBRUYNS, 1956). Leur rôle est dans bien des cas discuté. Mais des données récentes sur les produits d'origine nucléaire passant dans le cytoplasme permettent une interprétation des faits observés.

Interprétation des sécrétions nucléolaires. — On peut remarquer que les sécrétions nucléolaires sont particulièrement actives chez les formes jeunes, chez les formes en voie de croissance, de synthèse protéique et d'accumulation de réserves. Le parallélisme entre l'ovogenèse des métazoaires et l'évolution des trophozoïtes des Grégarines depuis longtemps signalée devient encore plus frappant si l'on compare les nucléoles qui, fréquemment dans les deux cas, présentent une évolution analogue; chez les *Cystobia* la coloration à la pyronine, disparaissant après hydrolyse chlorhydrique, vraisemblablement, met en évidence la présence d'A.R.N. dans la substance même du caryosome, dans les granules sécrétés, qu'ils soient dans le nucléoplasme ou le cytoplasme. Depuis les expériences de GOLDSTEIN et PLAUT (1955) sur l'amibe on sait que l'A.R.N. cytoplasmique provient en grande partie du nucléole qui accumule celui synthétisé par le noyau; les sécrétions nucléolaires des *Cystobia* seraient en quelque sorte une schématisation de ce processus; quant à l'A.R.N. ainsi rejeté dans le cytoplasme, sa présence peut être rapprochée de l'active synthèse de protéines qui s'y effectue. De nombreux auteurs ont déjà signalé le rôle de l'A.R.N. dans la synthèse protéique. Il est donc raisonnable de lier étroitement les sécrétions nucléolaires à la synthèse des protéines cytoplasmiques, ce qui est appuyé par l'activité particulièrement importante de ces sécrétions dans les formes de petite ou moyenne taille. De tels phénomènes, ne feraient que traduire en l'exagérant une activité métabolique normale du noyau. photométriques. D'autre part il est vraisemblable que ces sécrétions nucléolaires n'apportent pas que de l'A.R.N. au cytoplasme, il est certain que celui-ci est porté

Fig. 5. — *Cystobia grassei* n. sp. a-f et *Cystobia* sp. g-h; a-c, sécrétions nucléolaires, Helly-Hématoxyline ferrique-Eosine-Vert Lumière; en, extrusions nucléolaires; s, produit de sécrétion nucléaire; d, extrusions nucléolaires, dans le cytoplasme Helly-Hématoxyline ferrique; e, caryosome coupé tangentiellement, Champy-Imprégnation osmique; f, noyau et cytoplasme, Réaction de Hotchkiss-Mac Manus; chaque point représente un sphérule de paraglycogène; g-h, kyste des amas bruns, Bouin-Hématoxyline ferrique; b, bactéries ?

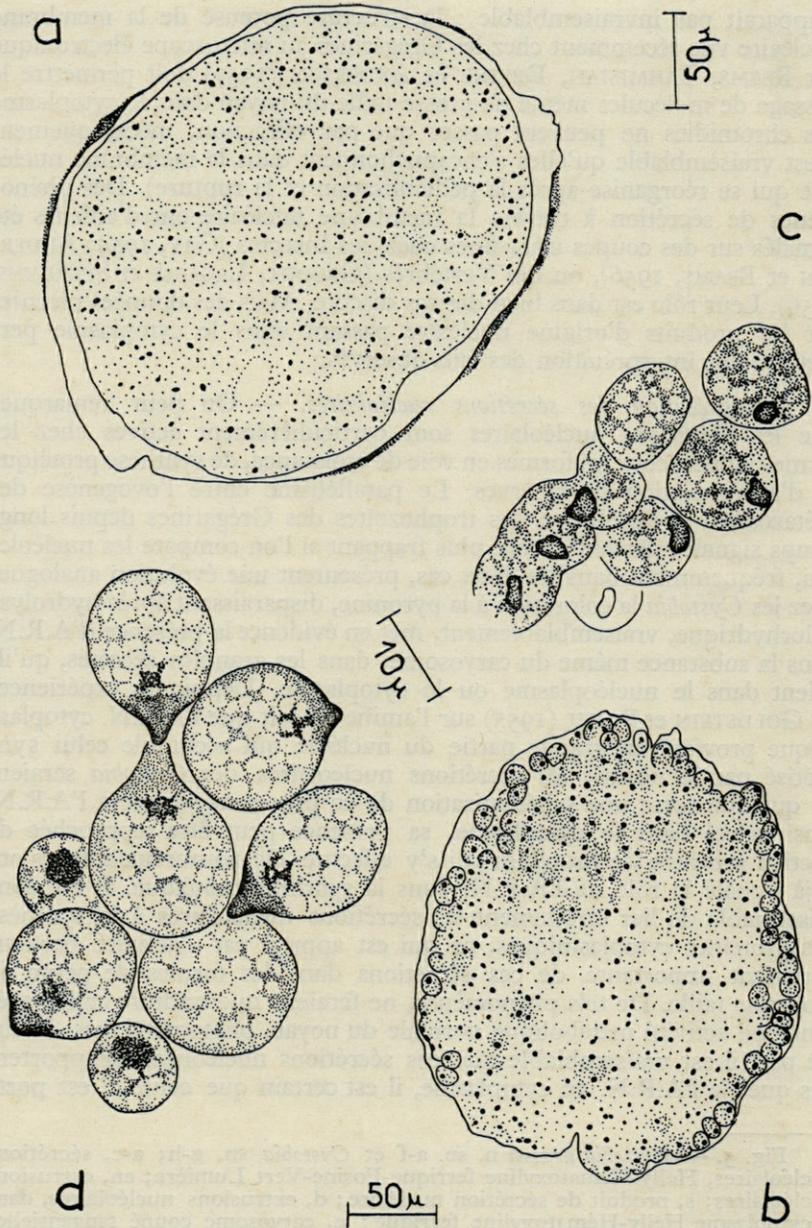


Fig. 6. — *Cystobia* sp. a-d, *Cystobia grassei* n. sp. e-h
a-b, gamétogenèse Champy-Hématoxyline ferrique;
c, gamètes, Champy-Feulgen-Vert lumière;
d, gamètes Champy-Hématoxyline ferrique-Eosine-Vert lumière.

par une trame protéique matérialisant les globules colorables par la méthode de la cytologie classique. D'autre part il n'est pas exclu que le nucléole synthétise ou accumule à l'intérieur de ses vacuoles des lipides et des polysaccharides, qui, transmis ensuite au cytoplasme pourraient s'y accumuler, mais aussi servir de précurseurs ou déclancher la synthèse de certains de ses constituants. En effet, par imprégnation osmique les vacuoles du caryosome retiennent fortement l'osmium réduit et d'autre part contiennent des granules Mac Manus positifs (fig. 5 e)

Le phénomène sûrement complexe mérite une étude cyto-chimique précise qui, peut être, étant donnée sa schématisation, contribuera à la connaissance du fonctionnement du nucléole en général.

ε) Les « bactéries » cytoplasmiques de certains trophozoïtes.

Dans certains trophozoïtes de grande taille des amas bruns de *Holothuria tubulosa* (fig. 5 gh), le cytoplasme montre, après fixation au Bouin et coloration à l'hématoxyline des rassemblements de bâtonnets fortement chromatiques orientés comme s'il s'agissait de figures de mitoses.

Il s'agit sans doute de bactéries parasites qui donnent l'allure de figures mitotiques consécutivement à des phénomènes de prolifération particuliers.

B. — Gamétogenèse

Nous n'avons pu observer la première mitose progamique qui avait aussi échappé à WOODCOCK (1906). Les premiers stades de gamétogenèse rencontrés sont assez avancés (fig. 6 a) : le cytoplasme présente alors de grandes lacunes et contient des noyaux faiblement mais nettement Feulgen positifs. Puis des masses de cytoplasme s'individualisent autour de chaque noyau, d'abord à la périphérie (fig. 6 b). In toto la masse protoplasmique en gamétogenèse apparaît rétractée dans le kyste (fig. 7 a) et scindée incomplètement en 2 parties équivalentes par un sillon annulaire. Bien que les cytoplasmes des gamontes aient été apparemment fusionnés très tôt dans le cycle vital, ils conservent leur individualité, symptomatique d'une sexualisation des cytoplasmes inapparente avec les méthodes classiques de la cytologie.

Les gamètes, sphériques, à noyau excentrique, sont d'une morphologie uniforme; il y a isogamie. La masse générale du kyste se scinde en gamètes ne laissant qu'un faible résidu cytoplasmique. Ceux-ci poussent un cône de fécondation à l'aplomb du noyau, retenant fortement le vert lumière puis copulent. Des figures très analogues à celles décrites par WOODCOCK (1906) ont pu être retrouvées. Il ne signale cependant pas la présence de cône de fécondation.

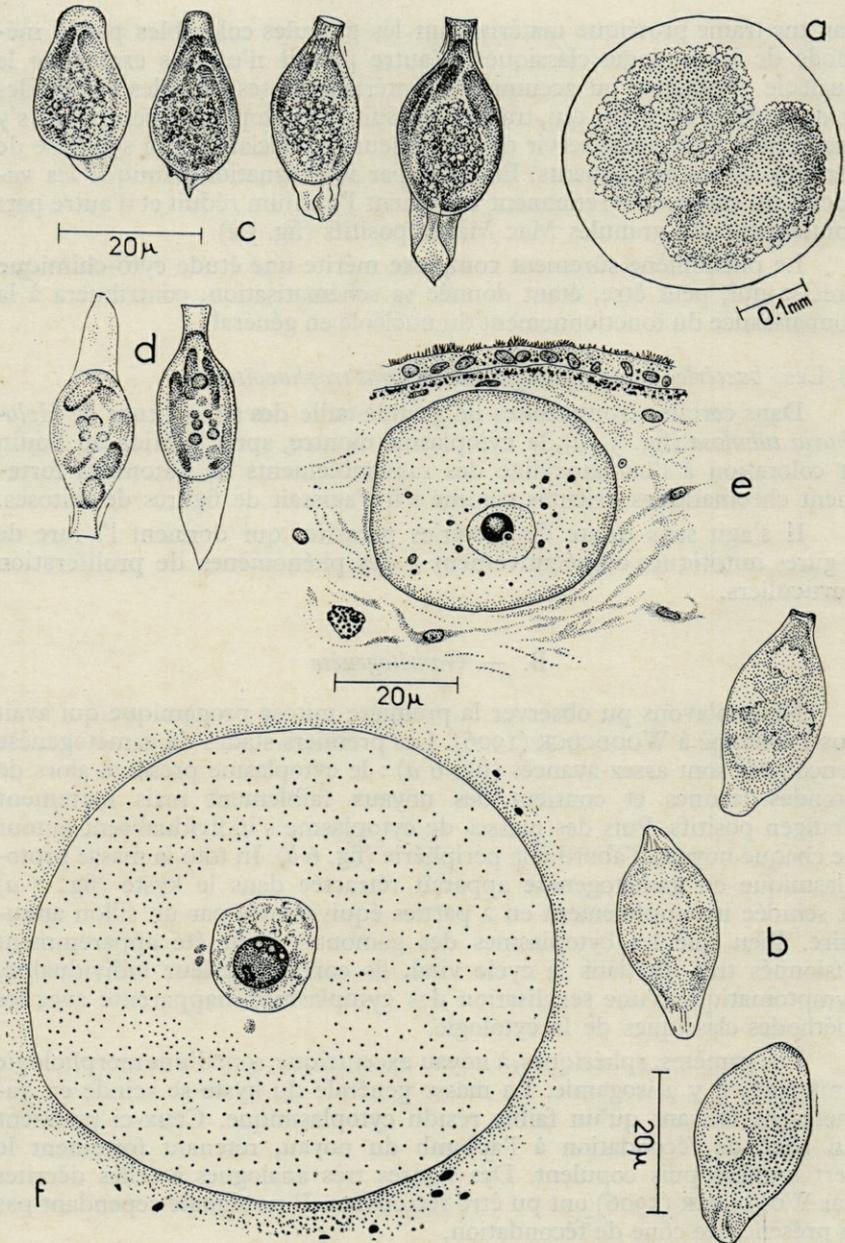


Fig. 7. — *Cystobia grassei* n. sp. a-b; '*Cystobia holothuriae* (Schneider) c-d; *Cystobia* sp. e-f
a, gamétogénèse, in vivo; b, sporogénèse, in vivo; c-d, sporogénèse, in vivo-
e-f, kystes parthénogénétiques; e, Champy-Hématoxyline ferrique; f, Bouin; Hématoxyline ferrique.

C. — Sporogenèse

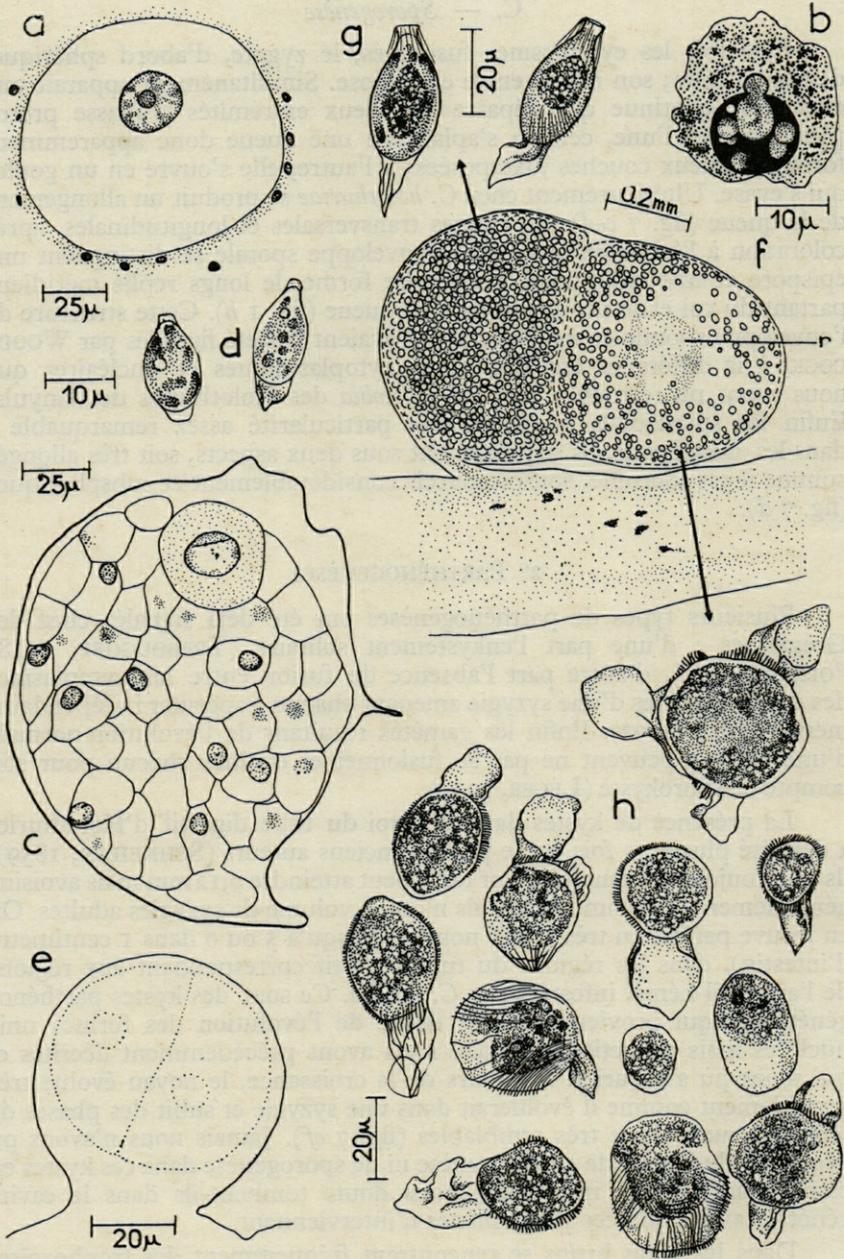
Une fois les cytoplasmes fusionnés, le zygote, d'abord sphérique, devient ovoïde; son noyau entre en méiose. Simultanément apparaît une enveloppe continue qui dépasse aux deux extrémités la masse protoplasmique. A l'une, celle-ci s'aplatit en une queue donc apparemment formée de deux couches juxtaposées; à l'autre, elle s'ouvre en un goulot qui s'évase. Ultérieurement chez *C. holothuriae* se produit un allongement de la queue (fig. 7 *c-d*). En coupes transversales et longitudinales, après coloration à l'hématoxyline, dans l'enveloppe sporale se distinguent une épispore et une endospore. L'épispore forme de longs replis méridiens partant du col et se terminant dans la queue (fig. 1 *h*). Cette structure de l'enveloppe sporale et son évolution n'avaient pas été figurées par WOODCOCK, à la différence des évolutions cytoplasmiques et nucléaires que nous avons pu retrouver chez les *Cystobia* des Holothuries de Banyuls. Enfin les sporozoïtes montrent une particularité assez remarquable : dans les amas bruns, ils se présentent sous deux aspects, soit très allongés comme il est coutume, soit raccourcis considérablement et subsphériques (fig. 7 *d*).

2° PARTHÉNOGÉNÈSES

Plusieurs types de parthénogénèses ont été déjà signalés chez des Grégarines : d'une part l'enkystement solitaire (TREBOUGOFF, 1918; POISSON, 1939), d'autre part l'absence de fusion entre les cytoplasmes des deux gamontes d'une syzygie amenant chacun à sporuler indépendamment (LÉGER, 1892). Enfin les gamètes résultant de l'évolution normale d'une syzygie peuvent ne pas se fusionner et évoluer chacun pour son compte en sporokyste (LÉGER, 1907).

La présence de kystes dans la paroi du tube digestif d'Holothuries a déjà été plusieurs fois notée par les anciens auteurs (SCHNEIDER, 1859); ils sont toujours uninucléés; leur taille peut atteindre 0,12 mm mais avoisine généralement 0,08 mm. Jamais ils n'ont le volume de syzygies adultes. On en trouve parfois en très grand nombre (jusqu'à 5 ou 6 dans 1 centimètre d'intestin), dans les régions du tube digestif correspondant aux régions de l'appareil hémal infestées par *C. grassei*. Ce sont des kystes parthénogénétiques qui proviennent sans doute de l'évolution des formes uninucléées mais de petite taille que nous avons précédemment décrites et qui n'ont pu s'apparier. Au cours de la croissance, le noyau évolue très sensiblement comme il évoluerait dans une syzygie et subit des phases de sécrétion nucléolaire très semblables (fig. 7 *ef*). Jamais nous n'avons pu découvrir de figures de gamétogenèse ni de sporogenèse dans ces kystes en place dans la paroi intestinale. Sans doute tombent-ils dans la cavité générale avant que ces phénomènes n'interviennent.

Dans les amas bruns se rencontrent fréquemment des trophozoïtes uninucléés de taille très variable depuis 0,1 mm jusqu'à près d'un mm.



(Fig. 8)

Les stades de 0,1 mm ont un noyau relativement chromatique avec un nucléole homogène (fig. 8 a); dans le stade de 0,15 mm, le nucléole devient sécréteur après vacuolisation (fig. 8 b). Il y a de fortes chances pour que certaines de ces formes proviennent de la paroi du tube digestif comme nous le suggérons précédemment. Cependant il n'est pas impossible que certains sporozoïtes se développent sur place conduisant notamment à des trophozoïtes tels que celui de la fig. 8 a, qui ne ressemblent pas à ceux figurés de la paroi du tube digestif (fig. 7 e). Certains de ces kystes même ne doivent pas s'accroître beaucoup pour sporuler, étant donné que plusieurs d'entre eux contiennent des gamètes (fig. 8 c) et même des spores pour une taille de 0,15 mm à 0,20 mm de diamètre. Mais les spores rencontrées dans ces kystes diffèrent notablement de celles récoltées dans les kystes de taille usuelle : leur taille ne dépasse pas 17 μ et elles possèdent une queue de 2 à 3 μ (fig. 8 d). Sont-ce là des produits de l'évolution normale dans les amas bruns d'une autre espèce de Grégarine que celles précédemment signalées? C'est peu vraisemblable puisque jamais nous n'avons rencontré de formes binucléées dans les amas bruns. Ces kystes doivent provenir d'une évolution parthénogénétique : ou bien de trophozoïtes enkystés solitairement dans la paroi intestinale, ou bien de trophozoïtes ayant évolué totalement dans les amas bruns.

Le hasard nous a permis de rencontrer sur les vaisseaux hémaux radiaires de la première anse intestinale deux kystes étroitement accolés inclus dans la même évagination de l'appareil hémal (fig. 8 f); nous avons rapproché cette figure d'une autre (fig. 8 e) montrant, aussi dans la même enveloppe réactionnelle, un trophozoïte de grande taille (0,6 mm de diamètre) binucléé avec un cytoplasme divisé en 2 par un septum, alors que les individus analogues n'en présentent pas à ce stade. Il s'agit sans doute d'une absence de fusion des cytoplasmes entraînant une parthénogenèse obligatoire dans chacun des deux gamontes isolés. Les auteurs ne sont d'ailleurs pas d'accord sur le stade de disparition du septum séparant les deux gamontes chez *C. holothuriae*. MINGAZZINI (1891) pense qu'un septum divise les kystes seulement lorsqu'ils sont attachés à l'appareil hémal, SCHNEIDER (1859) au contraire n'a vu un septum que dans les kystes tombés dans la cavité générale. MINCHIN

Fig. 8. — *Cystobia* sp. a-e, *Cystobia holothuriae* (Schneider) f-h

a, kystes parthénogénétiques des amas bruns, Bouin-Hématoxyline-ferrique; b, noyau d'un kyste parthénogénétique des amas bruns de 0,15 mm de diamètre, Bouin-Hématoxyline ferrique; c, gamétokyste vraisemblablement parthénogénétique des amas bruns, Flemming Hématoxyline ferrique-Eosine-Vert lumière; d, sporokystes d'un gamétokyste des amas bruns de 0,25 mm de diamètre, in vivo; e, syzygie accrue avec gamontes non fusionnés, in-vivo; f, gamontes parthénogénétiques ayant fourni deux gamétokystes avec sporokystes, in vivo; r, résidu sporal; g-h, sporokystes contenus dans chacun des gamontes parthénogénétiques évolués en gamétokystes, in vivo; g, sporokystes normaux; h, sporokystes tératologiques.

(1893) lui, ne trouva jamais de septum. Enfin WOODCOCK (1906) observa chez *C. irregularis* des formes de grande taille avec septum, libres dans de grands vaisseaux hémaux, tandis que les formes fixées par un pédoncule n'en montraient pas. Il apparaît certain que l'évolution normale du parasite s'effectue fixé à l'appareil hémal; or jamais nous n'avons obtenu de septum sauf chez les formes venant de s'apparier, donc très jeunes. Lorsqu'un septum persiste entre les deux gamontes parvenus à la taille adulte, il est presque sûr que chacun d'eux évoluera parthénogénétiquement.

Dans le cas de la syzygie abortive de la fig. 8 *f*, l'un des kystes contenait des spores normales dont nous n'avons pas pu compter le nombre exact de sporozoïtes, l'autre était aussi rempli de spores mais affectant des formes tératologiques avec parfois deux et même trois queues et une taille très variable. Nous n'avons pu trouver dans la littérature de figures analogues; mais TREGOUBOFF (1918) montre que, au cours de l'enkystement solitaire, les spores obtenues diffèrent notablement des spores normales et, du fait de leur paroi très mince, les qualifie de gymnospires; il est donc assez banal d'observer des formes anormales. Mais pourquoi d'un seul côté? La présence de kystes anormaux de petite taille (fig. 8 *h*) à côté de formes volumineuses semble jouer en faveur de l'hypothèse d'une évolution trop rapide du gamonte initial ayant amené un partage cytoplasmique inégal, alors que le gamonte parthénogénétique voisin se développant à la vitesse normale fournissait des spores normales.

En conclusion, il faut surtout retenir les facultés très grandes de développement parthénogénétique présentées par ces *Urosporidae*, facultés déjà signalées par TREGOUBOFF (1918), mais chez une forme parasite de Mollusques.

3° RÉACTIONS TISSULAIRES DE L'HÔTE

Les kystes parthénogénétiques de la paroi de l'intestin apparaissent très souvent entourés d'un halo blanchâtre; cette réaction de l'hôte, visible en coupe transversale, consiste en de nombreuses fibres provenant de cellules conjonctives entourant le kyste; mais apparemment le nombre des cellules n'a pas augmenté, sans doute y-a-t-il eu simple refoulement et prolifération légère des fibres (fig. 7 *e*). Mais les réactions de l'hôte les plus spectaculaires sont évidemment celles qui entourent les trophozoïtes normaux. Nous avons décrit leur morphologie dans le chapitre relatif à la systématique. Leur structure histologique varie aussi considérablement avec l'espèce de Grégarine. Ainsi *C. holothuriae* provoque autour du kyste la différenciation d'une enveloppe complexe formée d'au moins 3 couches de tissus alors que *C. grassei* et *C. schneideri* ne montrent qu'une seule fine couche syncytiale (fig. 9 *a-d*). Il est vraiment remarquable que chaque espèce de Grégarine induise une réaction de la part de l'hôte aussi caractéristique que la forme des spores par exemple. Ceci n'est certaine-

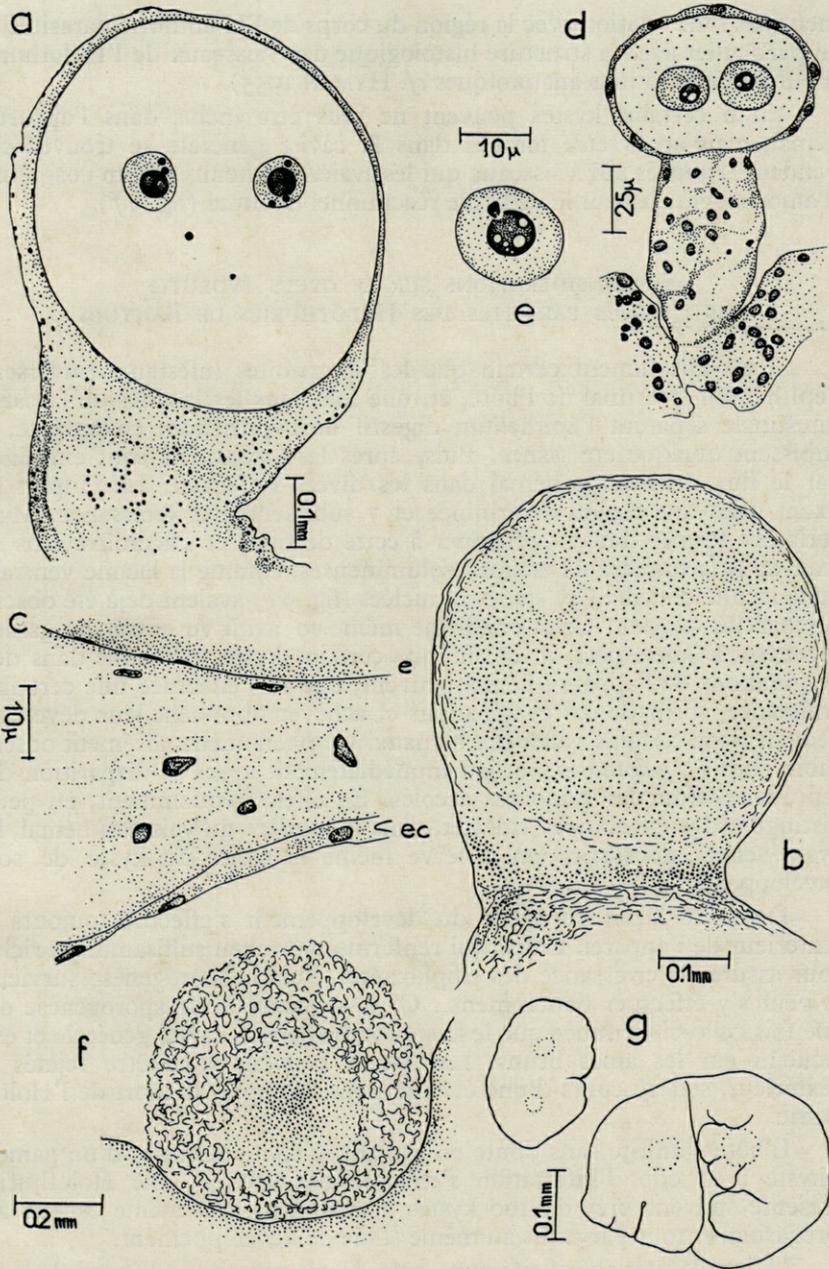


Fig. 9. — *Cystobia holothuriae* (Schneider) a-c, f;
Cystobia grassei n. sp. d-e; *Cystobia* sp. g

a-b, trophozoïte adulte, a, Bouin-Hématoxyline ferrique-Eosine-Vert lumière, b, in vivo; c, détail de a : e, épicyte, ec, épithélium cœlomique; d, jeune trophozoïte de *Cystobia grassei*, Bouin-Hématoxyline ferrique; f, enveloppe réactionnelle anormale formée d'amœbocytes; g, stades libres de grosses lacunes.

ment pas sans relation avec la région du corps de l'Holothurie parasitée et en particulier avec la structure histologique des vaisseaux de l'Holothurie (Pour les descriptions anatomiques cf. HYMAN 1955).

Enfin certains kystes peuvent ne plus être inclus dans l'appareil hémal, mais après être tombés dans la cavité générale se trouver cependant rattachés aux vaisseaux qui les avaient contenus par un coagulum d'amoebocyte mimant le pédicule réactionnel habituel (fig. 9 f).

4° CONSIDÉRATIONS SUR LE CYCLE ÉVOLUTIF DES *Cystobia* PARASITES DES HOLOTHURIES DE BANYULS

Il est absolument certain que les sporozoïtes infestants traversent l'épithélium intestinal de l'hôte, et, une fois dans les lacunes de la paroi intestinale séparant l'épithélium digestif de l'épithélium coelomique, y subissent quelque croissance. Puis, après la syzygie, ils sont entraînés par le flux du liquide hémal dans les divers vaisseaux. La plupart se fixent dans une région déterminée et y subissent leur croissance. Mais certaines formes doivent échapper à cette destinée et s'accroître sans se fixer dans la lumière de lacunes volumineuses, comme la lacune ventrale ou la lacune dorsale. Ces stades binucléés (fig. 9 g) avaient déjà été observés par WOODCOCK. Celui-ci affirme même en avoir vu entrer en gamétogénèse. D'autre part, il est sûr que certains kystes contenus dans des évaginations de l'appareil hémal peuvent, une fois effectuée une certaine croissance, sortir de ces évaginations et achever librement leur développement dans certains vaisseaux hémaux. Ce phénomène, aisément observable chez *C. holothuriae*, a lieu immédiatement après la disparition du septum séparant les gamontes accolés. En effet, fréquemment, on peut distinguer des enveloppes vides et, dans la lumière du vaisseau hémal, le kyste venant de sortir. On observe même la sortie du kyste de son enveloppe.

De toute façon, le début du développement s'effectue toujours à l'intérieur de l'appareil hémal qui renferme un milieu suffisamment riche pour assurer la croissance des trophozoïtes. Puis la sporogénèse survient et peut s'y effectuer entièrement. C'est au cours de la sporogénèse ou une fois celle-ci terminée que le kyste tombe dans la cavité générale et est recueilli par les amas bruns. Les kystes peuvent alors être rejetés à l'extérieur, soit au cours d'une éviscération, soit après la mort de l'Holothurie.

L'hôte s'infeste sans doute en avalant le contenu entier d'un gaméto-kyste : en effet l'infestation s'effectue par vagues; une Holothurie présente souvent près de 100 kystes appartenant à la même espèce de Grégarine, et tous parvenus au même stade de développement.

Malgré la non-spécificité apparente de ces parasites à l'égard de leur hôte, il existe une spécificité écologique remarquable qui se répète quel

que soit l'hôte. Elle peut être expliquée par une sensibilité différentielle des sporozoïtes aux suc digestifs. Sans doute existe-t-il un maximum d'activation de ceux-ci pour un pH (cf. GOHRE), un rH donnés. Les sporozoïtes de *C. holothuriae* ne seraient donc activés par le contenu intestinal que tardivement, au niveau de la branche ascendante de l'intestin, alors que, ceux de *C. grassei* le seraient plus précocement, dans la branche descendante. Le déterminisme de la répartition des *Cystobia* dans l'hôte serait donc assez analogue à celui expliquant la localisation des Ciliés dans le tube digestif d'*Allolobophora savignyi*, élucidé par de PUYTORAC et MAURET (1956).

Une hypothèse sur le mécanisme de spéciation de ces Grégarines peut alors être construite : des mutations portant sur la sensibilité aux suc digestifs auraient provoqué un isolement écologique, permettant ainsi l'accentuation de divergences morphologiques, portant par exemple sur la queue des spores.

BIBLIOGRAPHIE

- ANDERSON (E.), et BEAMS (H.-W.), 1956. — Evidence from electron micrographs for the passage of material through pores of the nuclear membrane. *J. Biophys. Biochem. Cytol.*, II, 4, Suppl. p. 439-444.
- BEAMS (H.-W.), TAHMISIAN (T.-N.), DEVINE (R.) et ANDERSON (E.), 1957. — Ultrastructure of the nuclear membrane of a Gregarine parasitic in Grasshoppers. *Exp. Cell. research.*, XIII, 1, p. 200-203.
- BOGOLEPOVA (I.-I.), 1953. — (Gregarines of Peter the Great Bay). *Trav. Inst. Acad. Sci. U.R.S.S.*, XIII, 1953.
- BRASIL (L.), 1905. — Recherches sur la reproduction des Grégarines monocystidées. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, (4), III, p. 17-38; pl. 2, 2 fig.
- CUÉNOT (L.), 1891. — Protozoaires commensaux et parasites des Échinodermes. *Rev. Biol. Nord de la France*, III.
- CUÉNOT (L.), 1892. — Parasites et commensaux des Échinodermes. *Rev. Biol. Nord de la France*, V.
- CUÉNOT (L.), 1912. — Contribution à la faune du bassin d'Arcachon. V. Échinodermes. *Bull. Sta. Biol. Arcachon*, XIV, p. 17-127.
- DJAKANOV (D.), 1923. — *Diplodina gonadipertha* n. sp. A new negamous Gregarine parasite of the gonads of *Cucumaria frondosa*. *Arch. Soc. Russ. Protist.*, II, p. 127.
- DOGIEL (V.), 1906. — Beitrage zur Kenntniss der Gregarinen. I. — *Cystobia chiridotae* n. sp. II. — *Hyalosphaera gregarinicola*. g.n. sp. *Arch. für Protistenk.* VII, p. 106-130.
- DOGIEL (V.), 1906. — Parasites d'une Grégarine des Holothuries. *Hyalosphaera gregarinicola*.
- DOGIEL (V.), 1909. — Beitrage zur Kenntniss der Gregarinen. III. — Ueber die Sporocysten der Cölom-Monocystidae. *Arch. für Protistenk.*, XVI.
- DOGIEL (V.), 1922. — Sur un nouveau genre de *Meichnikovellidae*. *Ann. Inst. Pasteur*, XXXIX, p. 574.
- GAY (H.), 1955. — Nucleo-cytoplasmic relations in salivary-glands cells of *Drosophila*. *Proc. Nation. Acad. Sc., U.S.A.*, XLI, 6 p. 270-275.

- GOHRE (E.), 1943. — Untersuchungen über den plasmatischen Feinbau der Gregarinen mit besonderer Berücksichtigung der Sexualitätsverhältnisse. *Arch. f. Protistenk.*, LXLVI, p. 295.
- GOLDSTEIN (L.) et PLAUT (W.), 1955. — *Proc. Nat. Acad. Sc. U.S.*, XLI, p. 874.
- GOULLIART (N.), 1937. — Recherches sur les Copépodes parasites (Biologie, Spermatogenèse et Ovogenèse). *Thèse Fac. Sc. Lille*.
- GRASSÉ (P.-P.), 1955. — Classe des Grégarinomorphes. In *Traité de Zoologie*, publié sous la direction de P.-P. GRASSÉ.
- GROOT (M. de), LAGASSE (A.), et SEBRUYN (M.), 1956. — La « Sécrétion nucléaire » vue au microscope électronique. *La Cellule*, LVIII, 1.
- HOLLANDE (A.) et ENJUMET (M.), 1953. — Contribution à l'étude biologique des Sphaerocollides (Radiolaires Colloïdales et Radiolaires Polycytaires) et de leurs parasites. I. *Ann. Sc. Nat.*, XV, p. 99-184.
- HUXLEY (J.-S.), 1910. — On *Ganymedes anaspidis* (nov. gen., nov. sp.), a Gregarine from the digestive tract of *Anaspides tasmaniae* (Thompson). *Quart. J. Microsc. Sc.*, LV, p. 155-175.
- HYMAN (L.-H.), 1955. — The Invertebrata : Echinodermata. The Cœlomata Bilateria, IV.
- JOLYET-LAVERGNE (Ph.), 1926. — Recherches sur le cytoplasme des Sporozoaires. *Arch. Anat. microsc.*, XVII, p. 1-128.
- KÖLLIKER (A.), 1858. — Eigenthümliche an den Gefässen der *Holothuria tubulosa* ansitzende Körper. *Zeitschr. f. Wissen. Zool.*, IX, p. 138.
- LÉGER (L.), 1892. — Recherches sur les Grégarines. *Tabl. Zool.*, III, p. 1-183.
- LÉGER (L.), 1897. — Contribution à la connaissance des Sporozoaires parasites des Échinodermes. *Bull. Scient.*, Fr. et Belgique, XXX, p. 240-264.
- LÉGER (L.), 1907. — Les Schizogregarines des trachéates. I. Le genre *Ophryocystis*. *Arch. f. Protistenk.*, VIII, p. 159-215.
- LÉGER (L.), et DUBOSCQ (O.), 1908. — L'évolution schizogonique de l'*Aggregata eberthi* Labbé. *Arch. f. Protistenk.*, XII, p. 44-108.
- LÉGER (L.) et DUBOSCQ (O.), 1909. — Études sur la sexualité des Grégarines. *Arch. Protistenk.*, XVII, p. 19-134.
- LOUBATIÈRES (R.), 1955. — Contribution à l'étude des Grégarinomorphes « *Monocystidae* » parasites des Oligochètes du Languedoc et du Roussillon. *Thèse Fac. Sc. Paris*.
- MARTOJA (R.), 1957. — Quelques exemples de sécrétions intranucléaires de glucide de et protides, chez les Orthoptères. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, LXXXI, 2-3, p. 199.
- MINCHIN (E.-A.), 1893. — Observations on the Gregarines of Holothurians. *Quart. J. Microsc. Sc.*, XXXIV, p. 279-310.
- MINGAZZINI (P.), 1891. — Le Gregarine delle Oloturie. *Atti. Acad. Lyncei*, s. 4, VII, 9, p. 313-319.
- PATILLO (W.-H.), et BECKER (E.-R.), 1955. — Cytochemistry of *Eimeria brunetti* and *E. acervulina* of the Chicken. *J. of Morph.*, XCIV, 1, p. 61-96.
- PIXELL-GOODRICH (H.-L.-M.), 1915. — On the life history of the Sporozoa of Spatangoids, with observations on some allied forms. *Quart. J. Microsc. Sc.*, LXI p. 81-104.
- PIXELL-GOODRICH (H.-L.-M.), 1925. — Observations on the Gregarines of *Chiridota*. *Quart. J. Microsc. Sc.* CXIX, p. 620-628.
- PIXELL-GOODRICH (H.-L.-M.), 1929. — The Gregarines of *Cucumaria* : *Lithocystis minchinii* Woodc. and *Lithocystis cucumariae* n. sp. *Quart. J. Microsc. Sc.*, LXXXIII, p. 275-287.
- PIXELL-GOODRICH (H.-L.-M.), 1950. — Sporozoa of *Sipunculus*. *Quart. J. Microsc. Sc.*, XCI, p. 469-476 fig.
- POISSON (R.), 1939. — A propos de *Coleorhynchus heros* (Schn.), Grégarine parasite de la Nepe cendrée. *Bull. Biol. Fr et Belg.*, LXXIII, p. 275-292.

- PROSSER (C.-L.), 1955. — Physiological variation in animals. *Biol. Rev. G. B.*, XXX, 3, p. 229-262.
- PUYTORAC (P. de) et MAURET (P.), 1956. — Déterminations des conditions écologiques propres aux différents Ciliés parasites du Tube digestif d'*Allolobophora savignyi* G. et H. *Bull. Biol. Fr. et Belg.*, XC, 2, p. 122-141.
- REICHENOW (E.), 1928. — Ergebnisse mit Nuclearfärbung bei Protozoen. *Arch. Protistenk.*, LXXXI, p. 352-360.
- REICHENOW (E.), 1953. — Doflein's Lehrbuch der Protozoenkunde. 6 th. ed. vol. 2. Sporozoa und Ciliophora, 777 p., 1213 fig.
- ROSKIN (G.) et BESSIERE (C.), 1929. — Die Kontraktion und die Skelett elemente der Protozoen. I. Der Kontraktil und der Skelettapparat der Gregarine. *Arch. f. Protistenk.*, LVI, p. 355-401.
- SARS (M.), 1861. — Oversigt of Norges Echinodermen. Christiana, 1861.
- SCHNEIDER (A.), 1859. — Ueber einige Parasiten der *Holothuria tubulosa*. *Arch. f. Anat. u. Phys.*, p. 325-329, pl. XII.
- SCHNEIDER (A.), 1875. — Contribution à l'histoire des Grégarines des Invertébrés de Paris et de Roscoff. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, IV, p. 492-604.
- TUZET (O.) et BESSIERE (C.), 1945. — Sur la *Legerella testiculi* Cuénot : Coccidie parasite du testicule de *Glomeris marginata*. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, LXXXIV, p. 70-77.
- TREGOUBOFF (G.), 1918. — *Gonospora testiculi*. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, LVII, p. 505.
- WOODCOCK (H.-M.), 1904. — On *Cystobia irregularis* (Minch), and allied « Neogamous » Gregarines (Preliminary Note) *Arch. Zool. Exp.*, (4), II, p. 125-127.
- WOODCOCK (H.-M.), 1906. — The life of *Cystobia irregularis* together with observations on others Neogamous Gregarines. *Quart. J. Microsc. Sc.*, L, p. 1-100.

II. — TURBELLARIÉS

Nombreux sont les Turbellariés Rhabdocèles connus comme associés aux Echinodermes. La plupart appartiennent à la famille des *Umagillidae* revue par STUNKARD et CORLISS (1951) et placée par HYMAN (1951) dans le sous-ordre des *Lecithophora Dalyellioida*. HYMAN (1955) a dressé la liste des *Umagillidae* associés spécialement aux Holothuries. *Anoploidium parasita* Schneider, 1858, est seul cité comme parasite de *Holothuria polii* et *tubulosa*. Aucun Turbellarié parasite n'est signalé chez *Holothuria stellati*. Il est vraisemblable d'ailleurs que cette espèce d'Holothurie a été confondue avec *Holothuria tubulosa*. GRAFF (1903) donne comme localités de récolte : Trieste, Corfou, Nice, Naples.

Nous avons pu retrouver ce parasite chez *Holothuria tubulosa*, *H. stellati* et *H. polii* de Banyuls. Il correspond exactement à la description de SCHNEIDER. Le pharynx étroit et des testicules bien développés s'étendant du pharynx à l'ovaire témoignent de l'appartenance au genre *Anoploidium*. D'autre part, la présence d'une bourse séminale formée par élargissement de la partie antérieure du vagin, et de vitellogènes occupant toute la longueur du corps, simultanément à la position de l'ovaire sur le côté gauche, caractérisent l'espèce *A. parasita*. Cet animal est extrêmement fréquent à Banyuls puisque environ les deux tiers des Holothuries considérées en présentaient. Cependant à l'intérieur d'un même hôte le nombre des Turbellariés n'est jamais très élevé; par exemple sur 26 *Holothuria stellati* considérées à cet égard, 16 étaient infestées; 9 ne contenaient qu'un seul *Anoploidium*, 5 en montraient 2, et il n'en a été trouvé qu'une avec 4.

Tous les *Umagillidae* rencontrés jusqu'ici, l'ont été, soit dans le tube digestif, soit dans le cœlome. *Anoplodium parasita* ne s'observe jamais dans le tube digestif mais presque toujours dans le cœlome comme cela est classiquement admis. Cependant nous avons pu en rencontrer 3 exemplaires à l'intérieur des organes arborescents, en communication directe avec le milieu extérieur. L'animal ne semble donc pas très sensible aux différences physico-chimiques existant entre le liquide cœlomique et l'eau de mer baignant la cavité des organes arborescents. Enfin les cocons de ponte manifestent de l'existence de Turbellariés au moins autant que les Turbellariés eux-mêmes, ils tombent dans la cavité générale et sont agglomérés aux amas bruns qui renferment parfois par centaines ces sortes d'épingles de couleur brune à tête subsphérique qui constituent les capsules; * presque toutes les Holothuries opérées en contenaient.

Le cycle biologique de ces Turbellariés n'est encore que très imparfaitement connu; sans doute les cocons évacués avec les amas bruns au cours d'une évacuation, avalés par une Holothurie, éclosent dans son tube digestif, puis les larves perforent la paroi et continuent leur développement dans le cœlome. A moins qu'une vie libre n'ait lieu avant la pénétration dans l'hôte. Toutefois nous avons observé des formes de très petite taille dans le cœlome ce qui permet de considérer la première hypothèse comme la plus vraisemblable.

BIBLIOGRAPHIE

- GRAFF (L. von), 1903. — Die Turbellarien als Parasiten und Wirte. Graz.
- HYMAN (L.-H.), 1951. — The Invertebrates : Platyhelminthes and Rhynchocoela. The acelomate Bilateria II.
- SCHNEIDER (A.), 1858. — Ueber einige Parasiten der *Holothuria tubulosa*. I, *Anoplodium parasita*. Müller s' Arch. f. Anat. Phys. u. Wiss. Med., Berlin. p. 324-329.
- STUNKARD (J.-W.), et CORLISS (J.-O.), 1951. — A new species of *Syndesmis* and a revision of the family *Umagillidae* Wahl 1910 (*Turbellaria Rhabdocoela*). *Biol. Bull. Woods Hole*, CI, 3, p. 318-334, fig.
- STUNKARD (J.-X.), et CORLISS (J.-O.), 1951. — Parasitic turbellarians from Echinoderms. *Journ. Parasit. Lancaster*, XXXVI, 6 (2), p. 31.

* D'après une note récente de L. ARVY (1957, *C.R. Acad. Sc.*, 14 décembre) les capsules provoqueraient la formation de ces amas bruns.

CHAPITRE IV

LES COPÉPODES

A. — HISTORIQUE.

Jusqu'à ce jour, 7 espèces de Copépodes étaient connues pour leur association aux Échinodermes de la classe des *Holothurioidea*. Trois d'entre elles appartiennent au grand groupe des Harpacticoïdes; l'une, très anciennement décrite de la cavité générale d'*Actinopyga* (= *Mulleria*) *agassizi* Selenka en provenance des îles Bahamas, *Metis* (= *Abacola*) *holothuriae* (Edwards 1891) n'a que très accidentellement été trouvée dans les Holothuries alors qu'elle abonde à la surface des algues; les deux autres viennent d'être étudiées sur du matériel que nous avons récolté à la surface du corps de *Holothuria stellati* Delle Chiaje et de *Cucumaria planci* Brandt : ce sont *Tisbe holothuriae* Humes 1957 et *Tisbe cucumariae* Humes 1957, dont nous avons précédemment étudié la biologie.

Les 4 autres espèces appartiennent au groupe des Cyclopoïdes. Elles ont été trouvées soit dans l'intestin de *Mulleria lecanura* Jäger à Bohol, aux îles Philippines : *Lecanurius intestinalis* Kossmann 1877, soit dans la cavité cœlomique générale de *Synapta kefersteini* Selenka près d'Amboine pour *Synapticola teres* Voigt 1892; le genre *Synaptiphilus* Cuénot 1892 ne renferme plus une seule espèce, mais plusieurs (actuellement à l'étude par BOCQUET et STOCK) vivant à la surface du tégument, sur les tentacules ou dans l'œsophage de divers *Synapta*. Enfin *Scambicornus hamatus* Heegaard 1944 était fixé lorsqu'il a été récolté, sur les tentacules de *Thyonidium alexandri* Fisher en provenance d'Okinose, Mer de Sagami, au Japon.

Au cours de recherches systématiques sur les Copépodes associés aux Holothuries de Banyuls-sur-Mer (Pyrénées-Orientales), nous avons eu la bonne fortune de rencontrer deux formes intéressantes : l'une habitant la région œsophagienne du tube digestif n'a pas encore été étudiée; l'autre trouvée seulement à l'état de femelle adulte vit dans la

cavité générale de plusieurs *Holothuria*. Il s'agit d'un représentant d'une famille nouvelle : les *Allantogynidae* dont le type, *Allantogynus delamarei* n. g. n. sp., possède entre autres particularités, la faculté d'élaborer un sac ovigère à parois propres dans lequel les œufs sont incubés. Lorsque les œufs se sont développés en nauplii, la femelle ne tarde pas à se débarrasser de son sac qui se rencontre fréquemment dans la cavité générale, et que nous avons d'abord pris pour la femelle elle-même. Mais si l'on ouvre avec précaution les Holothuries, il est très aisé de constater que le sac est toujours, à l'origine, associé à une forme cyclopoïde relativement peu déformée.

En premier lieu l'étude morphologique permettra d'intégrer *Allantogynus* dans le groupe sûrement polyphylétique des Cyclopoïdes Siphonostomes tandis que l'anatomie et la biologie conduiront par surcroît à l'isoler dans ce grand ensemble au rang d'une famille nouvelle.

B. — *ALLANTOGYNUS DELAMAREI*, n. g. n. sp.

I. — DIAGNOSE DE *ALLANTOGYNUS* nov. gen.

C'est le type de la famille des *Allantogynidae* nov. fam. dont la position systématique sera discutée ultérieurement.

DIAGNOSE DE LA FEMELLE

Corps de forme cyclopoïde, subcylindrique, avec prosome et urosome bien distincts, chacun bisegmenté. Diamètre du prosome double de celui de l'urosome. Prosome divisé en céphalo-thorax portant les pièces céphaliques et pI, et métasome d'une seule venue portant pII, pIII, pIV. Rames furcales bien développées. Orifice génital entre le premier et le deuxième segment de l'urosome. Sac ovigère très particulier avec paroi propre sécrétée par la femelle, enveloppant entièrement la femelle et contenant les excréments et les œufs appariés. Antennes antérieures pluriarticulées avec aesthetascs. Antennes postérieures : 5 articulées avec articles distaux formant crochet. Tube buccal formant pompe aspirante. Mandibules réduites à deux épines ; maxilles antérieures biramées, la rame antérieure avec un robuste crochet, la postérieure avec 3 soies ; maxilles postérieures très massives, biarticulées, l'article distal formant crochet. Maxillipèdes 4-articulés ressemblant aux antennes postérieures.

Patte I réduite biramée ; pattes II, III, IV bien développées, robustes, terminées par des soies courtes, sans rôle natatoire. Patte II biramée, pattes III et IV uniramées.

Génotype et espèce unique : *Allantogynus delamarei* n. sp.

Allantogynus de : *αλλας, αλλαντος* (ο) saucisson (faisant allusion à la forme du sac ovigère).

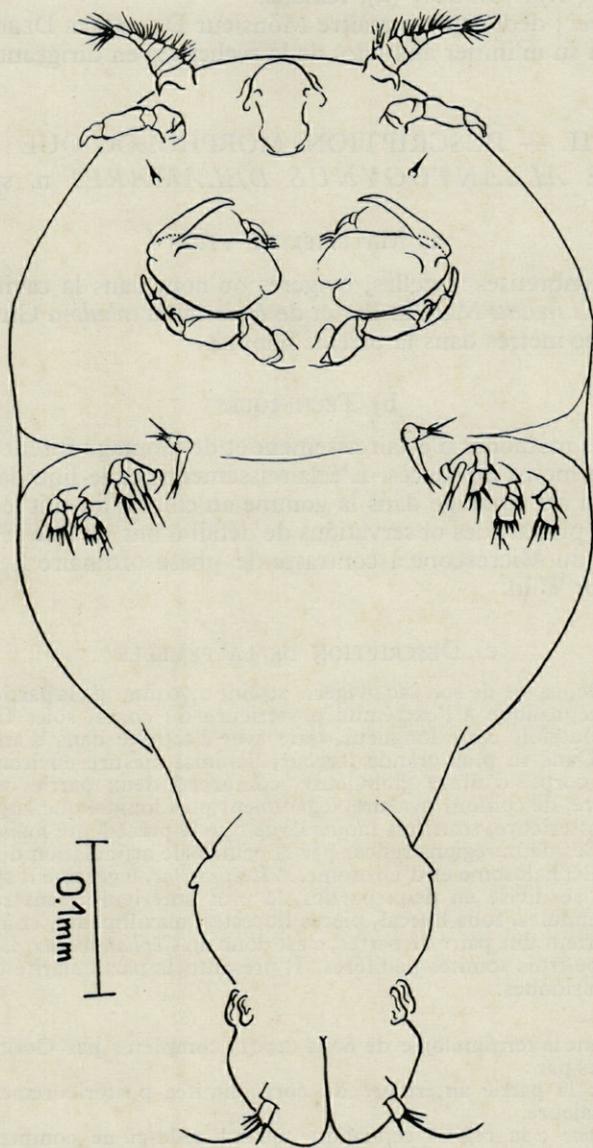


Fig. 10. — *Allantogynus delamarei* n. g. n. sp. Femelle en vue ventrale

et de : γυνή, γυναικος (α), femelle.

delamarei : dédié à mon maître Monsieur DELAMARE DEBOUTTEVILLE qui a si bien su m'initier aux joies de la recherche en dirigeant ce travail.

II. — DESCRIPTION MORPHOLOGIQUE DE *ALLANTOGYNUS DELAMAREI* n. sp.

a) MATÉRIEL ET TYPES

Très nombreuses femelles, ovigères ou non, dans la cavité générale de *Holothuria stellati* Marenzeller et de *Holothuria tubulosa* Gmelin récoltées par 2 à 20 mètres dans la baie de Banyuls.

b) TECHNIQUES

Diverses méthodes d'éclaircissement et de montage furent employées avec plus ou moins de succès. L'éclaircissement par le liquide de Marc-André I suivi du montage dans la gomme au chloral fournit les meilleurs résultats. La plupart des observations de détail n'ont pu être réalisées que par l'emploi du Microscope à contraste de phase ordinaire Leitz et surtout Varicolor Wild.

c) DESCRIPTION DE LA FEMELLE

La femelle, isolée de son sac ovigère, atteint 0,70 mm. de la partie antérieure du segment céphalique à l'extrémité postérieure du corps, soies fuccales non comprises. Toutefois cette longueur varie avec l'activité dans d'assez grandes proportions. Dans sa plus grande largeur, l'animal mesure environ 0,35 mm. (fig. 10). Le corps, d'allure globuleuse, comprend deux parties assez nettes l'une antérieure, de contour ovalaire, légèrement plus longue que large, articulée sur l'autre, postérieure, trois fois moins large que la précédente mais quatre fois plus longue. Ces deux régions reliées par la principale articulation du corps sont qualifiées de Céphalosome et d'Urosome. * Le *prosome*, légèrement aplati dorso-ventralement, se divise en deux parties, la plus antérieure, sans rostre, porte antennes, antennules, tube buccal, pièces buccales, maxillipèdes, et à l'extrémité du bord postérieur une paire de pattes, c'est donc un *Céphalothorax*. Le métasome qui suit groupe trois somites pédifères. Il présente la particularité d'avoir tous ses segments fusionnés.

(*) Suivant la terminologie de SARS (1901) complétée par GOODING (1957) nous désignons par :

Prosome : la partie antérieure du corps limitée postérieurement par une articulation majeure.

Céphalosome : la région céphalique quand celle-ci ne comprend comme segment pédifère que le somite des maxillipèdes.

Céphalothorax : la région céphalique comprenant en plus du somite des maxillipèdes des somites pédifères fusionnés.

Métasome : les segments thoraciques libres précédant l'articulation.

Urosome : la partie du corps postérieure à l'articulation majeure, qui peut ou non comprendre des segments pédifères.

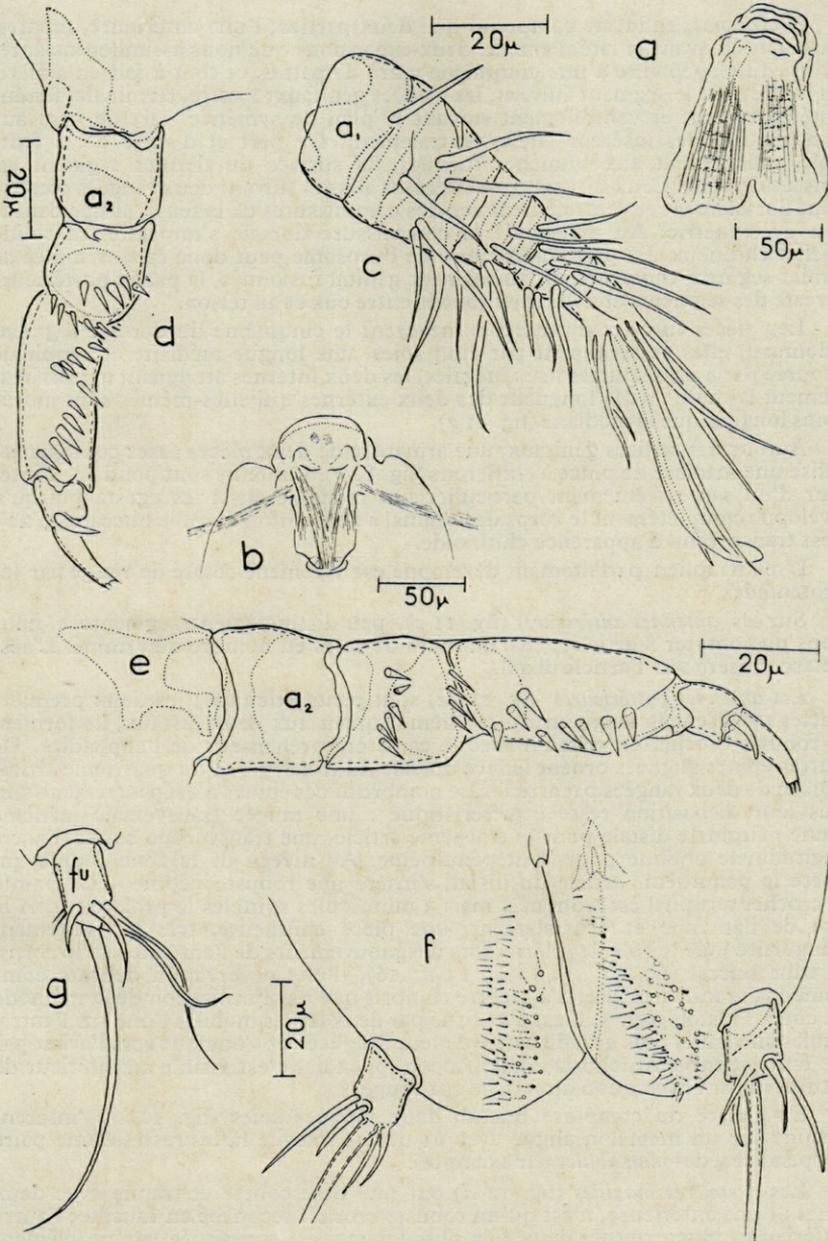


Fig. 11. — *Allantogynus delamarei* n. g. n. sp. femelle

a, tube buccal vu de trois quart; b, tube buccal vu ventralement; c, antenne antérieure (a1) vue par la face antérieure; d, e, antenne postérieure (a2) face dorsale; f, segment terminal de l'urosome face ventrale; g, branche furcale droite face ventrale.

L'*Urosome*, enfin, ne comprend que deux parties; l'une antérieure, montre, tout à fait en avant et latéralement, deux expansions que nous assimilerons après l'étude du Copépodite à une cinquième paire de pattes, et tout à fait en arrière, à la limite avec le segment suivant, les orifices génitaux; l'autre, terminale, fendue postérieurement et ventralement suivant le plan de symétrie, sert de base aux branches furcales insérées latéro-ventralement. De part et d'autre de la fente anale, mésolement aux branches furcales, la surface du dernier segment est hérissée de poils. Ceux-ci sont grossièrement alignés suivant deux rangées convergent dorsalement et ventralement vers les commissures de la fente, située dans le plan de symétrie. Au niveau de la commissure dorsale s'implante un solide crochet chitineux. La partie antérieure de l'urosome peut donc être assimilée au dernier segment thoracique et au segment génital fusionnés, la partie postérieure au reste des segments abdominaux soudés entre eux et au telson.

Les pièces furcales divergentes mesurent le cinquième du dernier segment abdominal, elles se terminent par cinq soies, une longue médiane et terminale entourée par 4 plus courtes mais inégales, les deux internes atteignant approximativement la moitié de la longueur des deux externes qui elles-mêmes sont moitié moins longues que la médiane (fig. 11 g).

Autour des orifices génitaux, une armature de deux pièces assez contournées réalise une manière de pince à cuillérons (fig. 12 b). Les œufs sont pondus à l'intérieur d'un sac extrêmement particulier qui recueille aussi les egesta puisqu'il enveloppe complètement le corps de l'animal à l'exception du tube buccal (fig. 22). Il est transparent d'apparence chitinoïde.

L'œil nauplien parfaitement développé est vivement coloré de rouge par les caroténoïdes.

Sur les *antennes antérieures* (fig. 11 c), peu distinctement segmentées, nous avons pu compter 8 articles, chacun muni de soies en nombre déterminé. L'aesthetasc s'insère sur l'article distal.

Les *antennes postérieures* (fig. 11 de) sont pentaarticulées; les deux premiers articles totalisent la longueur du troisième; quant aux deux distaux, ils forment un robuste crochet en relation avec le caractère préhenseur de l'appendice. De courtes épines alignées ornent la face dorsale du troisième et du quatrième article à raison de deux rangées par article. Le nombre de ces épines n'est pas très constant mais leur disposition reste caractéristique: une rangée transversale médiane et une marginale distale pour le troisième article, une transversale basale, l'autre longitudinale oblique pour l'antépénultième. Au niveau de la zone souple qui sépare le pénultième article du distal, s'insère une robuste « épine ». La pointe du crochet terminal est tronquée, mais 3 minuscules spinules la prolongent. A la base de l'antenne et ventralement, une pièce chitineuse, très grossièrement triangulaire joue le rôle de sclérite lors des mouvements de l'antenne sur le corps. Le tube buccal (fig. 11 ab; 12 a; 13 d; 16), d'une observation délicate étant donnée sa grande motilité, n'a pu être compris que par l'utilisation de la méthode des coupes histologiques. Il est constitué par deux lèvres mobiles l'une sur l'autre, réunies suivant la plus grande partie de leur longueur et s'ouvrant vers l'avant par une fente sensiblement horizontale. Aucun appendice n'est visible à l'intérieur de ce tube, ni par observation directe, ni sur coupe.

En arrière du complexe buccal, deux longues soies (fig. 12 c) s'insèrent chacune sur un mamelon aligné avec a1 et a2; sont-ce là les restes d'une paire d'appendices, des *mandibules* par exemple?

Les *premières maxilles* (fig. 12 d) ont une base courte et trapue avec deux rames: l'une antérieure, n'est qu'un robuste crochet recourbé en faucille; l'autre postérieure, plus externe, deux fois plus longue, est constituée par un élément basal qui se prolonge par 3 épines, l'une subterminale, les 2 autres terminales.

Les *deuxièmes maxilles* (fig. 12 e) extrêmement massives sont divisées en 2 parties: l'une basale, en crochet, se termine par une pointe à double effilement, creusée d'un sillon longitudinal sur sa face dorsale.

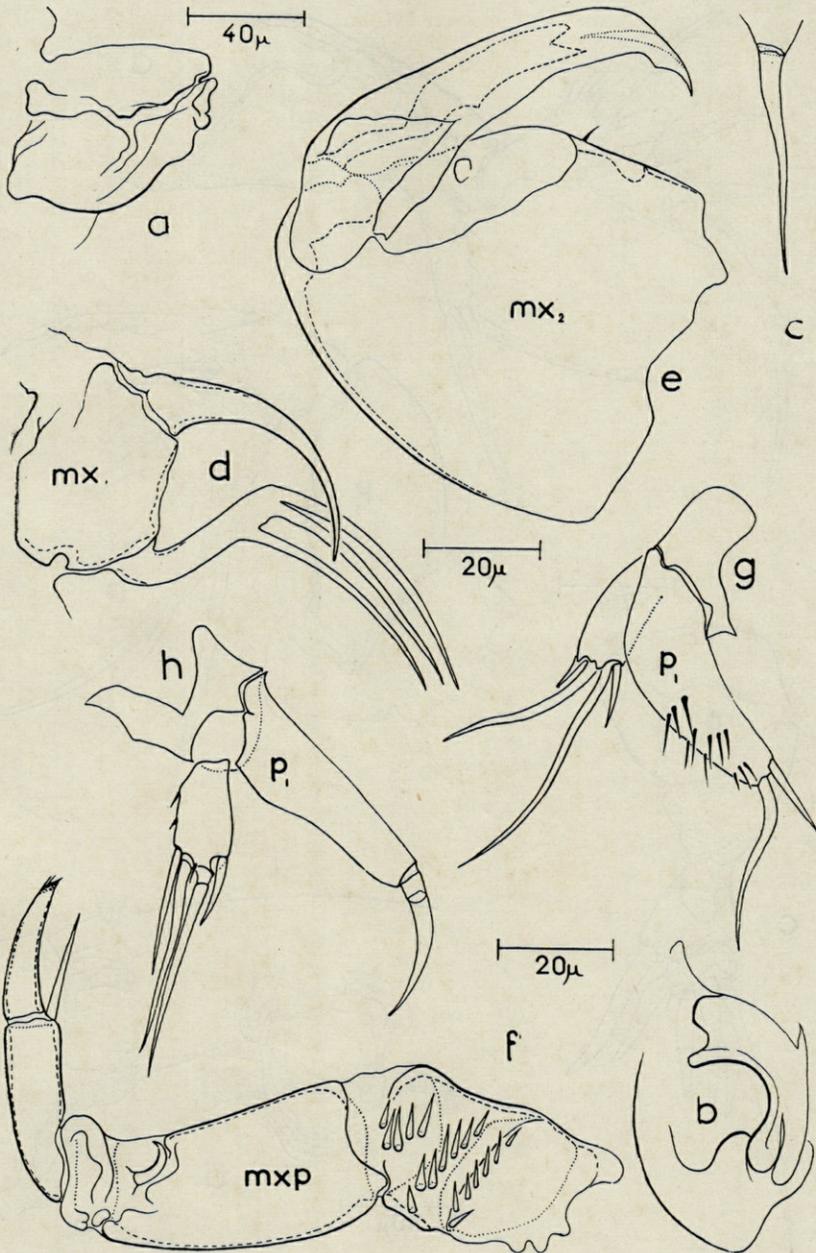


Fig. 12. — *Allantogynus delamarei* n. g. n. sp. femelle

a, tube buccal vu latéralement; b, orifice génital vu de face; c, mandibule (?); d, maxille antérieure (mx_1) gauche, face ventrale; e, maxille postérieure (mx_2) droite, face ventrale; f, maxillipède (mxp) droit, face ventrale; g, h, première patte (p^1).

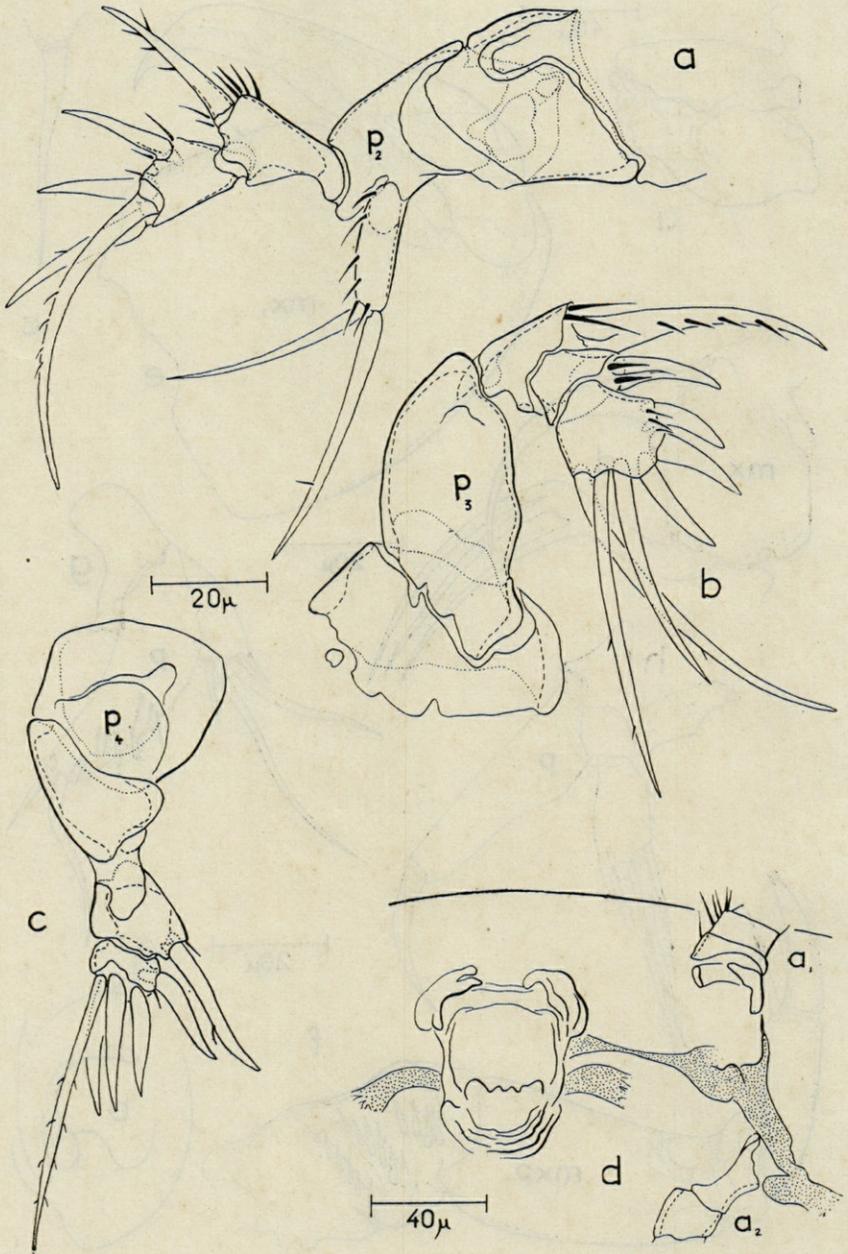


Fig. 13. — *Allantogynus delanareii* n. g. n. sp. femelle. a, deuxième patte (p₂) b, troisième patte (p₃); c, quatrième patte (p₄); d, région buccale, l'endosquelette est figuré en pointillé, le tube buccal est écrasé suivant son axe longitudinal.

Les *maxillipèdes* (fig. 12 f) 4-articulés, ressemblent aux antennes postérieures mais en plus allongé. L'appendice basal apparaît aminci dans une zone transversale soulignée par deux rangées de courtes épines qui l'encadrent, un autre groupe d'épines hérisse l'angle antérodistal de cet article. Le suivant, au moins deux fois plus long, est relié aux pénultième par une membrane contenant deux sclérites : l'un volumineux en anneau incomplet, l'autre hémisphérique beaucoup plus petit. Sur cette membrane est fixé un crochet recourbé. Sur l'articulation séparant le pénultième article du dernier et sur le bord interne, est plantée une épine bien droite. Comme pour l'antenne postérieure, la pointe du crochet distal se termine par une troncature oblique dotée de 3 spinules.

Les *patte*s (fig. 10), de surface réduite relativement au volume de l'animal, sont dénuées de toute fonction natatoire. Elles forment deux ensembles indépendants rejetés latéralement et leurs bases s'alignent suivant deux rangées symétriques qui, si on les prolongeait, iraient concourir entre les points d'insertion des maxillipèdes.

La *première paire de patte*s (fig. 12 gh), insérée à la limite postérieure du *céphalothorax*, biramée, est nettement moins développée que les suivantes à peu près équivalentes entré elles. L'une des rames est deux fois plus longue que l'autre. Deux formes ont été constatées. Pour l'une, l'endopodite parsemé des spinules se termine par deux soies, pour l'autre, il est interne et ne donne naissance qu'à une seule soie distalement. Dans les deux cas, l'exopodite quadrangulaire porte 4 soies apicales. Ces deux rames se fixent toujours sur une base commune de contour peu net.

La *deuxième paire de patte*s (fig. 13 a), (biramée comme la première, à la différence des suivantes qui sont toutes uniramées) commence par une base commune biarticulée. Quelques sclérites interviennent au niveau de l'articulation médiane, l'exopodite comprend deux articles : le basal avec 1 soie aussi longue que lui, le terminal avec 4 soies inégales, l'une étant nettement plus grande et double de la taille moyenne des autres. L'endopodite d'une seule venue, se termine par deux soies subégales, soies et articles des deux rames montrent par endroits des spinules dont la localisation ne semble d'ailleurs pas très constante.

La *troisième paire de patte*s (fig. 13 b), 5-articulée, a une base large et courte prolongée par un article plus étroit et allongé. Font suite 3 pièces dont les deux premières sont munies chacune d'une soie, la dernière de 5 soies dont la taille croît du bord externe au bord interne. Des spinules parsèment çà et là articles et soies.

La *quatrième paire de patte*s (fig. 13 c), 4-articulée, est plus courte que p3 et n'a que deux articles portant des soies : le subterminal qui n'en a qu'une et le terminal qui en a 5.

*Formule des épines et des soies des patte*s locomotrices

	P1		P2		P3	P4
	Ex.	End.	End.	Ex.	Ex.	Ex.
1 ^{er} article	4	1 ou 2	2	1	1	1
2 ^e article				4	1	5
3 ^e article				6		

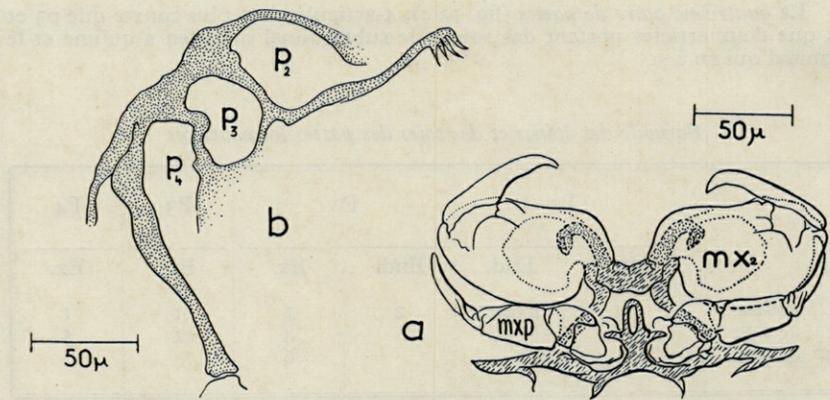
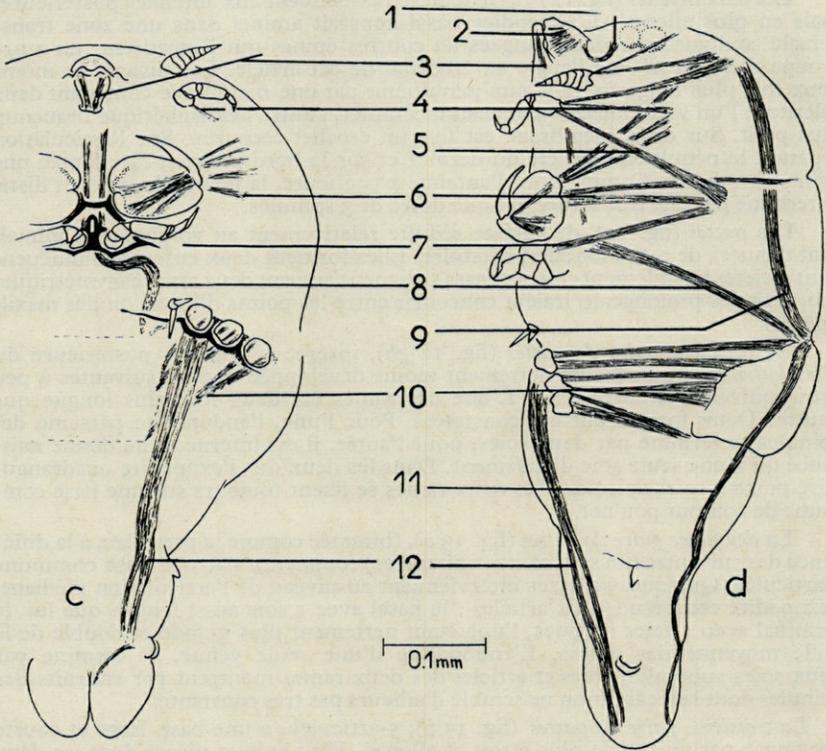


Fig. 14. — *Allantogynus delamarei* n. g. n. sp. femelle. — a, endosquelette ventral de la région des maxilles et maxillipèdes; b, endosquelette ventral de la région des pattes locomotrices, partie droite; c, musculature sommaire vue ventralement; d, musculature sommaire vue latéralement. Pour les légendes, voir le texte.

III. — DESCRIPTION ANATOMIQUE ET FONCTIONNELLE

a) TECHNIQUES.

C'est l'observation vitale qui a permis la mise en place des principaux organes avec le plus de précision. Elle a été complétée d'abord par le montage dans le Baume de Canada d'individus fixés au formol à 10 % après éclaircissement par l'essence de girofle. D'autre part des exemplaires fixés au Bouin aqueux ou alcoolique et colorés au carmin chlorhydrique ont fourni quelques belles préparations. Enfin la simple fixation par un mélange osmié quelconque fait apparaître des structures intéressantes. Dans tous les cas, l'éclaircissement à l'essence de girofle nous a été d'un précieux secours.

Pour l'étude histologique et cytologique la méthode classique des coupes après inclusion dans la paraffine s'applique parfaitement. Divers fixateurs ont été employés : Bouin aqueux, Bouin alcoolique, Regaud, Flemming, Champy, Carnoy.

La triple coloration de Prenant suivant le procédé classique a fourni les meilleurs images tant du point de vue histologique que cytologique. Des résultats moins spectaculaires ont été obtenus avec la coloration au Mann. Enfin une étude histochimique très sommaire a été abordée avec l'emploi des colorations de Feulgen-Rossenbeck, de Pappenheim-Unna, de Hotchkiss-Mac Manus et de Gomori.

b) ENDOSQUELETTE.

L'endosquelette n'est représenté que dans trois régions du corps : au niveau des antennes et du tube buccal; au niveau des maxilles et maxillipèdes ; enfin à la base des pattes deux à quatre. Antennes antérieures et postérieures s'articulent par une base relativement solide constituée par une pièce chitineuse très grossièrement en forme de T; chacune solidaire de la barre transversale du T, va rejoindre le tube oral (fig. 13 *d*). L'endosquelette de la région des pièces buccales (fig. 14 *a*) ressemble à un trapèze dont la grande base serait postérieure et dont les angles seraient munis de prolongements alignés avec la grande base pour les postérieurs, recourbés en col de cygne afin de pénétrer à l'intérieur des maxilles postérieures pour les antérieurs. Au milieu de la grande base se dresse une pièce en forme de croix ansée dont les branches horizontales participent au soutien de la base du maxillipède.

Les pattes locomotrices deux à quatre ont leur base entourée par des anneaux squelettiques (fig. 14 *b*), coalescents, dont seul celui qui enserme la base de p₃ est fermé, tandis que les deux autres se prolongent chacun pour son compte par une barre solide servant d'insertion à une puissante musculature.

c) MUSCULATURE

L'étude de la musculature précise, travail descriptif pur, nous a paru d'un intérêt restreint. Sciemment nous n'avons retenu que les principaux muscles susceptibles d'intéresser directement le comportement de l'animal.

Immédiatement après l'ouverture de l'Holothurie hôte, l'*Allantogynus* est toujours immobile. Au bout de quelques secondes, qu'il soit enfermé dans son sac ovigère ou qu'il en soit dépourvu, il ne tarde pas à s'agiter, à se débarrasser de son sac s'il en a un, et à se déplacer activement à la surface des tissus de l'hôte. Étant donnée la faible surface de ses appendices relativement au volume du corps, l'animal est incapable de nager.

Sa morphologie et son anatomie ne semblent lui permettre d'accomplir efficacement, outre l'essentielle fonction d'accrochage, qu'une locomotion par reptation, en contact permanent avec le substrat. Les mouvements d'ensemble sont toujours très gauches et assez lents; l'animal est balloté de droite et de gauche, et cela en grande partie à cause du mouvement désordonné de ses pattes locomotrices. Celles-ci, toujours en mouvement au cours des périodes d'activité, ne sont absolument pas coordonnées entre elles comme c'est le cas général chez les Copépodes nageurs; chacune agissant pour son propre compte, la progression est irrégulière. L'*Allantogynus* peut, malgré tout, suivre un chemin assez rectiligne pendant quelques secondes ou quelques minutes, puis s'arrêter pendant environ le même temps avant de reprendre une direction statistiquement différente de la direction initiale. En plus de ces mouvements d'ensemble, des mouvements des principales parties de l'animal les unes sur les autres sont possibles. Le céphalo-thorax et le métasome se déplacent l'un par rapport à l'autre latérolatéralement comme dorso-ventralement et même les deux à la fois mais avec peu d'ampleur; ils peuvent aussi se télescoper très légèrement et cela grâce aux muscles fléchisseurs dorsaux antérieurs (fig. 14 d9) et aux transversaux (fig. 14 d8) antagonistes. Ceux-ci s'insèrent pour les premiers un peu en arrière de l'œil, sur la ligne de jonction céphalothoracique-métasome, et dorsale-

Légende de la fig. 15 (suite).

ggc, ganglion cérébroïde; ggso, masse nerveuse sous-œsophagienne; gs, globule de sécrétion au niveau de l'épithélium intestinal; gsn granule de sécrétion au niveau du système nerveux; ma, mesenteron antérieur; mc, muscles circulaires de la paroi des mesenteron moyen et postérieur; me, muscles longitudinaux de la paroi du mesenteron postérieur; mm mesenteron moyen; mma, muscles moteurs des appendices; mmp, muscles moteurs de la pompe buccale; mo, muscles obliques de la paroi du mesenteron postérieur; mp, mesenteron postérieur; mm, nerfs moteurs des muscles de la pompe buccale; no, nerf optique; o. œuf en développement; ov, ovule en vitellogenèse dans l'oviducte; ovd, oviducte; ovd_t, partie terminale de l'oviducte; pf, pelote fécale; pfe, pelote fécale en élaboration coupée tangentiellement; pr, proctodeum; rs, réceptacle séminal; st, stomodeum; y, œil nauplien.

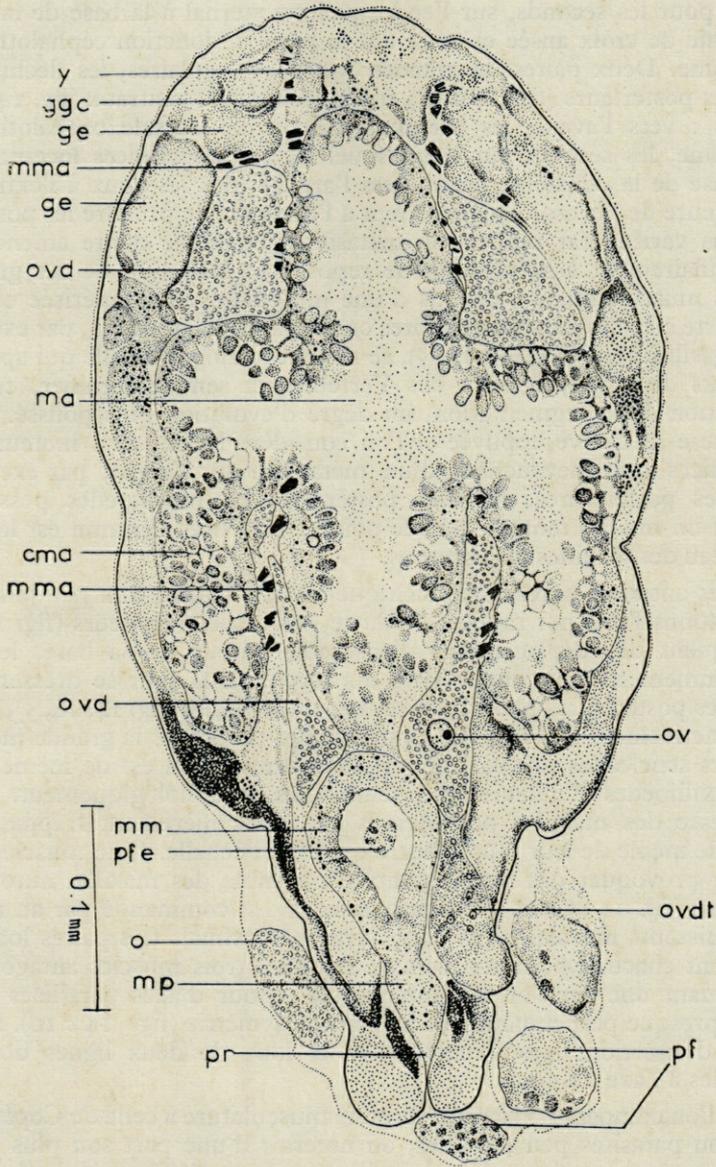


Fig. 15. — *Allantogynus delamarei*, n. g. n. sp., femelle. Histologie : coupe frontale, Bouin-Prenant. a b, atrium buccal; b, bouche; ch, chromatophore; cma, caecum latéral du mesenteron antérieur; cp, cupule pigmentaire de l'œil nauplien; cpo, collier périœsophagien; cv, cellules visuelles; ge, glande excrétrice;

ment; pour les seconds, sur l'endosquelette sternal à la base de la pièce en forme de croix ansée et aussi sur la ligne de jonction céphalothorax-métasome. Deux paires de grandes bandes musculaires, les fléchisseurs dorsaux postérieurs (fig. 14 *d* 11) et les fléchisseurs ventraux (fig. 14 *d* 12) insérés : vers l'avant, les premiers à la limite dorsale céphalothorax-métasome, les seconds sur l'endosquelette des appendices locomoteurs, à la base de la deuxième patte; vers l'arrière tous les deux à l'extrémité postérieure de l'urosome, permettent à l'urosome de prendre les positions les plus variées par rapport au métasome, et même d'être amené perpendiculairement à sa position de repos. La réalisation de ces grandes bandes musculaires aux dépens d'une musculature métamérisée comme elle existe chez les Copépodes libres ou les parasites primitifs, par exemple les Ergasilides (*cf.* WILSON 1905), se montre analogue à celle qui apparaît au cours de la phylogenèse des Vertébrés et semble signifier, comme l'altération de la segmentation, un degré d'évolution plus poussé. Cette hypothèse se trouve appuyée si l'on considère les muscles moteurs des appendices qui chevauchent d'un métamère sur l'autre; par exemple, antennes postérieures, maxilles postérieures et maxillipèdes possèdent chacun un muscle moteur dont le point d'insertion commun est localisé au niveau des maxilles postérieures.

Les antennes antérieures bien que multiarticulées font peu jouer ces articulations l'une par rapport à l'autre, les muscles moteurs (fig. 14 *cd*) provoquent des déplacements d'ensemble autour de sa base, le plus fréquemment la rabattent le long du corps, ou la font se dresser. Les antennes postérieures par contre, mues par 3 muscles (fig. 14 *cd* 4, 5), participent activement à la fixation en particulier du fait de la grande motilité de leurs articles les uns par rapport aux autres; il en est de même pour les maxillipèdes d'ailleurs très semblables morphologiquement. Si la robustesse des maxilles postérieures est particulièrement frappante, il en est de même de leur musculature qui est à l'échelle. Cinq muscles sont là pour provoquer des mouvements d'ensemble des maxilles autour de leur base (fig. 14 *c* 6), et le crochet terminal est commandé par au moins trois puissants muscles logés dans l'article proximal. Les pattes locomotrices ont chacune pour son compte deux ou trois muscles antagonistes provoquant une rotation des appendices autour d'axes parallèles entre eux et presque perpendiculaires au plan de symétrie (fig. 14 *c* 10). Leurs points d'insertion fixes s'échelonnent le long de deux lignes dorsales parallèles à l'axe du corps.

Si l'on compare l'ensemble de cette musculature à celle de Copépodes libres ou parasites peu modifiés, on notera : d'une part son plus faible développement (sauf pour les appendices ayant un rôle fixateur indéniable) qui ne permet que des mouvements d'ensemble lents, d'autre part l'existence de grandes bandes musculaires longitudinales. Enfin l'indépendance de chaque patte locomotrice dans ses déplacements mérite quelque intérêt. Le fait n'est cependant pas unique chez les Copépodes parasites

et nous avons pu l'observer fréquemment chez des Ascidicolides dont les pattes ont été rejetées latéralement : *Enterognathus comatulae* Giesbrecht par exemple.

d) APPAREIL DIGESTIF ET FONCTIONS DE NUTRITION

De nombreuses études anatomiques, histochimiques et biochimiques ont été réalisées sur les fonctions de nutrition des Copépodes libres et surtout des planctoniques*. Leur intérêt économique poussait naturellement à de telles recherches. Par contre très peu de documents relatifs à ces questions existent à propos des Copépodes parasites. WILSON (1905-1932) dans son étude sur les Copépodes parasites d'Amérique du Nord, s'il décrit l'anatomie générale des principaux groupes, ne descend jamais à l'échelle cellulaire et n'apporte que très peu de documents relatifs à la physiologie. On doit la première étude vraiment précise du tube digestif d'un Copépode parasite à MONTEROSSO (1930) qui en décrit les principaux types cellulaires et leur évolution. Depuis, la question n'a été abordée avec détail que par SCHUURMANS STEKHOVEN (1936) et SCHUURMANS STEKHOVEN et PUNT (1937), puis reprise par CAPART (1948) à propos du *Lernaeocera branchialis* (L.) dont l'hématophagie conditionne un mode de digestion très particulier.

L'*Allantogymus* en tant qu'endoparasite dans le milieu très spécial que constitue le cœlome d'Holothuries méritait une étude précise de ses fonctions nutritionnelles. Nous n'avons pu aborder que certains aspects de cette question en faisant appel à l'observation courante, à l'anatomie microscopique et à quelques techniques histochimiques.

Anatomie générale du tube digestif

Le tube digestif de l'*Allantogymus* s'allonge suivant l'axe du corps. Il montre dans sa partie postérieure une légère circonvolution en col de cygne (fig. 16) de sorte que sa longueur est un peu supérieure à celle du corps.

Comme c'est le cas général chez les Arthropodes, le tube digestif se divise en 3 parties fonctionnellement bien différentes : le stomodeum et le proctodeum ectodermique, dont la lumière est tapissée d'une mince couche de chitine, enserrant un mesenteron endodermique ayant les principaux rôles de sécrétion et d'absorption. Stomodeum et proctodeum, très peu développés, totalisent en longueur à peine le cinquième de la longueur du mesenteron. Leur rôle, et surtout celui du stomodeum, n'en est pas moindre pour cela. Le *stomodeum* que nous ferons débiter a priori à l'orifice buccal réalise dans sa partie antérieure une extraordinaire

(*) cf. MARSHALL and ORR (1955).

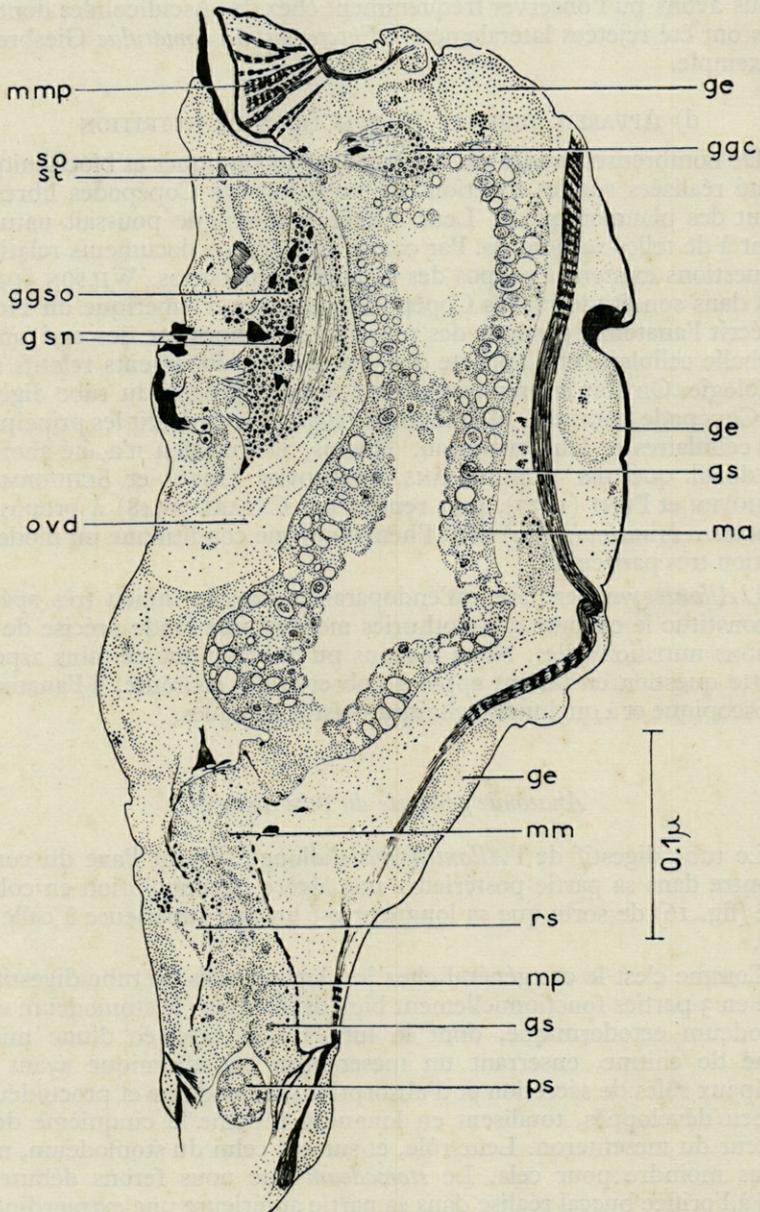


Fig. 16. — *Allantogynus delamarei* n. g. n. sp., femelle. Histologie, coupe sagittale, Bouin-Prenant. (Mêmes légendes que fig. 15).

pompe aspirante à l'intérieur du tube buccal. L'extrême motilité de ce tube est rendue possible par la présence de muscles protracteurs (fig. 14 d1) et de muscles rétracteurs (fig. 14 cd3) qui permettent par ailleurs à l'*Allantogymus* de l'utiliser pour fouir mécaniquement dans les tissus de l'hôte. Enfin l'action simultanée des protracteurs et des rétracteurs provoque l'ouverture de la bouche. Celle-ci mène à une cavité très surbaissée dont le plafond peut se soulever grâce à des muscles insérés d'une part sur sa face supérieure d'autre part sur la face dorsale du tube (fig. 16). Ces muscles, au nombre de 8 paires, provoquent par leur contraction une aspiration des aliments qui passent dans un court œsophage (incliné vers l'arrière et dont la partie antérieure est fermée par un sphincter) puis dans le mesenteron.

La partie antérieure du mesenteron, réalisant à elle seule la moitié de la longueur du tube digestif, s'adjoint deux cœcums latéraux, qui, d'abord perpendiculaires au tronc principal, s'infléchissent vers l'arrière jusqu'à lui devenir parallèles. Au mesenteron antérieur fait suite un mesenteron moyen généralement dilaté par une boule, une pelote fécale qui s'y élabore, puis un mesenteron postérieur qui débouche dans un proctodeum chitinisé. La partie postérieure du mesenteron postérieur et le proctodeum sont fendus ventralement suivant le plan de symétrie de l'animal, l'anus est donc à la fois terminal et ventral.

On notera le volume considérable du tube digestif ; il occupe plus de la moitié du volume total de l'animal, le reste étant rempli surtout par des glandes excrétrices et l'appareil génital. Le mesenteron antérieur et ses cœcums sont contenus intégralement dans le prosome, le mesenteron moyen chevauche sur le métasome et l'urosome, tandis que le mesenteron postérieur et le proctodeum reviennent à l'urosome.

Histologie et Cytologie.

Il existe deux catégories de tissus dans la paroi du tube digestif : d'une part l'épithélium intestinal, d'autre part des fibres musculaires localisées dans certaines parties seulement. La triple coloration de Prenant après fixation au Bouin a été utilisée pour révéler ces structures.

α) Épithélium intestinal.

— Le stomodeum et le proctodeum ont une paroi simple réalisée par une épithélium sans véritable structure cellulaire visible, à noyaux peu volumineux, à nucléoles chromophiles parfois aplatis en lentille parallèlement à la surface. Une mince couche de chitine tapisse cet épithélium, témoignant ainsi de son origine ectodermique (fig. 18 e).

Les trois parties du mesenteron que nous avons précédemment distinguées anatomiquement le sont encore plus cytologiquement.

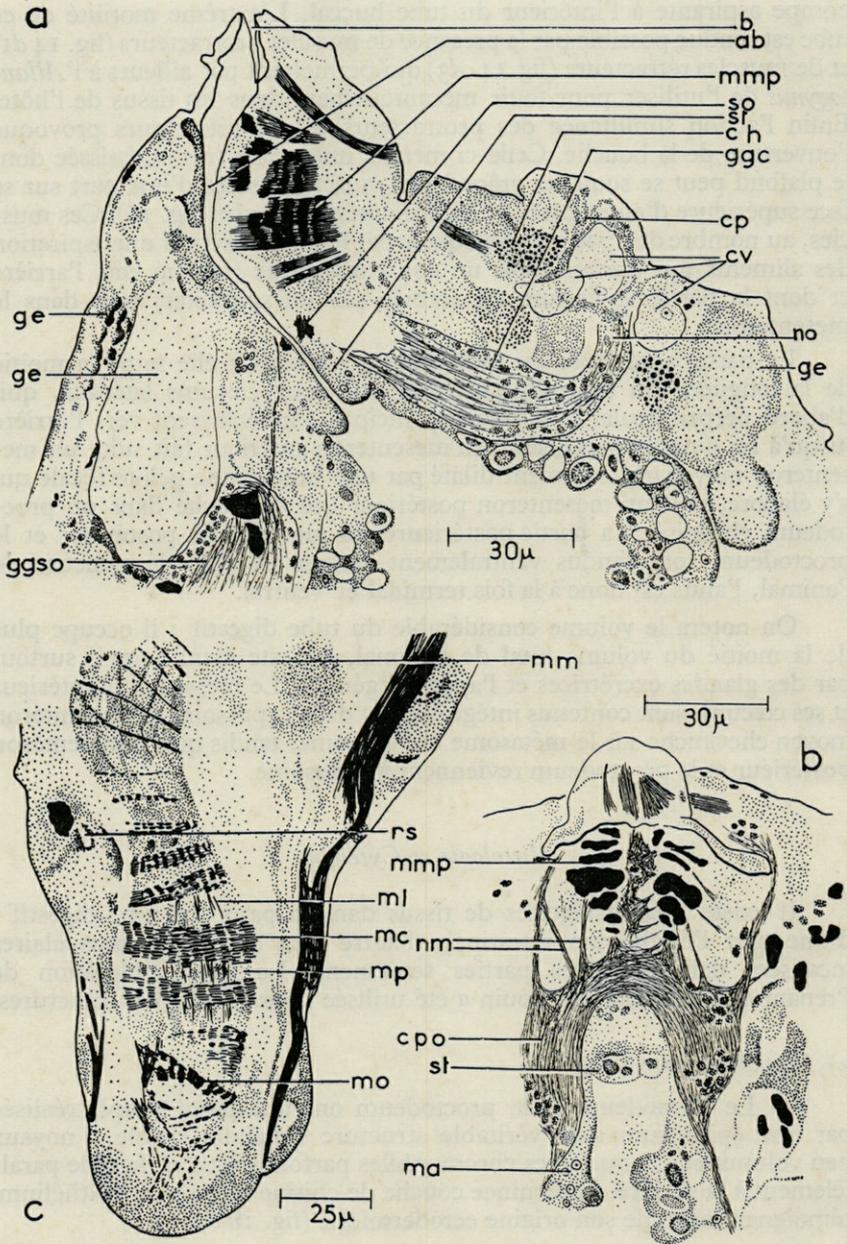


Fig. 17. — *Allantogynus delamarei* n. g. n. sp., femelle. Histologie, Bouin-Prenant. a, coupe sagittale de la région céphalique; b, coupe frontale de la région céphalique; c, coupe parasagittale de l'urosome, montrant la musculature de la partie postérieure du mesenteron. (Mêmes légendes que fig. 15).

— Le mesenteron antérieur montre, sur une basale assez nette, deux types cellulaires. Des cellules adipeuses avec une très volumineuse vacuole vidée après fixation au Bouin et inclusion à la paraffine, intensément colorée en noir après fixation au Flemming (fig. 19 *j*) réalisent un premier type; leur noyau rejeté à la périphérie de la gouttelette de lipide osmiophile est volumineux, subsphérique avec un nucléole et des grains de chromatine prenant bien l'hématoxyline; ces cellules sont surtout localisées au contact de la membrane basale.

Superposées aux précédentes et mêlées à elles, les cellules du second type sont particulièrement remarquables par le volumineux grain de sécrétion retenant fortement le vert lumière qu'elles élaborent (fig. 18 *a*). Leur noyau, plus petit que celui des cellules adipeuses, n'en est pas autrement différent; il est toujours rejeté au pôle basal. Il n'existe jamais plus d'un grain de sécrétion par cellule et lorsque celui-ci atteint un certain volume, la cellule, devenue sphérique, tombe dans la lumière intestinale, étant immédiatement remplacée dans l'état normal de fonctionnement par une autre de ses semblables qui n'était pas encore en activité sécrétrice. Ces deux catégories cellulaires se retrouvent identiques à elles-mêmes sur toute la surface du mesenteron antérieur aussi bien que dans les cœcums latéraux.

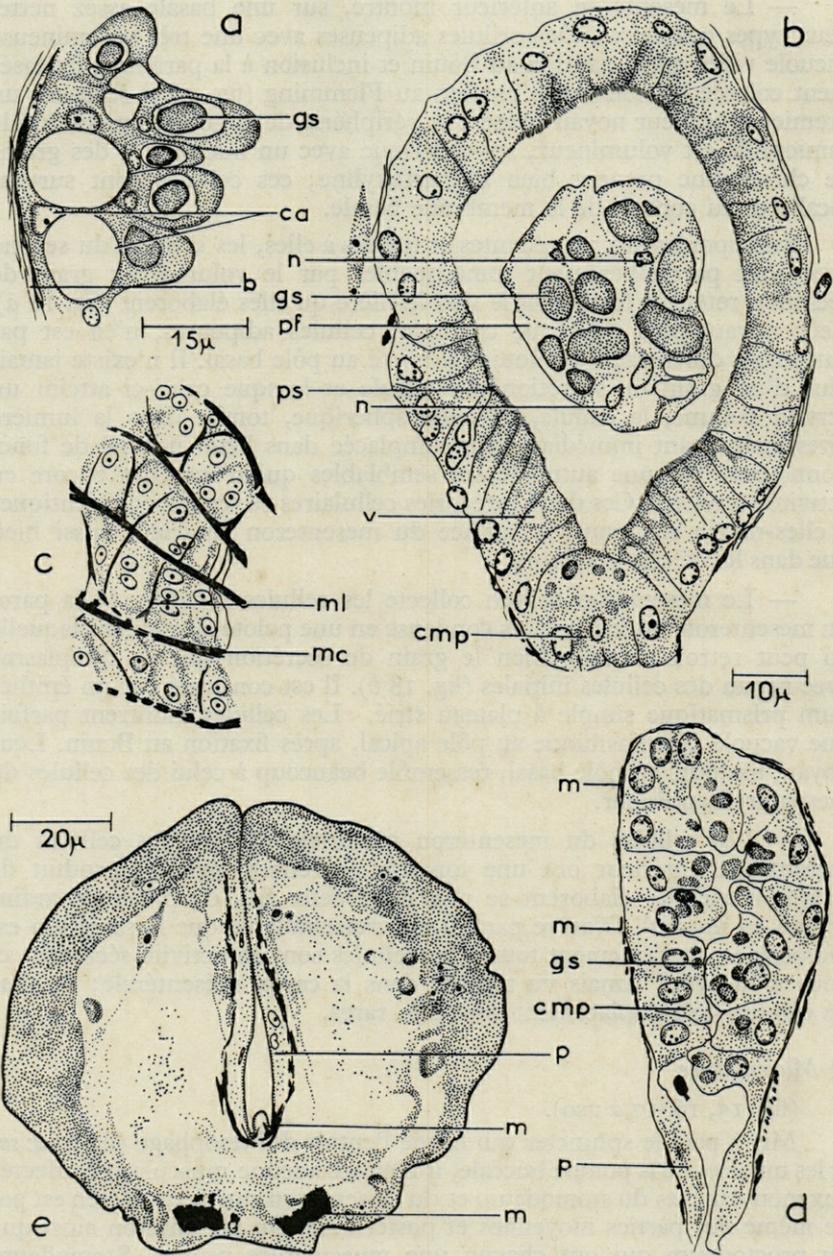
— Le mesenteron moyen collecte les cellules tombées de la paroi du mesenteron antérieur et les condense en une pelote fécale dans laquelle on peut retrouver aussi bien le grain de sécrétion que le cytoplasme avec noyau des cellules initiales (fig. 18 *b*). Il est constitué par un épithélium prismatique simple à plateau strié. Les cellules montrent parfois une vacuole cytoplasmique au pôle apical, après fixation au Bouin. Leur noyau, toujours au pôle basal, ressemble beaucoup à celui des cellules du mesenteron antérieur.

— Les cellules du mesenteron postérieur comme les cellules du mesenteron antérieur ont une fonction sécrétrice, mais le produit de sécrétion qu'elles élaborent se rassemble cette fois en plusieurs grains et non en un seul. D'autre part, il est vraisemblable que la sécrétion est mérocrine : pratiquement toutes les cellules sont en activité sécrétrice et nous n'en avons jamais vu tomber dans la cavité mésentérale; de plus les cellules de remplacement sont très rares.

β) *Musculature.*

(fig. 15, 16, 17 *a* : so).

Mis à part le sphincter qui ferme l'entrée de l'œsophage (fig. 17 *a* : so) et les muscles de la pompe buccale, il n'existe aucune musculature affectée aux mouvements du stomodeum et du mesenteron antérieur. Il n'en est pas de même des parties moyennes et postérieures du mesenteron ainsi que du proctodeum qui ont chacun une musculature propre. Stomodeum moyen et postérieur sont ceints de fibres circulaires groupées en paquets



(Fig. 18)

dont l'importance augmente considérablement d'avant en arrière (fig. 17 *c* : *mc*) et atteint son maximum au niveau du mesenteron postérieur; la partie terminale de ce segment intestinal montre par ailleurs des fibres obliques (fig. 17 *c* : *mo*). Sous-jacentes à ces fibres circulaires, des fibres longitudinales moins nombreuses (fig. 17 *c*, 18 *c* : *ml*) s'intercalent entre la base des cellules de l'épithélium mésenteral. Seules ces fibres longitudinales persistent au contact de la paroi du proctodeum (fig. 18 *c*).

Cette musculature devient particulièrement intéressante si l'on considère l'élaboration de la pelote fécale. Elle assure le péristaltisme de la partie du tube digestif postérieure au mesenteron antérieur et provoque ainsi une aspiration du fluide contenu dans le mesenteron antérieur qui, passant dans le mesenteron moyen, s'y condense en pelotes fécales. Ces pelotes sont ensuite chassées dans le mesenteron postérieur dont la lumière, réduite à l'état de repos, nécessite, pour être forcée la puissante musculature qui y est associée.

Histochimie sommaire.

Une étude anatomique ne suffisait pas pour comprendre le mécanisme de la digestion, il fallait en aborder l'histo-physiologie. Les lipides osmiophiles ont été étudiés par fixation au Flemming, les « polysaccharides » par la réaction de Hotchkiss-Mac Manus, les phosphatases alcalines par la réaction de Gomori.

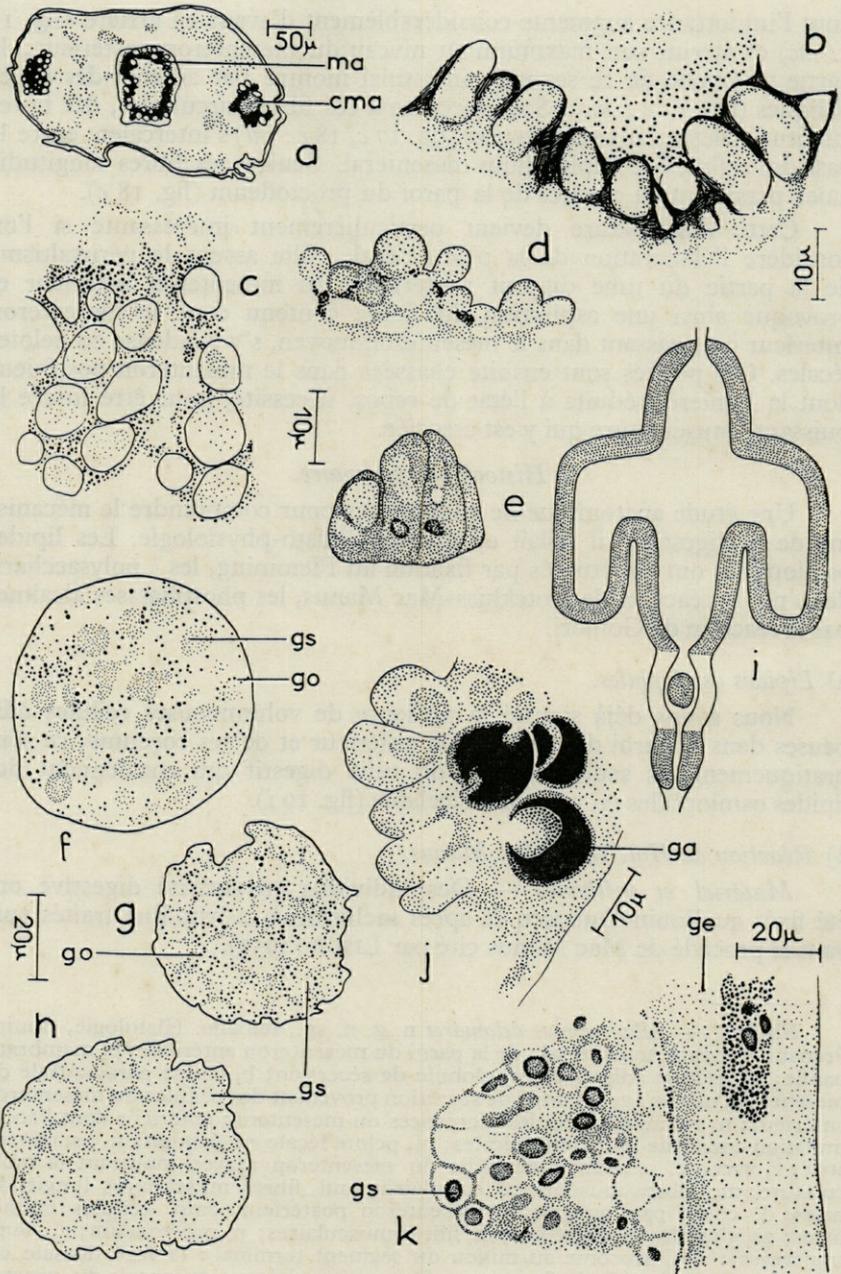
α) Lipides osmiophiles.

Nous avons déjà signalé la présence de volumineuses cellules adipeuses dans la paroi du mesenteron antérieur et de ses coecums; ce sont pratiquement les seules cellules du tube digestif qui contiennent des lipides osmiophiles en quantité décelable (fig. 19 *j*).

β) Réaction de Hotchkiss-Mac Manus.

Matériel et méthode. — Des individus en activité digestive ont été fixés au Bouin-Duboscq et après inclusion à la paraffine traités suivant le procédé de Mac Manus cité par LISON (1953).

Fig. 18. — *Allantogynus delamarei* n. g. n. sp., femelle. Histologie, Bouin-Prenant. a, coupe transversale de la paroi du mesenteron antérieur; b, membrane basale; ca, cellule adipeuse; gs, globule de sécrétion; b, coupe parasagittale du mesenteron moyen; gs, globule de sécrétion provenant des cellules du mesenteron antérieur; n, noyau des cellules sécrétrices du mesenteron antérieur dont l'accumulation constitue les pelotes fécales; pf, pelote fécale en élaboration. ps, plateau strié, v, vacuole. c, coupe tagentielle du mesenteron moyen montrant la musculature; mc, fibres musculaires circulaires; ml, fibres musculaires longitudinales; d, coupe parasagittale du mesenteron postérieur; cmp, cellules épithéliales; gs, globules de sécrétion; m, fibres musculaires; p, proctodeum; e, coupe transversale de l'urosome au milieu du segment terminal; la face dorsale est orientée vers le bas de la figure; m, fibres musculaires; m, parois du proctodeum.



(Fig. 19)

Résultats (fig. 20 a). — Les substances Mac Manus positives ont des localisations de deux types, d'une part dans les grains de sécrétion, d'autre part dans le cytoplasme lui-même (fig. 19 k).

Les grains de sécrétion des cellules du mesenteron antérieur et du mesenteron postérieur prennent fortement une coloration rouge avec le réactif de Schiff après traitement à l'acide periodique. Il en est de même des pelotes fécales réalisées à partir des cellules du mesenteron antérieur.

Le cytoplasme des cellules intestinales reste Mac Manus négatif sauf celui des cellules du mesenteron antérieur en contact avec la membrane basale de l'épithélium.

Interprétation. — La discussion sur la spécificité de la méthode a été faite avec beaucoup de perspicacité par LISON (1953). Nous ne pouvons conclure avec rigueur que le matériel Mac Manus positif mis en évidence est polysaccharidique, mais il existe de fortes chances pour qu'il en soit ainsi, les autres corps montrant une réaction positive (protéines à élément actif représenté par les hydroxyaminoacides ou pigments chromophiles à groupement 1 hydroxyacétonique) étant relativement rares.

γ) *Phosphatases alcalines.*

Historique. — La détection des phosphatases alcalines n'a que très récemment été abordée chez les Invertébrés; elle n'a donné lieu chez les Crustacés qu'à peu de travaux :

KUGLER et BIRKNER mirent en évidence en 1948 des phosphatases alcalines dans le tégument, la cavité gastrique, la glande digestive et les néphridies de *Cambarus virilis* Say et suivirent leurs variations physiologiques.

— En 1949 de NICOLA montre que la répartition des phosphatases alcalines suit celle de l'acide ribonucléique dans les gonades de divers Crustacés Isopodes.

— En 1951 A. ROCHE précise la localisation des phosphatases chez *Asellus aquaticus*.

Fig. 19. — *Allantogynus delamarei* n. g. n. sp., femelle. Histologie, a-j, Méthode de Gomori; j, fixation au Flemming sans coloration; k, méthode de Mac Manus. a, coupe transversale du corps au niveau des pattes : *ma* mesenteron antérieur; *cma*, caecum latéral du mesenteron antérieur; b, épithélium du mesenteron antérieur en coupe transversale; c, épithélium du mesenteron antérieur en coupe tangentielle; d, épithélium du mesenteron antérieur après un jeûne de six jours, coupe transversale; e, épithélium du mesenteron postérieur en coupe transversale; f, pelote fécale fraîchement émise; *gs*, globules de sécrétion; *go*, grains Gomori positifs, *gh*, stades d'évolution des pelotes fécales dans le sac ovigère; i, schéma de la répartition des activités phosphatasiques alcalines décelables par la méthode de Gomori le long du tube digestif; j, coupe transversale de la paroi du mesenteron moyen; *ga*, globule adipeux; k, coupe transversale dans le mesenteron moyen et une glande excrétrice; *gs*, globules de sécrétion Mac-Manus positifs; *ge*, glande excrétrice.

— HUSSON (1953) étudie la répartition de ces enzymes chez le *Niphargus*.

— A. ROCHE, en 1953, reprend l'étude hystophysiological de l'appareil digestif chez *Asellus aquaticus* L. et place les phosphatases dans un contexte biochimique.

— En 1955 un travail assez analogue est réalisé par MABILLOT chez *Gammarus pulex* L.

Matériel et Techniques. — Les individus destinés à la recherche des phosphatases alcalines ont été fixés à l'alcool à 80°, pour une part immédiatement après leur prélèvement dans le corps d'une Holothurie, pour une autre part après conservation à jeun pendant 6 jours en sa lière. Après inclusion rapide à la paraffine et débitage en coupes sériées de 7 μ d'épaisseur, les phosphatases alcalines ont été révélées par la technique de Gomori variante de DANIELLI citée par LISON (1953). Des préparations témoins ont été réalisées par incubation normale après inactivation des enzymes par chauffage ou bien par incubation dans un substrat dépourvu de glycérophosphate.

Résultats (fig. 19 i). — Les résultats vraiment positifs d'activité enzymatique constatés dans la paroi du tube digestif l'ont été au niveau de l'épithélium du mesenteron antérieur et du mesenteron postérieur. Le stomodeum (extrêmement court) et le proctodeum n'ont jamais donné la réaction de Gomori avec netteté. Par contre, les pelotes fécales emmagasinées dans le rectum ou rejetées dans le sac ovigère en montrent une qui disparaît au cours du temps.

a) *Intestin moyen et cœcums latéraux d'individus en activité digestive* (fig. 19 a b c e).

L'activité phosphatasique alcaline se manifeste en deux régions du mesenteron au niveau de l'épithélium sécréteur: d'une part dans le mesenteron antérieur et avec la même intensité de l'extrémité œsophagienne à l'extrémité postérieure en passant par les cœcums latéraux; d'autre part dans le mesenteron postérieur un abondant précipité est répandu dans le cytoplasme des cellules intestinales autour des globules de sécrétion, jamais en leur intérieur (fig. 19 e). De plus, quelques granules s'éparpillent dans le contenu intestinal avec une densité maximale au contact de la paroi. Sans doute s'agit-il d'une diffusion des enzymes.

Le plateau strié des cellules du mesenteron moyen n'a pas montré d'activité phosphatasique décelable par la méthode de Gomori d'une façon indiscutable.

b) *Intestin moyen et cæcums latéraux d'individus à l'état de jeûne.*

Chez ces Copépodes l'émission de pelotes fécales n'a plus lieu, l'épithélium diminue d'épaisseur ainsi que le volume des globules de sécrétion. Corrélativement l'abondance du précipité diminue dans le cytoplasme des cellules et celui-ci n'apparaît pas partout. Le jeûne provoque donc une réduction nette de l'activité enzymatique au niveau de l'épithélium intestinal (fig. 19 d).

c) *Pelotes fécales.*

Dans le rectum, comme lorsqu'elles viennent d'être émises, les pelotes montrent entre les globules de sécrétion des granules Gomori positifs, provenant vraisemblablement du cytoplasme qui entourait initialement les globules. Des granules finissent par disparaître au cours du vieillissement des pelotes. Ainsi dans un sac ovigère les premières pelotes émises sont absolument dépourvues d'activité enzymatique (fig. 19 fh).

d) *Discussion.*

L'étude critique de LISON (1953) nous permet d'affirmer qu'il existe des phosphatases alcalines au niveau du mesenteron antérieur et du mesenteron postérieur ainsi que dans les produits de fonte du mesenteron antérieur à savoir les pelotes fécales. Mais rien ne nous permet de parler de leur absence à la hauteur du mesenteron moyen étant donné qu'il existe des phosphatases alcalines que la technique utilisée laisse totalement inaperçues.

Aliments

Mis à part les produits de sécrétion du tube digestif qui tombent dans la lumière, aucun corps figuré structuré n'est visible nettement sur coupe histologique dans le contenu intestinal. On pourrait penser que l'animal vivant dans le liquide cœlomique s'en nourrit. En réalité le milieu intérieur des Holothuries ne diffère que peu de l'eau de mer sauf par son pH moins alcalin (COLE, 1940; VILLELA, 1951), son effet tampon (GELHORN, 1927; SARCH, 1931) et son taux de substances azotées supérieur (GELHORN 1927; SARCH, 1931). Mais il contient en suspension des éléments figurés qui pourraient fournir une source de matière organique, bien maigre cependant.

La chance nous a permis d'apporter quelques faits plus précis relatifs au matériau ingéré. En octobre 1956 quelques *Holothuria stellati* en aquarium depuis deux mois avaient la surface de leur épithélium cœlomique ainsi que la lumière de leur tube digestif recouverts par de fines granulations vertes qui, observées au microscope, apparaissent avec une structure semblable à celle d'une algue. L'une d'entre elles contenait une femelle d'*Allantogynus*, enfermée dans son sac ovigère et fixée sur

l'appareil hémal par son tube buccal. Or le tube digestif du parasite et sa pelote fécale avaient la même couleur verte que la surface des vaisseaux hémaux. L'animal s'était donc nourri de matériaux râclés à la surface de l'épithélium coelomique : amœbocytes, cellules épithéliales entières ou fragmentées etc... qui vraisemblablement constituent l'ordinaire de l'*Allantogynus* et ce faisant avait absorbé les algues qui y étaient mêlées.

Rôle des différentes structures du tube digestif

Une fois ingérés grâce au mécanisme de pompage du cône buccal, les aliments sont emmagasinés sous une forme fluide dans le mesenteron antérieur. Très vraisemblablement cette partie du canal alimentaire joue le principal rôle dans la digestion. L'activité phosphatasique alcaline y est très intense et de nombreux enzymes digestifs doivent y être sécrétés. Habituellement on admet que les phosphatases alcalines au niveau de l'épithélium intestinal interviennent dans les phénomènes d'absorption (BRADFIELD, 1950). Ce rôle dans l'absorption est vraisemblable pour les phosphatases du mesenteron antérieur; les polysaccharides et les lipides localisés à l'intérieur de l'épithélium digestif dans sa partie périphérique doivent provenir de la transformation de matériaux ainsi clivés et stockés sur place. Mais nous pouvons penser que ce n'est pas le seul.

Nous savons qu'il existe au niveau du mesenteron antérieur comme postérieur une sécrétion très probablement polysaccharidique. Divers auteurs ont déjà noté l'association d'un tel phénomène à la présence de phosphatases alcalines. Lors de la formation de l'os, du glycogène se forme avec libération d'esters phosphatés qui peuvent servir de substrat aux phosphatases (HARRIS, 1932; PARVISI, 1938; GLOCK, 1940; HOROWITZ, 1942) dont on connaît par ailleurs la présence. La présence de phosphatases alcalines dans la partie distale des cellules de la prostate a été reliée à la sécrétion de fructose par ces mêmes cellules. Dans ce cas cependant, s'il a été montré que les deux phénomènes sont influencés par les mêmes hormones, il ne semble pas qu'il y ait corrélation entre la teneur en fructose et l'activité phosphatasique (MANN et PARSONS, 1947). Y a-t-il chez l'*Allantogynus* un lien réel entre la sécrétion de glucides et les phosphatases? Nous ne pouvons que poser la question. Toutefois il est remarquable de constater la présence simultanée de ces enzymes et de grains de sécrétion analogues dans deux parties différentes du tube digestif, mesenteron antérieur et postérieur. Il est encore plus curieux que le seul épithélium intestinal dont le rôle absorbant soit très évident celui du mesenteron moyen, ne présente pas de réaction de Gomori positive avec netteté. Pourtant son rôle absorbant est indiscutable : outre la présence d'un épithélium à bordure en brosse, on peut suivre dans ce mesenteron moyen l'élaboration des pelotes fécales : celle-ci dure quelques dizaines de minutes, pendant lesquelles s'opère une concentra-

tion efficace du fluide intestinal. Il est possible que l'absorption qui s'effectue ne fasse pas intervenir d'hydrolyse d'esters phosphatés; il se peut aussi qu'une telle hydrolyse se produise, mais sous l'action d'enzymes non décelables par la réaction de Gomori.

— Le rôle des sécrétions de matériaux Mac Manus positifs, un des points les plus intéressants de la physiologie intestinale de l'*Allantogynus*, reste encore bien énigmatique. Il est un fait que la sécrétion du mesenteron antérieur contribue à élaborer les pelotes fécales. Celles-ci passant dans le dernier segment du mesenteron, à lumière très fine, y sont sans doute enrobées par d'autres produits de sécrétion Mac Manus positifs. En effet après leur émission, les pelotes apparaissent limitées par une fine enveloppe (fig. 19 f). Recueillies dans les sacs ovigères ces pelotes perdent leur activité phosphatasique alcaline, se ratatinent, mais conservent leur affinité pour le réactif de Schiff après traitement par l'acide periodique. Est-ce là de la matière perdue purement et simplement, s'agit-il d'une excrétion, ou bien y a-t-il libération de substances intervenant dans le développement des œufs avoisinants ?

— L'accumulation de réserves lipidiques dans les cellules adipeuses typiques, très abondantes, de l'épithélium du mesenteron antérieur, n'est pas une fonction banale du tube digestif.

Cependant chez les Copépodes, les Copépodes planctoniques en particulier, les lipides sont souvent très abondants. Leur présence n'a donc rien d'exceptionnel chez un Copépode comme l'*Allantogynus* bien que parasite; c'est leur localisation qui mérite d'être retenue: alors qu'habituellement ils sont dispersés dans la cavité hémocœlienne, ils sont rassemblés ici dans la paroi du tube digestif.

Ainsi, chez l'*Allantogynus*, aux fonctions classiques du tube digestif (sécrétion d'enzymes et absorption) s'ajoutent une fonction d'accumulation de réserves extrêmement poussée (lipides osmiophiles, substances Mac Manus positives) et une fonction sécrétrice de globules Mac Manus positifs évacués sous forme de pelotes dont la signification nous échappe.

— Comparaison du tube digestif de l'*Allantogynus* à celui des autres Arthropodes.

Chez l'*Allantogynus* comme chez tous les Arthropodes le mesenteron joue un rôle fondamental dans la digestion en sécrétant les enzymes et en contribuant pour une grande part à l'absorption. Par contre les fonctions du stomodeum et du proctodeum sont minimes chez l'*Allantogynus* comme chez beaucoup de Copépodes (LOWE, 1935), alors que chez les Malacostracés et les Insectes on connaît la grande part du premier dans la mastication et l'accumulation, du second dans l'absorption.

Le mesenteron de l'*Allantogynus* apparaît donc constitué de régions spécialisées: une région antérieure à fonction d'hépatopancréas; une région moyenne absorbante; la région postérieure sécrétrice n'a pas d'équivalent chez les autres invertébrés et paraît liée à l'élaboration des pelotes fécales.

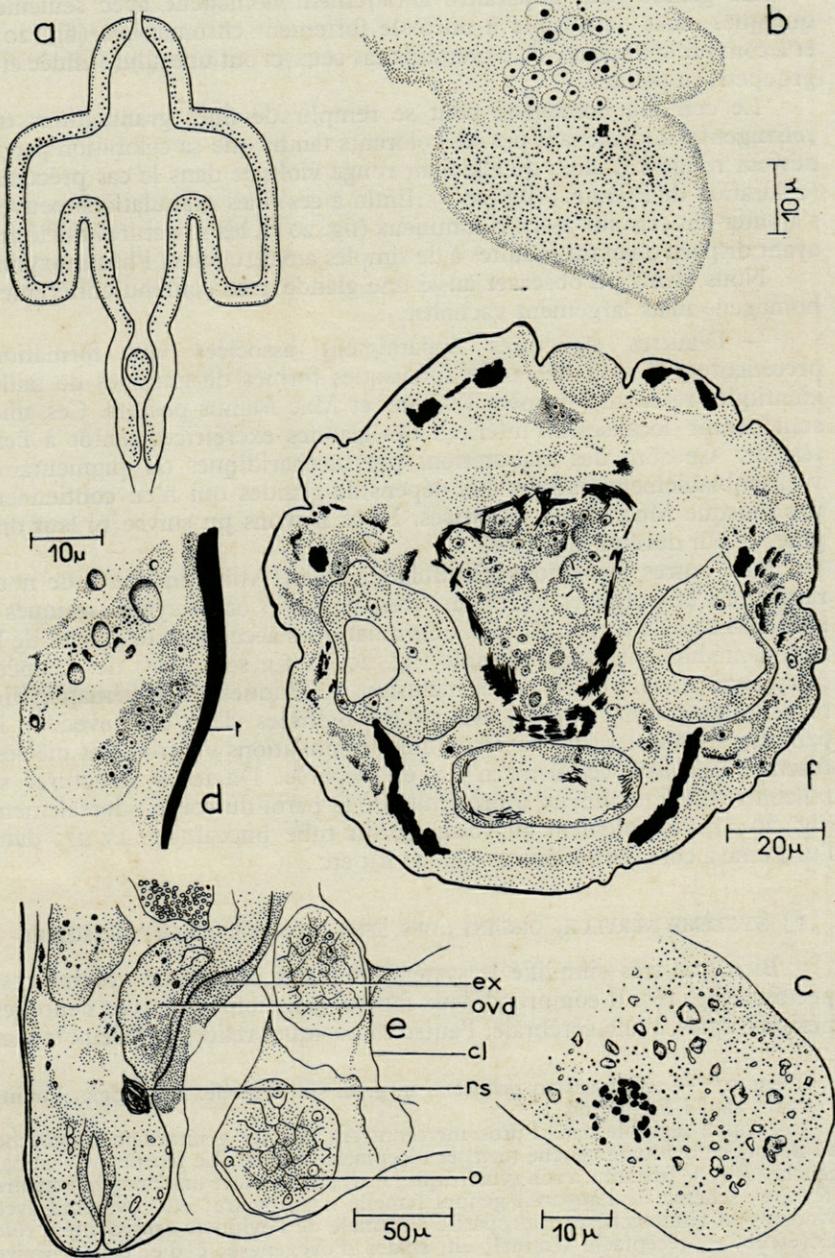
Les deux types de cellules intestinales du mesenteron : à plateau strié et sécrétrice de l'*Allantogynus* ont déjà été signalés chez plusieurs Copépodes : *Peroderma cylindricum* (MONTEROSSO, 1930), *Lernaecera branchialis* (CAPART, 1948) mais ces deux types sont toujours mêlés le long d'un mesenteron présentant la même structure d'une extrémité à l'autre. Certains auteurs ont même parlé d'un passage de la cellule à plateau strié à la cellule holocrine. Par contre chez les Malacostracés et divers Entomostracés, comme chez l'*Allantogynus* les cellules sécrétrices sont réparties à l'avant du mesenteron et tapissent des évaginations de celui-ci appelées cœcums hépatiques, hépatopancréas ou organe entérique suivant les auteurs (cf. GUIEYSSE, 1907; TORNAVA, 1948; ROCHE, 1953). GUIEYSSE (1907) a décrit par ailleurs dans les cellules de l'organe entérique de plusieurs Crevettes des globules adipeux qui semblent conférer à l'organe une fonction de réserve.

e) GLANDES EXCRÉTRICES

Chez l'*Allantogynus* comme chez la plupart des Copépodes parasites les glandes excrétrices sont très développées. On peut distinguer (GOUILLIART, 1937) d'une part des amas glandulaires très massifs occupant pratiquement tout l'espace laissé libre par le tube digestif et l'appareil génital (fig. 15, 16, 17 *ge*), d'autre part de petits paquets cellulaires à allure excrétrice (fig. 20 *d*) dépendant du tégument.

— Les glandes excrétrices principales forment des amas lobés plus ou moins anastomosés entre eux difficiles à délimiter mais que l'on peut grouper en postérolatéraux (fig. 15, 16) en antérolatéraux et en antérieurs. Il ne faudrait pas croire que ce sont là 3 paires de glandes ce sont simplement 3 régions plus ou moins en continuité qui en contiennent. Nous n'avons pu trouver de canal excréteur ou de débouché de ces glandes vers l'extérieur. Histologiquement après fixation au Bouin ces glandes apparaissent formées d'une substance homogène limitée par une membrane anhiste. La coloration de Prenant permet de montrer une très forte éosinophilie. La coloration de Pappenheim-Unna au vert de méthyle-pyronine fournit une vive teinte rouge caractérisant là vraisemblablement une forte teneur en ribonucléines. Divers états physiologiques ont pu être distingués mais aucune sériation fonctionnelle n'a été établie avec sécurité.

Fig. 20. — *Allantogynus delamarei* n. g. n. sp. femelle. Histologie, a, Méthode de Mac Manus; b-f, Bouin-Prenant; a, schéma de la répartition du matériel Mac Manus positif le long du tube digestif; b, glande excrétrice, deux états différents; c, glande excrétrice avec formation de cristaux; d, formation sans doute excrétrices; t, tégument; e, extrémité de l'urosome et sac ovigère; cl, cloisons séparant les œufs dans le sac ovigère; ex, exudat à l'origine de ces cloisons (?) o, œufs en développement; ovd, oviducte; rs, réceptacle séminal.



(Fig. 20)

La glande peut apparaître entièrement homogène avec seulement quelques amas de noyaux à nucléole fortement chromatique (fig. 20 *b*) et à contour sphérique. Dans certains cas ceux-ci ont une allure effilée et se groupent en pelotes.

Le contenu homogène peut se remplir de fines granulations très réfringentes ne retenant pas les colorants tandis que sa coloration propre devient rouge vif, alors qu'elle était rouge violacée dans le cas précédent (coloration de Prenant) (fig. 20 *b*). Enfin à ces fines granulations peuvent s'ajouter des cristaux assez volumineux (fig. 20 *c*), les structures nucléaires ayant disparu ou étant réduites à de simples amas retenant l'hématoxyline.

Nous avons pu observer aussi une glande avec contenu entièrement homogène mais largement vacuolisé.

— D'autres structures apparaissent associées aux formations précédentes, ce sont des amas sphériques formés de granules de tailles identiques retenant vivement l'éosine, et Mac Manus positifs. Ces amas sont tantôt localisés à l'intérieur des glandes excrétrices tantôt à l'extérieur. Ce sont des élaborations polysaccharidiques ou pigmentaires vraisemblablement formées aux dépens de glandes qui n'en contiennent pas puisque Mac Manus négatives. Nous n'avons pu suivre ni leur origine, ni leur devenir (fig. 19 *k*).

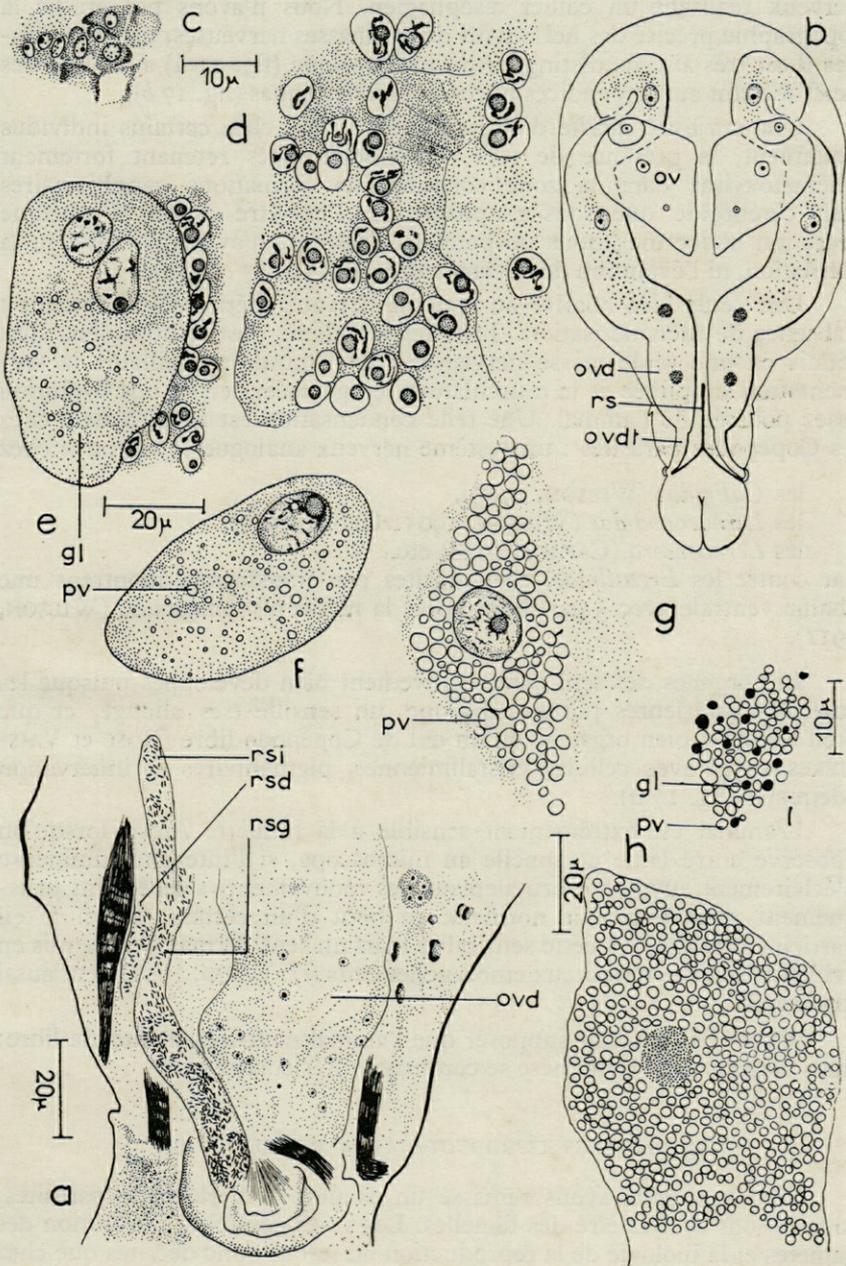
Les autres formations glandulaires moins volumineuses que nous rattachons aux organes excréteurs sont de petits amas cytoplasmiques à nombreux noyaux avec nucléoles chromatiques accolés au tégument de la région médiodorsale par exemple (fig. 20 *d*). Ce sont aussi des trainées de cytoplasme avec de curieuses inclusions sphériques qui à l'hématoxyline se colorent comme si elles avaient été ombrées d'un côté avec de la peinture au pistolet (fig. 20 *d*); de fines granulations s'y trouvent mêlées. Aucune structure cellulaire n'y a été repérée. De telles structures se rencontrent fréquemment à proximité de la paroi du corps : dorsalement (fig. 20 *d*); ventralement au voisinage du tube buccal (fig. 17 *a*); dans l'urosome à côté des oviductes (fig. 21 *a*); etc...

f) SYSTÈME NERVEUX, ORGANES DES SENS, COMPORTEMENT SENSORIEL

Bien que très simplifié le système nerveux occupe un volume respectable (fig. 16). Il comprend deux masses ganglionnaires avec neurones périphériques, l'une cérébrale, l'autre thoracique, reliées par deux troncs

Fig. 21. — *Allantogynus delamarei* n. g. n. sp., femelle. Histologie, Bouin-Prenant, sauf i Flemming.

a, coupe sagittale dans l'urosome montrant l'orifice génital femelle gauche où débouche oviducte gauche (*ovd*) et réceptacle séminal. Le réceptacle séminal gauche (*Rsg*) se fusionne à son symétrique (*Rsd*) pour former une branche impaire (*Rsi*); b, schéma de l'appareil génital femelle : *ov*, ovaire; *ovd*, oviducte avec ovocytes en vitellogenèse; *ovdt*, partie terminale de l'oviducte sans doute à rôle sécréteur; *rs*, réceptacle séminal; *ch*, stades d'ovogenèse; c d e, dans l'ovaire f g h, dans l'oviducte; *gl*, globules lipidiques; *pv*, plaquettes vitellines.



(Fig. 21)

nerveux réalisant un collier œsophagien. Nous n'avons pas étudié la topographie précise des nerfs issus de ces masses nerveuses, mais sur coupes il est très aisé de distinguer un nerf optique (fig. 17 a) ainsi que des nerfs menant aux appendices buccaux et thoraciques (fig. 17 b).

Une curiosité mérite d'être signalée : c'est, chez certains individus seulement, la présence de très volumineux blocs retenant fortement l'hématoxyline dans la zone corticale des formations ganglionnaires tant cérébroïde que sous-œsophagienne. Peut-être est-ce là quelque sécrétion endocrine ; nous ne pouvons l'assurer, n'ayant pas suivi ni la formation, ni l'évolution de ces structures (fig. 16, 17 a, gsn).

Une seule idée relative au système nerveux mérite d'être retenue : l'absence de métamérisation. Tous les ganglions post-œsophagiens sont réunis en une seule masse nerveuse. Ceci, comme par ailleurs la segmentation simplifiée et la musculature réorganisée, dénote une évolution assez poussée de l'animal. Une telle condensation est assez banale chez les Copépodes parasites : un système nerveux analogue se retrouve chez

les *Caligidae* (WILSON, 1905),

les *Lernaeopodidae* (WILSON, 1905 ; DEDIE, 1940),

les *Lernaeocera* (CAPART, 1948) etc...

par contre les *Ergasilidae*, ectoparasites peu transformés montrent une chaîne ventrale avec 5 ganglions après la masse œsophagienne (WILSON, 1911).

Les organes des sens sont relativement bien développés puisque les antennes antérieures portent chacune un sensille très allongé, et que l'œil est aussi bien organisé qu'un œil de Copépode libre (ROSE et VAISSIÈRES 1952) avec cellules cristalliniennes, pigmentaires et innervation adéquates (fig. 17 a).

L'animal est extrêmement sensible à la lumière. Ainsi, lorsqu'on l'observe entre lame et lamelle au microscope, si l'intensité lumineuse d'éclairement augmente brutalement, les mouvements s'accroissent brusquement pour redevenir normaux au bout d'un certain temps. L'œil participe sans doute à cette sensibilité mais un sens dermatoptique mis en évidence dans de nombreux embranchements (cf. VIAUD, 1951) peut aussi intervenir.

Tout cela laisserait supposer que l'animal peut mener une vie libre ; nous verrons cette hypothèse se confirmer ultérieurement.

g) ORGANES REPRODUCTEURS ET REPRODUCTION

Bien que nous ayons ramassé un nombre très élevé de parasites, tous se sont révélés être des femelles. Les voies génitales, l'évolution des gamètes et la biologie de la reproduction ne seront donc décrites que chez celles-ci.

1° Appareil génital femelle.

La gonade est paire et se présente comme deux glandes subquadrangulaires, légèrement allongées en pointe postérieurement, occupant la région médio-dorsale du prosoma (fig. 21 b). La différenciation des cellules sexuelles se produit dans un sens tel que les plus évoluées se localisent dans l'angle antéro-latéral de chaque glande. Au voisinage de ce pôle s'abouche l'oviducte très contourné qui, dorsalement, de latéral devient paramédian, laissant mégalement la partie antérieure impaire du mesenteron antérieur, s'enfonce ventralement, repart dorsalement passant par dessus les cœcums latéraux, devient ventral, s'accole à son symétrique un peu en avant de la limite prosoma-urosoma, se maintient ainsi le long du segment antérieur de l'urosoma avant de s'aboucher à l'orifice de ponte.

Les oviductes sont très souvent distendus par des ovocytes en vitellogenèse et leur paroi extrêmement mince a une structure cellulaire difficilement visible. Cette minceur facilite sans doute les échanges nutritifs entre les ovocytes et le milieu intérieur du Copépode. La structure cellulaire est par contre très visible dans la partie terminale de l'oviducte (fig. 20 f) qui ne contient jamais d'ovocytes en permanence et qui doit participer activement à la sécrétion des membranes de l'œuf. Au niveau de l'orifice de ponte débouche un réceptacle séminal bourré de spermatozoïdes qui rejoint son symétrique ventralement et forme avec lui une partie impaire débouchant à l'orifice de copulation. Sa paroi extrêmement mince n'apparaît pas scindée en éléments cellulaires; quelques noyaux à nucléole chromophile y sont éparpillés (fig. 21 a).

Nous n'avons pu observer aucune glande annexée directement à l'appareil génital, aucune glande cémentaire comme il en existe chez la plupart des Copépodes parasites: Ergasilides, Caligides, Lernaeopodides, etc... Notons cependant que les Copépodes libres et les Copépodes Ascidicoles secrètent selon CLAUS, GRUBER, HERTZOG la substance cémentaire agglutinant les œufs par la partie postérieure de leurs oviductes

2° Ovogenèse.

La principale étude systématique de l'ovogenèse et de la spermatogenèse chez les Copépodes parasites revient à GOULLIART (1937) qui s'est surtout attaché aux Copépodes parasites de poissons. Le seul travail un peu poussé relatif aux Copépodes associés aux Invertébrés a été publié par KORNHAUSER (1915) sur *Hersilia apodiformis* (Phil.) semi-parasite dans la cavité branchiale de *Callianassa subterranea*.

Les ovaires, à la différence de ceux de plusieurs Copépodes parasites (GOULLIART, 1937) et de beaucoup de Copépodes libres (MARSHALL et ORR, 1955) ne se différencient pas en zones fonctionnelles, topographiquement distinctes de prolifération, de synapsis, de vitellogenèse; il semble plutôt

que ces zones soient étagées dans le temps de sorte que les femelles en ponte montrent un ovaire dépourvu de cellules en mitose et contenant seulement des cellules en voie de maturation et en vitellogenèse. Les cellules sexuelles se répartissent suivant des cordons assez irrégulièrement disposés, mais dont les éléments les moins évolués se localisent au voisinage du plan de symétrie, postérieurement, à l'opposé des ovocytes presque mûrs, qui avoisinent le départ de l'oviducte.

Les plus jeunes stades, dont l'analyse a été possible vue la taille très petite des cellules germinales souches, montrent un noyau avec un nucléole bien net et des granulations éparses dans le nucléoplasme. Ces ovogonies s'accroissent, leur noyau présente alors autour d'un nucléole accru des amas chromatiques (nous avons pu en compter jusqu'à trois) dont la structure et la répartition rappellent nettement les stades de l'ovogenèse de Copépodes parasites qualifiés par GOULLIART (1937) de « décontraction », qui continuent un stade pachytène atypique. Chronologiquement ce serait un diplotène, malheureusement les chromosomes, qui étaient fissurés au stade de « contraction », ne le sont plus, apparemment à cause de la « vacuolisation de la chromatine ». C'est à ce stade que débute la vitellogenèse : des vacuoles apparaissent dans le cytoplasme après fixation au Bouin-alcoolique, de même que des plaquettes vitellines ; les volumes cytoplasmique et nucléaire augmentent considérablement tandis que les amas chromatiques à contenu bien net deviennent de plus en plus diffus, perdent leur affinité pour l'hématoxyline : c'est le stade avec « lamp-brush chromosomes » de WILSON ou chromosomes en « rince-bouteille » de BATAILLON, pas très typique ici d'ailleurs. A ce moment l'ovocyte est capté par l'oviducte où il continue son évolution : la chromatine se disperse en un reticulum assez irrégulier tandis que le cytoplasme se charge d'un stock considérable de plaquettes vitellines, de lipides osmiophiles et de substances Mac Manus positives. Lorsque l'ovocyte atteint la partie urosomale de l'oviducte son noyau devient très chromatique, apparaît homogène sans nucléole visible. Puis il passe dans la portion terminale de l'oviducte avant de recevoir le spermatozoïde fécondant au débouché de l'orifice de ponte.

3° La Ponte.

Comme chez les *Notodelphyidimorpha* (LANG, 1948), qui possèdent une cavité incubatrice, les œufs sont émis librement, sans être agglutinés entre eux en ces fameux sacs ovigères qui permettent du premier coup d'œil de qualifier de Copépodes des genres aussi déformés que *Xenocoeloma* ou *Lernaecera*.

A cette particularité biologique s'en ajoute une autre non moins remarquable ; les œufs sont pondus par paires, chacune étant enfermée dans une enveloppe commune. La très grande majorité des œufs est ainsi constituée de faux jumeaux appariés. Nous avons pu observer leur émission

simultanée, ainsi que celle beaucoup plus rare d'œufs isolés; nous avons même eu la chance de voir une femelle pondre simultanément d'un côté un seul œuf, de l'autre une paire.

Cette particularité peut être reliée à deux faits : d'une part il existe, dans l'ovaire même, des ovocytes appariés 2 à 2 (fig. 21 e); d'autre part la conformation de l'oviducte en segments relativement rectilignes d'une longueur équivalente à celle de deux ovocytes, facilite sans doute l'évolution simultanée de paires.

Le phénomène d'appariement est sans relation avec celui existant chez certains Copépodes libres ne formant pas de sacs ovigères comme *Alanus finmarchicus*, chez qui, accidentellement, lors de l'émission d'un œuf par chaque orifice génital, on peut voir s'accoler les deux œufs pondus (MARSHALL et ORR, 1955).

D'une manière très générale, chez les Copépodes les œufs sont pondus à des intervalles de temps très rapprochés de sorte que tous les œufs évoluent à peu près simultanément. Ce n'est pas du tout le cas chez l'*Allantogynus*; la ponte est très étagée dans le temps et dans un même sac ovigère s'observent généralement des œufs fraîchement sortis de la femelle, d'autres aux premiers stades de la segmentation, des nauplii bien conformés et tous les stades intermédiaires.

Cependant, comme chez les autres Copépodes, il existe un cycle ovarien : une phase de prolifération, d'accroissement des ovaires précède la ponte. Tous les ovocytes ne mûrissent pas simultanément, la durée totale d'émission des œufs est de plusieurs heures alors que généralement elle est de quelques minutes (5 à 10 minutes chez *Lepeophtheirus pectoralis* d'après GOULLIART, 1937). Nous n'avons pas pu mesurer la vitesse exacte de ponte car l'animal s'arrête habituellement de pondre lorsqu'on l'isole de son sac.

On peut donner de l'ensemble du cycle de ponte de l'*Allantogynus* une interprétation qui le rapprocherait des phénomènes connus chez les autres Copépodes en supposant que les « sacs ovigères » dans le sens habituel mais faux du terme, chez les Copépodes sont réduits à deux œufs accolés par une substance cimentaire sécrétée par l'oviducte. On sait que, dans le cas général une même femelle produit dans un laps de temps assez long plusieurs « sacs ovigères », un « sac » nouveau étant pondu lorsque le précédent vient de tomber (GOULLIART, 1937, a même pu provoquer expérimentalement la ponte par ablation des « ovisacs » chez *Lepeophtheirus pectoralis*). On peut assimiler le contenu de chaque sac incubateur d'*Allantogynus* à la somme des « ovisacs » produits par un Copépode normal au cours de sa vie sexuelle ou d'une partie seulement de celle-ci (Nous ne savons pas si une femelle *Allantogynus* élabore plusieurs sacs incubateurs; il est vraisemblable que non). Cette hypothèse trouve confirmation dans la particularité de l'oviducte d'*Allantogynus* de contenir seulement deux ovocytes mûrs dans son segment terminal

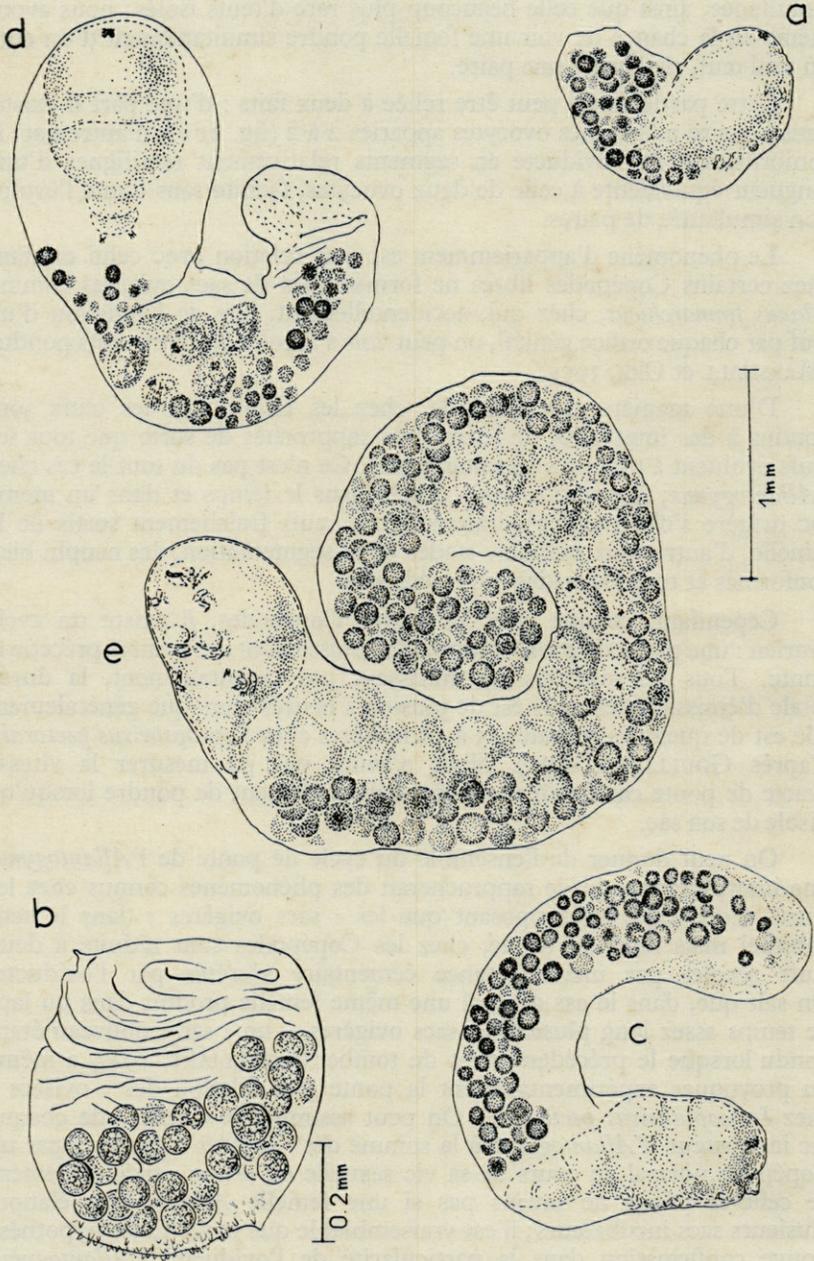


Fig. 22. — *Allantogynus delamarei* n. g. n. sp., femelle; a, femelle avec sac en élaboration; b, sac isolé correspondant au stade précédent; c, d, e, divers aspects de femelles avec sac ovigère; avec nauplii, et pelotes fécales.

alors qu'avant la ponte, chez la plupart des Copépodes, celui-ci renferme un très grand nombre d'ovocytes au même stade. L'ensemble du phénomène semble donc commandé par la grande taille des œufs relativement à celle de l'animal. Nous verrons que cette grande taille est due à l'abondance des réserves permettant un développement larvaire prolongé sans qu'aucun apport alimentaire extérieur n'intervienne.

Il n'a pas été possible de suivre à longueur d'année la reproduction de l'*Allantogynus*; mais en mars, en avril, ainsi que de juillet à octobre inclusivement nous avons toujours trouvé des femelles en train de pondre et avec la même fréquence.

D'autre part il ne semble pas exister de corrélation entre la maturité sexuelle de l'hôte et celle du parasite comme cela existe chez *Lecithomyzon moenadis* Bloch et Gallien, *Choniostomatidae* parasite de *Carcinus moenas* Pennant (FISCHER, 1956). Les Holothuries qui contenaient des femelles ovigères avaient indifféremment leurs gonades en gamétogenèse, vides ou pleines.

4° Le sac ovigère

La particularité la plus originale de *Allantogynus* est certainement la fabrication d'un sac incubateur à paroi propre qui recueille œufs fécondés et excréments et dans lequel il est entièrement enfermé, sauf au niveau de l'orifice buccal. L'étude des relations entre le sac et la femelle a été souvent difficile : en effet dès que l'hôte est ouvert, les parasites restés calmes dans leur sac s'agitent activement et en sortent très rapidement. Afin d'obvier à cette difficulté nous avons opéré de la façon suivante : immédiatement après l'ouverture de l'Holothurie, un *Allantogynus* avec sac étant repéré, un morceau du substrat sur lequel il est fixé est arraché et l'ensemble est aussitôt plongé, dans le plus bref délai, dans un mélange fixateur : formol salé en l'occurrence. La déshydratation est suivie d'un éclaircissement par l'essence de girofle avant le montage. Les résultats obtenus par montage in toto ont été recoupés par l'examen de coupes histologiques d'individus fixés dans des conditions analogues.

Le sac est constitué d'une matière homogène transparente, mince, brunissant et se gonflant après vieillissement. Il est Mac Manus positif, donc sans doute polysaccharidique. Il est souvent hérissé de petites apophyses en surface (fig. 22 b), plus ou moins plissé. Généralement il s'applique étroitement sur la moitié antérieure du corps de la femelle, laissant en son intérieur tous les appendices réduits ainsi à l'inefficacité. Il contourne seulement le tube buccal (fig. 22 c) indispensable pour assurer fixation et nutrition de l'animal. Vers la moitié du prosome la paroi du sac se décolle du tégument et se prolonge par un tube de diamètre à peu près constant qui ne tarde pas à s'enrouler sur lui-même d'une façon assez quelconque par rapport à la femelle, dorsalement (fig. 22 c), latéralement (fig. 22 d), dorsolatéralement (fig. 22 e), mais rarement

ventralement. Cette dernière disposition serait peu compatible avec la position de l'animal dont la surface ventrale est toujours en contact avec le substrat.

Nous avons pu suivre l'évolution du sac en récoltant un grand nombre de parasites dont certains états ont pu être sériés.

On trouve quelquefois des *Allantogynus*, fixés sur les tissus de l'hôte, dépourvus de sac ovigère. Mais on ne peut dire s'ils n'ont pas encore fait leur sac ou s'ils l'ont perdu.

Certaines femelles apparaissent enveloppées dans une manière de mucus assez épais et plus ou moins opaque, très différent des amas amœbocytaires de l'Holothurie. D'autres montrent un sac très bien différencié mais court, à peine plus long que le corps de l'animal, isolé de celui-ci dans la partie postérieure, et contenant quelques pelotes fécales (fig. 22 a). Puis des stades de croissance avec sac atteignant deux fois, trois fois, etc... la longueur de l'animal se rencontrent fréquemment (fig. 22 e).

Il n'existe apparemment pas de lien entre la croissance du sac et la présence d'œufs dans celui-ci. Certains sacs récents, contenant peu de pelotes fécales, renferment œufs ou nauplii (fig. 22 d), alors que d'autres très fournis en excréments, relativement longs, donc âgés, en sont totalement dépourvus (fig. 22 c).

Finalement lorsque le sac a atteint 6 à 10 fois la longueur de la femelle gestante, il se détache et tombe dans la cavité générale de l'Holothurie (fig. 23 a).

L'origine du sac pose un problème que nous n'avons pu résoudre. Essayons cependant d'en présenter les données.

Le sac est constitué par une substance inerte sans aucune structure cellulaire; son épaisseur est à peu près constante sauf dans les parties âgées qui s'épaississent; donc le sac ne peut s'accroître en longueur de lui-même. Tout au plus se modèle-t-il légèrement sur les œufs ou les pelotes qu'il contient.

Si le sac s'allonge c'est parce que la femelle le sécrète de façon continue.

Mais d'où provient le produit de sécrétion?

L'hypothèse d'une mue est à rejeter, les stades jeunes du sac sont toujours dépourvus de l'organisation qui marquerait des restes de structure appendiculaire.

Trois hypothèses apparaissent vraisemblables.

— Les glandes « excrétrices » principales dont nous avons signalé l'abondance à la base du tube buccal pourraient émettre un produit qui se solidifierait au contact du liquide cœlomique de l'Holothurie et qui envelopperait l'animal au fur et à mesure de sa sécrétion.

— On peut imaginer un « exsudat » cuticulaire »; en effet le contenu du sac est cloisonné par de fines membranes qui s'accolent aux parois du

sac et qui sont constituées d'une membrane analogue. Ces cloisons sur la fig. 20 e semblent provenir d'une matière homogène qui recouvre la surface de la partie postérieure de l'animal. Toutefois étant donné ce que l'on sait des mues chez les Crustacés, cette hypothèse n'apparaît pas très satisfaisante.

— Enfin on sait que chez les Copépodes libres la partie terminale de l'oviducte sécrète la substance agglutinant les œufs des sacs. Nous avons vu que chez l'*Allantogynus* la structure de la partie terminale de l'oviducte diffère de celle de la partie antérieure. Intervient-elle dans la sécrétion du sac, ou au moins dans celle des cloisons de ce sac?

De ces trois hypothèses la première nous paraît la plus vraisemblable mais en supposant que des glandes sécrétrices fonctionnent simultanément en avant sur le pourtour du tube buccal et en arrière au niveau de l'urosome.

5° Originalité du processus d'incubation

Si certains Crustacés pondent leurs œufs directement dans le milieu extérieur et les y abandonnent [certains Copépodes (les Centropagides par exemple), certains Ostracodes (les Candonides), beaucoup de Branchiopodes, quelques Euphausiacés, les Anaspidacés] il en est un bon nombre dont les œufs ou les formes qui en dérivent sont couvés par la mère.

Un certain nombre de types d'incubation ont été passés en revue par GRAVIER (1931). En gros trois modalités principales doivent être retenues. Ou bien les œufs sont fixés sur l'organisme maternel par un mucus sécrété par la partie terminale de l'oviducte ou une glande cémentaire. Ou bien le développement s'effectue dans une cavité incubatrice formée par évagination du tégument maternel ou par des lamelles se développant au moment de la ponte à la base de certains appendices locomoteurs (Isopodes, Amphipodes). Ou bien les œufs se développeront à l'intérieur de l'organisme maternel (Cirripèdes, Ostracodes, Cladocères, certains Gnathidés).

Chez les Copépodes seuls les deux premiers procédés d'incubation sont connus : l'un est banal, l'autre est réalisé chez les Copépodes ascidicoles suivant deux modalités différentes qui en justifient le biphyllétisme (LANG, 1948) : les pattes de la cinquième paire aplaties en lamelles recouvrent la partie médiane dorsale du corps chez les Notodelphydimorpha, une véritable poche se forme aux dépens du tégument dorsal chez les Ascidicolidimorpha. En aucun cas il n'y a sécrétion d'un sac incubateur véritable, à paroi propre. De même chez les autres groupes de Crustacés, lorsqu'il existe un sac incubateur il est toujours formé par invagination du tégument. Nous n'avons trouvé qu'un seul exemple qui se rapprocherait du mode d'incubation de l'*Allantogynus* : il a été observé

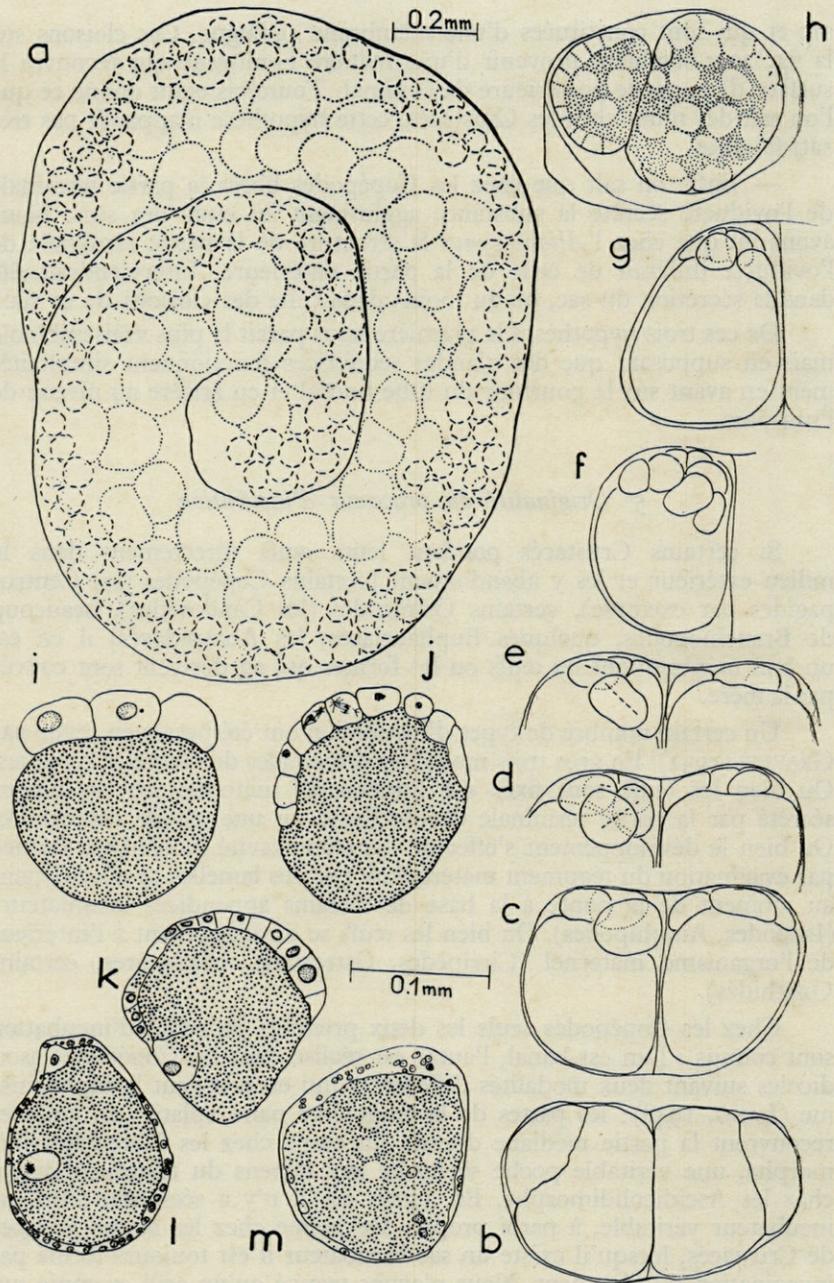


Fig. 23. — *Allantogymus delamarei* n. g. n. sp., femelle, embryons; a, schéma d'un sac ovigère isolé dans la cavité générale de l'Holothurie, en fin d'évolution; b-g, stades de segmentation; h, stade de segmentation d'un œuf anormal formé de deux éléments inégaux; i-n, stades de segmentation et gastrulation.

par LE ROUX-LEGUEUX (1928), chez *Gammarus duebeni* Lilljeborg. Une paire de sacs ovigères temporaires apparaissent au moment de la ponte. Les œufs y parviennent à maturité et y sont fécondés. Une glande muqueuse, située au voisinage immédiat du débouché de l'ovaire dans l'oviducte, sécrète ces sacs. Mais leur existence est de courte durée, quelques heures; et leur forme, leur structure et leur localisation n'ont rien de comparable au sac ovigère de l'*Allantogymus*.

Celui-ci nous apparaît comme très nouveau dans le monde des Crustacés.

h) DÉVELOPPEMENT

L'*Allantogymus* se prête très aisément à une étude du développement embryonnaire. Mais de nombreux documents précis existant à ce propos pour d'autres Copépodes parasites (SCHIMMKEWITCH, 1896; PEDASCHENKO, 1899; Mac CLENDON, 1907-1908; etc...), celle-ci n'a pas été très poussée.

1° De l'œuf au Nauplius.

Les œufs ont une forme asymétrique. Leur profil ressemble à un trapèze rectangle et semble dû à l'appariement des œufs dès le moment de leur ponte. Chaque œuf est asymétrique mais est symétrique de celui auquel il est accolé par rapport au plan d'accolement. Une membrane coquillière propre entoure chaque œuf et la paire est réunie par une membrane commune qui n'apparaît nette que lors de la rétraction de la membrane coquillière (fig. 24 b) et que nous avons cru pouvoir homologuer à la substance cémentaire sécrétée par la partie terminale des oviductes.

Le contenu a un aspect granuleux dû à l'abondance des plaquettes vitellines. La segmentation est totale et inégale (fig. 23) comme cela se produit chez de nombreux Copépodes parasites [*Lernaea* (PEDASCHENKO, 1899), *Caligidae* et *Dichelestidae* (Mac CLENDON, 1907-1908), *Xenocoeloma* (CAULLERY et MESNIL, 1919), *Lernaeopodidae* (WILSON, 1910) etc...]. Celle-ci débute aussi bien au pôle élargi de l'œuf qu'à l'autre (fig. 23 g) et en se poursuivant produit des micromères qui ne tardent pas à recouvrir la masse vitelline endodermique (fig. 23 lm) d'abord en calotte, puis complètement. Les deux œufs d'une même paire évoluent sensiblement à la même vitesse. De sorte que, après la gastrulation, deux nauplii, se font vis à vis (fig. 24 b).

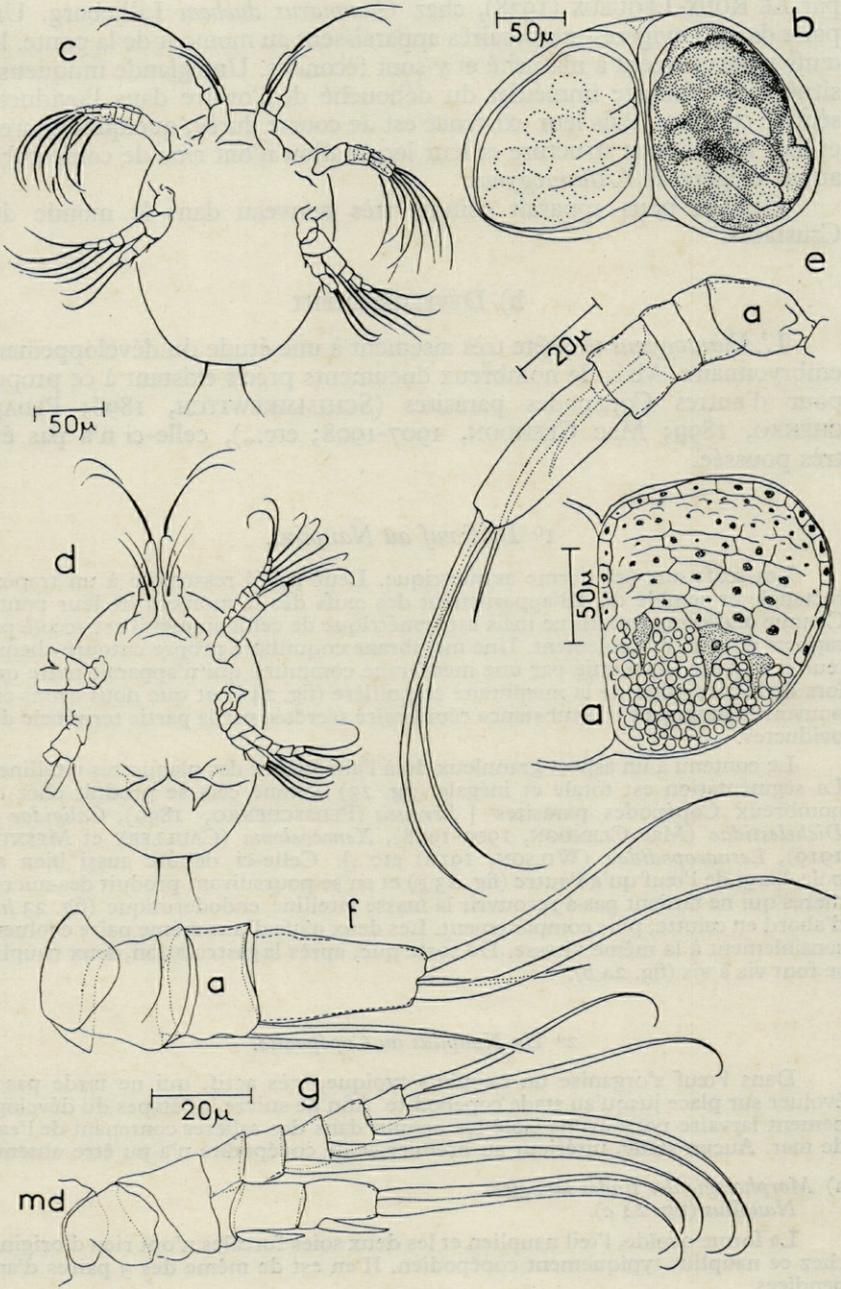
2° Du Nauplius au Copépodite.

Dans l'œuf s'organise un nauplius typique, très actif, qui ne tarde pas à évoluer sur place jusqu'au stade copépodite. Afin de suivre les étapes du développement larvaire nous avons isolé les nauplii dans des salières contenant de l'eau de mer. Aucun stade, ultérieur au premier stade copépodite n'a pu être obtenu.

a) Morphologie des stades larvaires.

Nauplius (fig. 24 c).

La forme ovoïde, l'œil nauplien et les deux soies furcales n'ont rien d'original chez ce nauplius typiquement copépodien. Il en est de même des 3 paires d'appendices.



(Fig. 24)

Les antennes antérieures (fig. 24 *ef*) sont triarticulées; un bourrelet chitineux au niveau de l'insertion sur le corps pourrait cependant être pris pour un article supplémentaire. Distalement deux soies aussi longues que l'antennule elle-même encadrent une troisième moitié moins grande. Les deux articles proximaux sont munis d'une seule soie.

Les antennes postérieures (fig. 25 *a*) ont un protopodite biarticulé avec un repli accessoire à la base; l'endopodite bi-articulé ne montre des soies que sur son dernier article, deux distales longues, une plus courte insérée à mi-longueur. L'exopodite porte 6 soies sur les 5 derniers de ses 8 articles, l'ultime en ayant deux.

Le protopodite à 2 articles de la mandibule (fig. 24 *g*) porte deux rames : l'endopodite, biarticulé, a sur chacun des deux articles une épine sur le bord interne, le dernier ayant en supplément deux soies terminales; l'exopodite, ne possède de soies que sur ses articles moyens, à raison d'une par article, l'article basal en étant dépourvu et le distal en ayant deux.

Aucun labre n'a été aperçu, la bouche n'est pas perforée, non plus que l'anüs.

Métanauplius I (fig. 24 *d*).

Il ne diffère du précédent que par l'acquisition de deux paires d'appendices post-mandibulaires uniarticulés, immobiles, dont les axes longitudinaux sont perpendiculaires.

A l'intérieur des antérieurs se formeront, lors de la mue du métanauplius II en copépodite, les maxilles postérieures, les maxillipèdes dans les postérieurs. Les maxilles 2 métanaupliennes forment deux masses dans le tiers postérieur de la face ventrale, cylindrosphériques, amincies en pointe mésolement. Les maxillipèdes métanaupliens immédiatement postérieurs seraient plutôt côniques mais ayant acquis une forme sigmoïde; d'abord contigus sur la ligne médiane, ils s'en écartent pour y redevenir parallèles ensuite.

Métanauplius II (fig. 25 *g*).

Il se distingue du *Métanauplius I* essentiellement par la présence de deux paires d'appendices postérieurs aux maxillipèdes chacune étant portée par un segment bien individualisé du corps de l'animal (fig. 29 *b* et 25 *h*). Le *Métanauplius II* montre donc trois segments distincts morphologiquement.

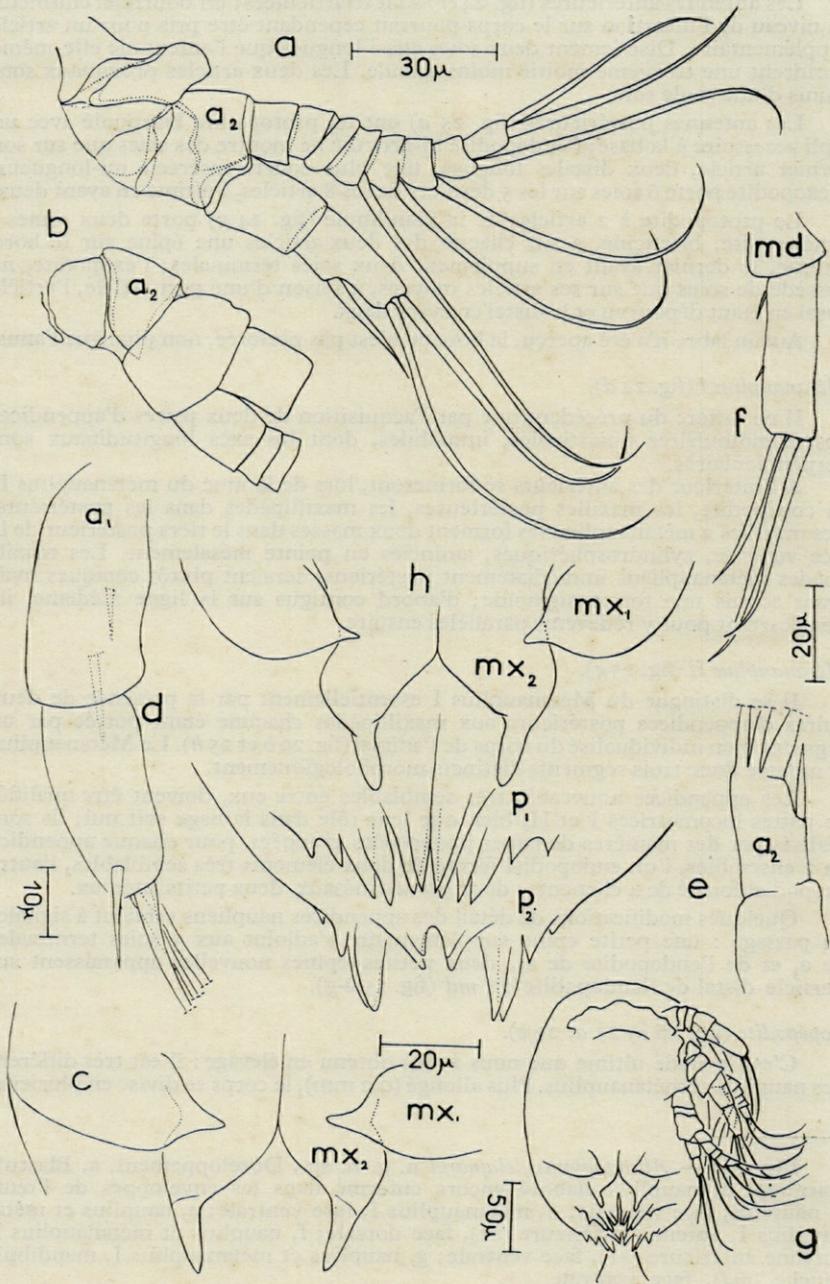
Les appendices nouveaux, très semblables entre eux, doivent être qualifiés de pattes locomotrices I et II, bien que leur rôle dans la nage soit nul; ils sont réalisés par des manières de lames juxtaposées groupées, pour chaque appendice en 2 ensembles, l'un endopodial formé de deux éléments très semblables, l'autre exopodial formé de 4 éléments : deux grands mésaux, deux petits latéraux.

Quelques modifications de détail des appendices naupliens seraient à signaler au passage : une petite épine supplémentaire s'adjoit aux 3 soies terminales de a_1 et de l'endopodite de a_2 , deux petites épines nouvelles apparaissent sur l'article distal de l'endopodite de *md* (fig. 25 *e-g*).

Copépodite (fig. 26 *a*, 27 *a*, 29 *e*).

C'est le stade ultime que nous ayons obtenu en élevage : il est très différent des nauplius et métanauplius. Plus allongé (0,2 mm), le corps se divise en plusieurs

Fig. 24. — *Allantogynus delamarei* n. g. n. sp., Développement. a, Blastula (carmin); b, nauplius élaboré encore enfermé dans les enveloppes de l'œuf; c, nauplius, face ventrale; d, métanauplius I, face ventrale; e, nauplius et métanauplius I, antenne antérieure (*ar*), face dorsale; f, nauplius et métanauplius I, antenne antérieure (*ar*), face ventrale; g, nauplius et métanauplius I, mandibule gauche (*md*), face ventrale.



(Fig. 25)

parties bien distinctes. En avant une carapace ovoïde, s'élargissant ensuite, groupe les segments céphaliques et le premier segment pédigère. C'est donc un céphalothorax dans la nomenclature de GOODING (1957). Puis un court segment réalisant un métasome, sert d'insertion à la deuxième paire de pattes. Suivent 3 segments formant un ensemble unique : l'urosome, relié au métasome par une articulation majeure. Le premier segment de l'urosome porte de chaque côté un court appendice, l'intermédiaire est nu, sur le postérieur sont fixées les branches furcales. Le segment moyen mesure environ la moitié de la longueur de ceux qui l'encadrent, eux-mêmes subégaux.

Les pièces furcales (fig. 28) cylindriques, longues comme la moitié du segment qui leur sert de base, portent 6 soies chacune : 4 longues robustes, deux plus fines longues et une courte mais solide et à double étirement.

Aucun orifice génital n'est visible, anus et bouche ne sont pas perforés. L'œil nauplien est tout à fait bien structuré.

Les antennes antérieures (fig. 26 c), triarticulées, sont moins hérissées de soies que celles de l'adulte; en effet, on en compte deux sur le premier article, une sur le deuxième, 7 sur le dernier. De plus, le deuxième donne insertion à deux aesthetases, l'un long comme l'antenne elle-même, l'autre très court.

Les antennes postérieures (fig. 26 d) comprennent 6 articles dont le diamètre va en se rétrécissant de la base vers l'apex, l'antépénultième étant seul orné d'une soie. A l'emplacement de la bouche une légère dépression articulaire est bordée latéralement par deux replis, postérieurement contigus sur la ligne médiane. Les maxilles antérieures restent très difficiles d'observation, elles semblent constituées par deux lobes sétigères : l'un plus court et plus antérieur avec une seule soie peut être qualifié d'endopodite, l'autre, plus long, terminé par 3 soies, sera donc un exopodite.

Comme chez l'adulte, les maxilles postérieures (fig. 26 f) n'ont que deux articles, l'un basal très robuste, l'autre terminal en crochet. Ce dernier cependant se singularise par un recourbement à angle droit dans le tiers distal.

De même que les antennes postérieures auxquelles ils ressemblent fort, les maxillipèdes (fig. 26 gh) ont 6 articles, et l'antépénultième article est armé d'une épine sur le bord interne; toutefois c'est ici le deuxième article à partir de la base qui est le plus allongé, alors que le troisième tient cette place pour l'antenne postérieure. Entre les maxillipèdes une gibbosité ventrale proémine assez fortement.

Les deux éléments de la première paire de pattes locomotrices (fig. 27 b) sont réunies par une pièce transversale qui fait bien mériter à l'animal le nom de Copépode.

Le protopodite, deux fois plus large que long, biarticulé, porte deux rames d'une seule venue, subégales, l'une endopodite avec 5 soies plumeuses, l'autre exopodite avec 3 soies plumeuses et 3 épines de taille décroissant vers l'extérieur.

Une petite et deux très petites épines se logent dans une échancrure du bord externe de celui-ci. Une petite éminence à contour subcirculaire est cantonnée entre les pattes, sur la ligne médiane en dessous de la pièce transversale.

Fig. 25. — *Allantogynus delamarei* n. g. n. sp. Développement, a, nauplius et métanauplius I, antenne postérieure (a2), face ventrale; b, nauplius et métanauplius I, face dorsale; c, métanauplius I, maxilles postérieure (mx2) et maxillipèdes (mxp); d, métanauplius II, antenne antérieure (a1); e, métanauplius II, antenne postérieure (a2), endopodite; f, métanauplius II, mandibule, endopodite; g, métanauplius II, face ventrale; h, métanauplius II, détail de la partie postérieure, en vue ventrale.

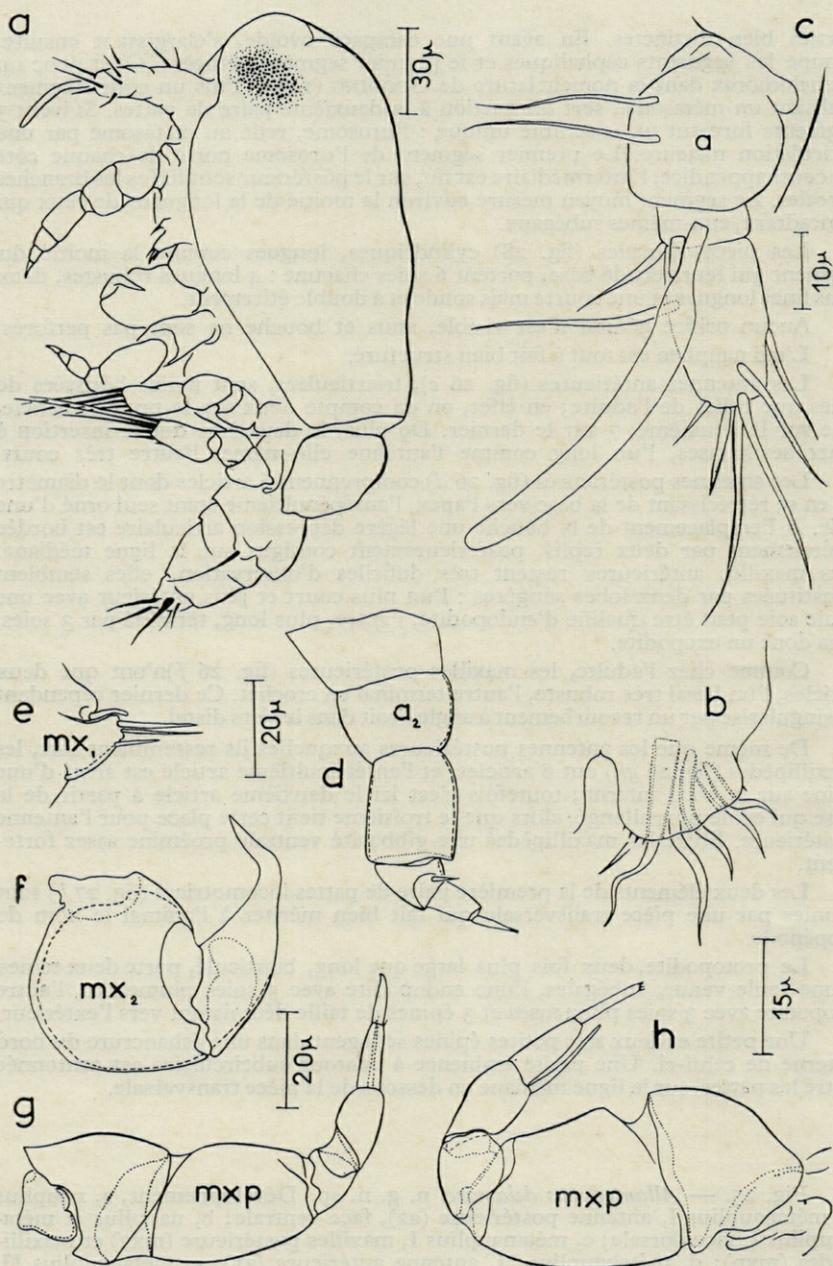


Fig. 26. — *Allantogynus delamarei* n. g. n. sp. Développement; Copépodite. a, Copépodite vu de profil; b, furca avec soies retractées avant la mue; c, antenne antérieure (a^1), face latérale; d, antenne postérieure (a_2) face dorsale; e, maxille antérieure (mx^1), droite face dorsale; f, maxille postérieure (mx_2), droite face dorsale; g, maxillipède (mxp), gauche face latérale; h, maxillipède (mxp) droit face ventrale.

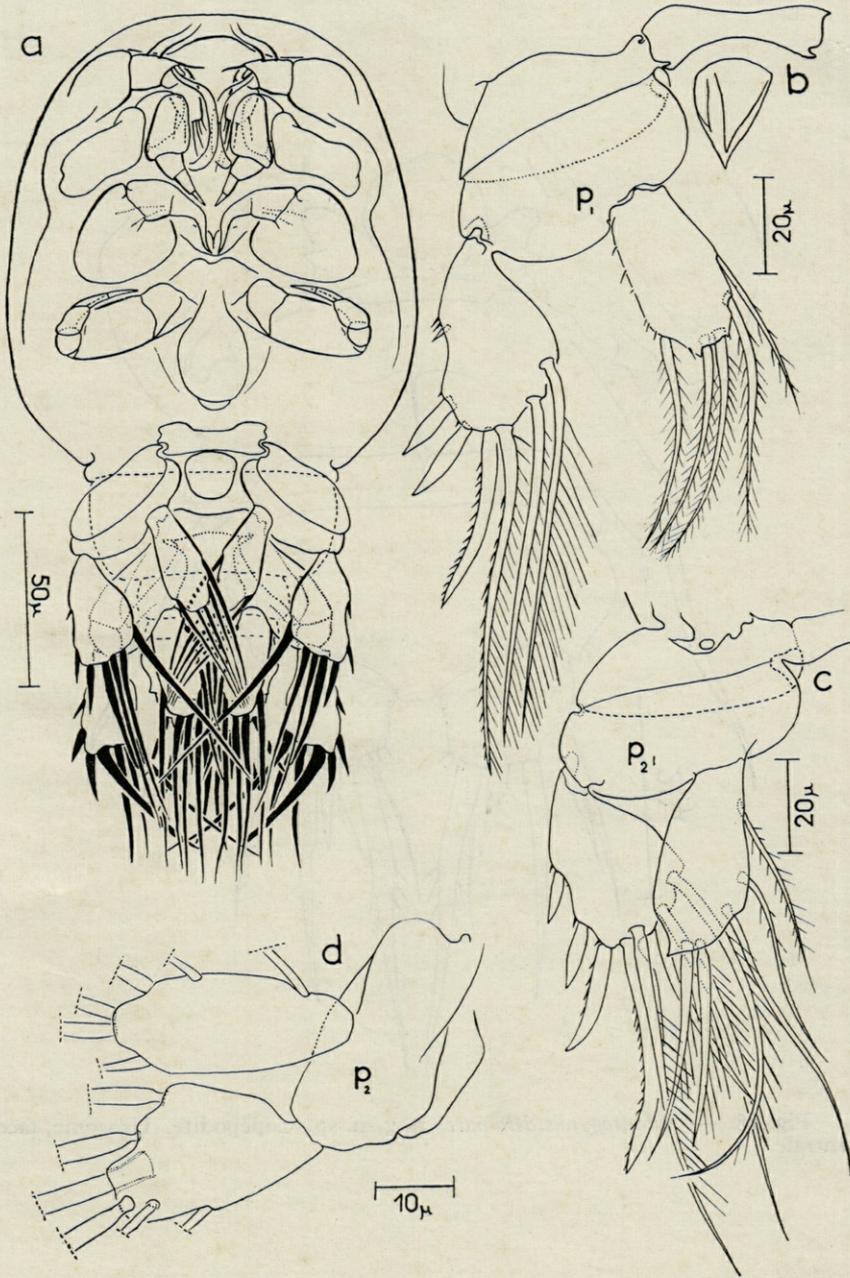


Fig. 27. — *Allantogynus delamarei* n. g. n. sp. Développement; Copépodite. a, Copépodite face ventrale; b, première patte (P₁), face dorsale; c, deuxième patte (P₂), face ventrale; d, deuxième patte (P₂), peu avant la mue.

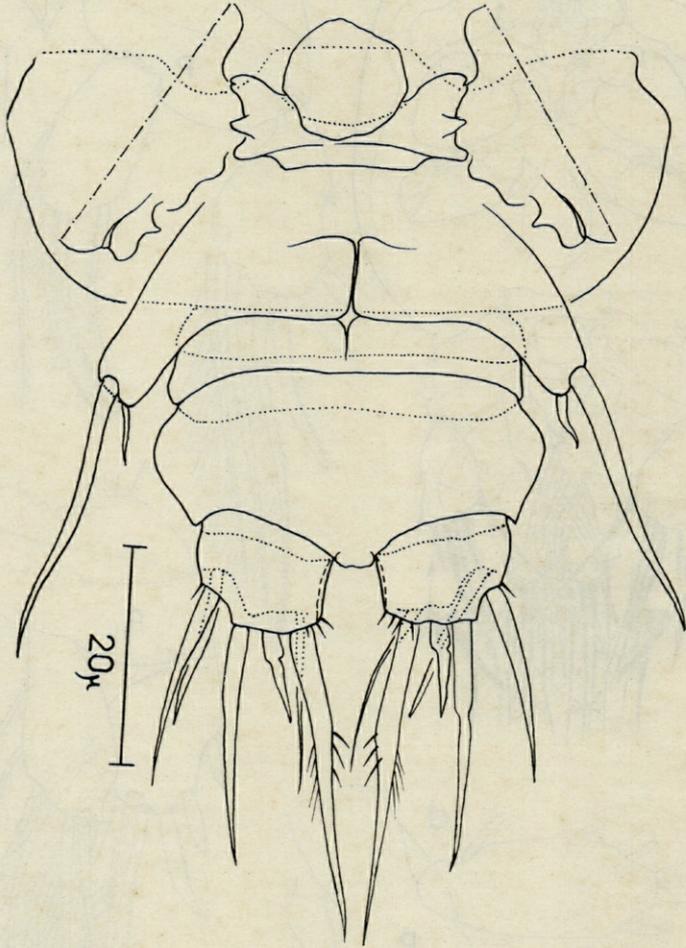


Fig. 28. — *Allantogynus delamarei* n. g. n. sp. Copépodite. Urosome, face ventrale.

La deuxième paire de pattes (fig. 27 c) ne diffère de la précédente que par la présence de 6 soies au lieu de 5 sur l'endopodite et d'une épine plus robuste dans l'échancrure du bord externe de l'exopodite.

La dernière patte présente est réduite à un moignon non articulé terminé par deux soies ; l'une très longue, l'autre très courte.

En définitive les deux premières paires d'appendices thoraciques, par leur morphologie adaptent parfaitement l'animal à la nage. Il suffit d'observer le comportement pour s'en convaincre.

Comparaison avec l'adulte et interprétation.

Les appendices céphaliques ne sont pas très différents chez les deux formes comparées. Ils ont le même plan d'organisation et la même morphologie fonctionnelle. Signalons seulement un nombre d'articles et de soies plus restreint pour les antennes antérieures du copépodite, et au contraire un nombre d'articles plus élevé pour les antennes postérieures et les maxillipèdes. Ceci se comprend aisément si l'on suppose un perfectionnement des aptitudes sensorielles (a1) et une spécialisation dans la fixation (mx2, mxp) son efficacité allant de pair avec une diminution du nombre d'articles.

C'est l'insertion des pattes plus que leur morphologie qui permettra de les homologuer : la première paire est équivalente de p1 de l'adulte puisque fixée comme elle sur le céphalothorax ; la deuxième paire, dépendant du métasome, correspond aux p2 de la femelle. Cette interprétation est confirmée par le fait que, chez la larve comme chez l'adulte, ces appendices sont les seuls biramés (exception faite de mx 1).

Quant à la dernière paire de pattes, fixée sur le premier segment de l'urosome, elle justifie l'homologation du crochet situé à la base de l'urosome de l'adulte.

Le Copépodite pour devenir adulte augmentera de taille, produira deux paires de pattes supplémentaires, fusionnera les segments pédigères à apparaître en un seul, le métasome, et réalisera deux segments avec tous les métamères urosomiens.

b) Anatomie des Stades larvaires et biologie.

D'une manière générale l'anatomie larvaire varie peu lorsqu'on s'adresse à des formes voisines. Cependant des points de détail peuvent souvent être typiques d'un mode de vie bien particulier de la larve ou de l'adulte.

1° *Fonction de relation.* — La musculature des stades nauplius et métanauplius est réduite aux seuls muscles moteurs des appendices naupliens, à raison de deux groupes antagonistes par appendice, chaque groupe étant généralement subdivisé en deux paquets contigus. Ces muscles disparaissent chez le Copépodite en même temps que se constituent deux longues bandes musculaires dorsales ainsi que les muscles

des appendices natatoires et de l'urosome. Alors que les nauplii utilisent les pièces céphaliques se déplaçaient par bonds brefs et rapprochés le copépodite procède par bonds lui aussi, mais par bonds très amples et souvent suivis d'un repos assez long. Chaque bond est commandé par plusieurs mouvements rapides des pattes. Au repos celles-ci sont dans des plans approximativement perpendiculaires à l'axe du corps, le déplacement est provoqué par une rotation brutale d'environ 90° , autour d'une charnière perpendiculaire au plan de symétrie du corps. Les deux paires de pattes ont des mouvements coordonnés, le comportement général est celui d'un copépode nageur planctonique.

— Le système nerveux des formes larvaires des Crustacés a donné lieu à plusieurs publications en particulier celles de PEDASCHENCKO.

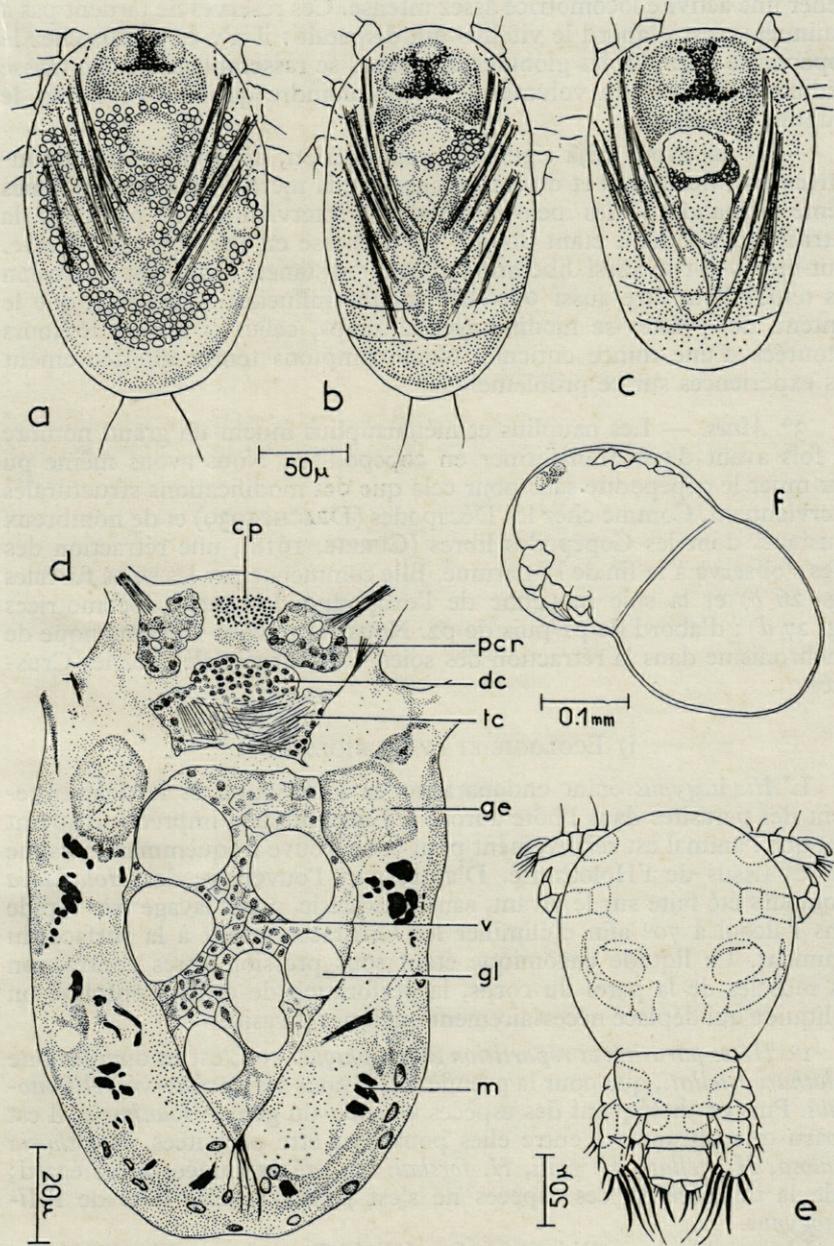
Les nauplii et métanauplii montrent un système cérébral absolument typique avec proto, deuto et tritocérébron. La seule particularité de l'évolution de cet appareil avec le temps est une individualisation de plus en plus marquée des ganglions constitutifs. Ceci est particulièrement net pour le Copépodite chez lequel s'ajoute, en plus, une masse nerveuse sous- α sophagienne, innervant les appendices buccaux et locomoteurs, reliée au tritocérébron par deux connectifs péri α sophagiens. Cette masse cellulaire à la périphérie l'est aussi suivant la ligne médiane témoignant sans doute d'une origine paire.

L'appareil oculaire parfaitement constitué et ce système nerveux assez complexe permettent à ces larves de réagir vis à vis de l'excitant lumineux. Ainsi le phototropisme positif est poussé à un tel point que les nauplii par exemple, lorsqu'ils sont en présence d'un faisceau lumineux intense, non seulement s'orientent, mais se dirigent activement en ligne droite vers la source, en tournant cependant autour d'eux-mêmes.

2° *Fonctions de Nutrition.* — L'absence de tube digestif différencié et fonctionnel chez les stades larvaires connus de l'*Allantogynus* n'a rien d'exceptionnel chez les Copépodes parasites.

C'est l'abondance des réserves de l'œuf, dont la majorité n'est utilisée qu'au cours du développement larvaire, qui permet une telle absence. Les plaquettes vitellines rassemblées en une masse volumineuse au milieu du corps du nauplius d'une part, de gros globules lipidiques provenant de la fusion des petites gouttelettes osmiophiles du cytoplasme ovocytaire d'autre part, permettent à la larve, non seulement de synthétiser le protoplasme de ses appendices et organes en formation, mais encore de

Fig. 29. — *Allantogynus delamarei* n. g. n. sp. Développement, a, nauplius; Bouin-Carmin; b, métanauplius II; Bouin, Carmin; c, métanauplius II, prêt à muer en Copépodite; Bouin, Carmin; d, métanauplius II, coupe frontale; Bouin-Prenant; cp, cupule pigmentaire de l'œil; dc, deutocérébron; ge, glande excrétrice antennaire; gl, glande lipidique; m, muscles; p c r, protocérébron; tc, tritocérébron, v, reste de vitellus; e, Copépodite, vu dorsalement; f, nauplius anormal provenant d'un œuf du type fig. 14 h.



(Fig. 29)

mener une activité locomotrice assez intense. Ces réserves ne tardent pas à diminuer ; c'est d'abord le vitellus qui disparaît : il n'y en a plus chez le Copépodite chez qui les globules lipidiques se rassemblent en une masse médiodorsale avec un volume sûrement moindre qu'il ne l'est chez le nauplius (fig. 29 *abc*).

— Nous avons déjà signalé la cohabitation, apparemment sans inconvénient, des larves et des excréments de la mère. Nous nous sommes même demandé si les pelotes fécales n'interviendraient pas dans la nutrition des jeunes, étant donné leur richesse en matières de réserve. Peut-être y-a-t-il aussi libération d'une substance favorisant l'éclosion des œufs ? Peut être aussi ont-elles aucune influence : car, bien que le contenu des pelotes se modifie avec le temps, celles-ci restent toujours entourées d'une mince cuticule. Nous comptons tenter ultérieurement des expériences sur ce problème.

3° *Mues*. — Les nauplius et métanauplius muent un grand nombre de fois avant de se transformer en copépodites. Nous avons même pu voir muer le copépodite sans pour cela que des modifications structurales interviennent. Comme chez les Décapodes (DRACH, 1939) et de nombreux Crustacés dont les Copépodes libres (CURRIE, 1918), une rétraction des soies s'observe à la fin de l'intermue. Elle commence par les soies furcales (fig. 26 *b*) et la soie moyenne de l'exopodite des pattes locomotrices (fig. 27 *d*) : d'abord de p1 puis de p2. Nous retrouvons ici ce manque de synchronisme dans la rétraction des soies, souvent signalé chez les Crustacés.

i) ECOLOGIE ET CYCLE BIOLOGIQUE

L'*Allantogynus* étant endoparasite, la localisation et le dénombrement des parasites dans l'hôte auront été quelque peu imprécis, d'autant plus que l'animal est relativement petit et se trouve fréquemment masqué par les tissus de l'Holothurie. D'autre part l'ouverture des *Holothuria* a toujours été faite sur le vivant, sans anesthésie, après lavage très rapide dans l'alcool à 70° afin d'éliminer les Crustacés vivant à la surface du tégument. Le liquide cœlomique étant sous pression après contraction des muscles de la paroi du corps, la perforation de celle-ci entraîne un jet liquide qui déplace nécessairement quelques parasites

1° *Hôtes parasités et répartition géographique*. — C'est en ouvrant une *Holothuria stellati*, que pour la première fois nous avons observé l'*Allantogynus*. Puis en disséquant des espèces voisines du genre *Holothuria*, il est apparu que plusieurs d'entre elles pouvaient être parasitées. *Holothuria tubulosa*, *H. stellati*, *H. polii*, *H. forskali* ont été examinées à cet égard ; seule la dernière de ces espèces ne s'est jamais révélée hôte de l'*Allantogynus*.

L'ensemble des prélèvements fut réalisé à Banyuls-sur-Mer (Pyrénées Orientales). Toutefois, durant deux courts séjours à Villefranche-sur-

Mer (Alpes-Maritimes), en avril et septembre 1956, nous avons noté la présence de l'*Allantogynus* dans *Holothuria tubulosa*, et *Holothuria stellati*. M. J.-H. STOCK l'a signalé (in litteris) chez une espèce d'*Holothuria* en provenance de Split et Dubrovnik (Dutch Balcans Expédition, 1954).

LISTE DES HÔTES
ET DE LEUR TAUX DE PARASITISME A BANYULS

<i>HOLOTHURIA TUBULOSA</i>	{	32 exemplaires examinés. 21 — parasités, soit 65 % de <i>H. tubulosa</i> parasitées. 87 femelles d' <i>Allantogynus</i> , avec ou sans sac (F.) récoltées, soit une moyenne de 3,9 F par Holothurie.
<i>HOLOTHURIA STELLATI</i>	{	85 exemplaires examinés. 61 — parasités, soit 71 % des <i>H. stellati</i> parasitées 143 femelles d' <i>Allantogynus</i> , avec ou sans sac, récoltées, soit une moyenne de 2,3 par Holothurie. F.
<i>HOLOTHURIA POLII</i>	{	12 exemplaires examinés. 1 — parasité, avec 1 seule femelle d' <i>Allantogynus</i> .

H. polii n'apparaît donc parasitée qu'exceptionnellement. Les deux autres le sont au contraire avec des taux élevés et ne présentant pas de différence significative.

Les deux tableaux ci-contre regroupent l'ensemble des localisations notées avec le plus de précision possible au cours de prélèvements successifs.

Du premier coup d'œil il ressort que les « milieux » internes de l'Holothurie habités par l'*Allantogynus* sont variés. D'autre part, il n'existe aucune différence remarquable entre les répartitions de l'*Allantogynus* chez *Holothuria tubulosa* et *H. stellati* (cf. ci-contre). Enfin pour une même espèce d'Holothurie, le taux de parasitisme et la localisation ne dépendent ni du sexe de l'hôte ni de sa maturité génitale.

Si de nombreux organes de l'hôte peuvent héberger des parasites, ceux-ci ne sont pas du tout répartis au hasard dans une Holothurie. Certaines régions de l'hôte apparaissent « privilégiées », en ce sens que, statistiquement, on a beaucoup plus de chances d'y rencontrer l'*Allantogynus* que dans toute autre région. Ainsi la région antérieure de l'hôte, au voisinage du pharynx (Pharynx, Œsophage, Estomac, Gonades, Vésicules

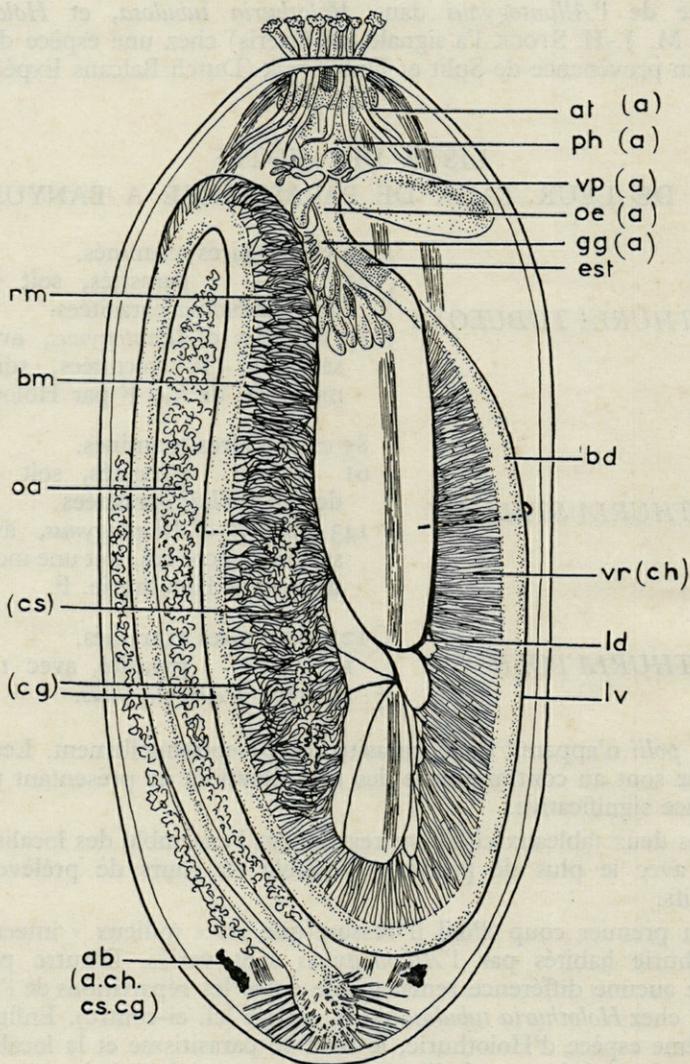


Fig. 30. — Schéma de l'organisation de *Holothuria stellati*; (a) présence de *Allantogynus delamarei* n. g. n. sp. (cg) présence de *Cystobia grassei* n. sp.; (ch) présence de *Cystobia holothuriae* (Schneider). (cs) présence de *Cystobia schneideri* (Mingazzini); at, ampoule tentaculaire; bd, branche descendante du petit intestin; bm, branche ascendante du petit intestin; est, estomac; gg, gonade; ld, lacune dorsale; lv, lacune ventrale; oa, organes arborescents; ph, pharynx; rm, rete mirabile; vp, vésicule de Poli; vr, vaisseaux radiaires.

TABLEAU I. — LOCALISATION DE *ALLANTOGYNUS DELAMAREI* CHEZ *HOLOTHURIA TUBULOSA*

Sexe de l'hôte	Nombre de <i>A. delamarei</i> ♀ par hôte	Pharynx, Oesophage, estomac			Gonade	Lacune génitale	Ampoules tentaculaires	Vésicules de Poli	Surface de l'intestin	Appareil hémal	Amas bruns	Liquide cœlomique
		Surface	Paroi	Lumière								
?	41 F 6 F 4 F 4 F 3 F 3 F 2 F 1 F O	6 +, 2 3 +, 5—			3 + 1 +, 1			3 +, 1	1 + 1 +	2 +	12 +, 9 1+ 16—	
4 ♂	5 F 4 F 3 F 1 F 1 F 1 F O	4— 2 + 3 +, 1— 1 +	1 1— 1 + 1			2 +						
2 ♀	5 F 1 F 1 F 1 F 1 F O	5 + 1	2—		1 +		1—	1		5—	4— 1 +, 5—	
5												
TOTAUX PARTIELS												
9+ 4 non parasités ♂	63 F	11 +, 2 6—			7 +, 1—		7 +, 1—	3 +, 2	2 +	2 +	16 +, 9 23—	
7+ 2 non parasités ♀	15 F	6 + 4 1—	1 + 2— 1—			2 +	1—					
5+ 5 non parasités	9 F	5 +, 1—	2—		1 +			1		5—	1 +, 9— — —	
TOTAL GÉNÉRAL												
21 i + 11 non parasités	87 F	22 + 7 , 7—	1 +, 2 , 3—		8 +, 1	2 +	7 +, 1 , 1—	3 + 3	2 +	2 + 5—	17 +, 9 , 32—	
	87 F % F	29 F 33,3	3 F 3,4		9 F 10,3	2 F 2,3	8 F 9,2	6 F 6,9	2 F 2,3	2 F 2,3	26 F 29,8	

Légende : F *Allantogynus* ♀ avec ou sans sac
 | *Allantogynus* ♀ sans sac
 — sac ovigère isolé
 + *Allantogynus* ♀ avec son sac.

de Poli, Ampoules tentaculaires) contenait chez *Holothuria stellati* : 106 soit 80 %, chez *Holothuria tubulosa* : 51, soit 83 % des ♀ récoltées en

132

61

place. Enfin dans cette même région il existe une hiérarchie des substrats : c'est la surface de la région antérieure du tube digestif, préintestinale, qui vient en tête; la surface des tubes gonadiques vient ensuite. Remarquons encore le parallélisme de cette répartition chez *Holothuria tubulosa* et *H. stellati*.

Les amas bruns ne sont qu'exceptionnellement le refuge de ♀ vivantes (8 sur l'ensemble des prélèvements); par contre ils agglomèrent des sacs ovigères isolés en quantité souvent considérable (nous avons pu en compter plus de 500 dans les amas bruns d'une seule *Holothurie*). La plupart de ces sacs sont vidés de leurs œufs; de transparents ils sont devenus brun foncé et opaques; leur paroi s'est considérablement gonflée et, en leur intérieur, se conservent presque toujours des pelotes fécales.

2° Facteurs déterminant la répartition dans l'hôte et cycle biologique. —

Le premier problème qui se posa lors de l'élucidation du cycle biologique fut de savoir à quel stade et comment se produisait la pénétration dans l'hôte.

Il a été résolu par observation de la répartition des adultes et par l'expérimentation.

L'abondance de femelles d'*Allantogynus* dans la région antérieure du corps de l'animal, en particulier tout contre la partie préintestinale du tube digestif retint d'abord notre attention. En disséquant cette partie du tractus digestif nous avons récolté des femelles adultes, mais sans sac ovigère, dans la lumière œsophagienne, fixées à la paroi (2 chez *H. stellati*).*

D'autres en plus grande abondance étaient prisonnières entre l'épithélium cœlomique et la paroi propre du pharynx, « enkystées » en quelque sorte dans un coagulum d'amœbocytes. Il s'agissait soit de femelles avec leur sac, soit de sacs isolés, soit de femelles isolées (1 +, 21, 3 — chez *Holothuria tubulosa*; 6 +, 4 — chez *Holothuria stellati*) (1). Enfin la surface interne du pharynx recélait la majorité des individus recueillis; dans une *Holothuria stellati* 18 ♀ dont 11 avec leur sac ovigère s'y trouvaient fixées côte à côte.¹

En toute vraisemblance, la pénétration s'effectue par effraction à travers la paroi pharyngienne ou œsophagienne. Mais pourquoi s'effectue-t-elle là et non pas à une autre niveau du tube digestif, en particulier dans la région intestinale dont la paroi est bien plus mince. Nous avons tenté une expérience pour élucider ce fait.

(1) Une autre espèce de Copépode, mais Pœcilostome vit également à cet endroit.

10 femelles d'*Allantogymus* capturées depuis moins de dix minutes sont réparties dans deux salières (à raison de 5 pour chaque salière). L'une des salières contient de l'eau de mer, l'autre du suc intestinal d'Holothurie fraîchement prélevé dans la région médiointestinale d'un animal à jeûn. L'expérience est menée à la température du laboratoire. En moins de 3 secondes les mouvements désordonnés des femelles de la salière avec sucs digestifs, ralentissent et s'arrêtent brutalement. Au bout de 10 minutes les corps complètement immobilisés deviennent opaques, fait qui signale leur mort. Pendant ce temps les femelles, baignées dans l'eau de mer, continuaient calmement leurs mouvements (Nous avons pu les faire vivre quatorze jours de plus, uniquement en renouvelant l'eau toutes les 24 heures).

Cette action paralysante et toxique (1) des sucs digestifs de l'Holothurie sur l'*Allantogymus* suffit pour empêcher ce dernier de pénétrer dans la lumière du tube digestif au-delà de la limite postérieure de l'estomac. Par contre le pharynx, l'œsophage, l'estomac, chez lesquels l'épithélium interne est recouvert d'une mince cuticule, et dont les sécrétions d'enzymes sont négligeables, constituent un milieu habitable temporairement pour la femelle adulte. Mais cela n'est sans doute pas idéal puisque la femelle pénètre ensuite dans le cœlome de l'Holothurie. Elle peut s'arrêter au cours de sa pénétration dans la paroi du tube digestif antérieur ou bien, une fois à l'intérieur de la cavité générale, rester à proximité de son point de pénétration : la face cœlomique de la région pharyngienne. Mais elle peut aussi gagner la surface des gonades, de l'appareil hémal, de l'intestin même. Parfois elle mène plus avant son action perforante et se réfugie dans un tube gonadique (1—) (2), dans le canal génital (2 —), la lacune génitale (2 +, 4—), une vésicule de Poli (4—), (3) ou encore une ampoule tentaculaire (9 +, 2 —, 2 —). En définitive, la pénétration est facultativement suivie d'une migration dans l'hôte. Les gonades, statistiquement, apparaissent comme le point d'aboutissement le plus fréquent de telles migrations; cela peut être dû à la proximité des gonades et du pharynx, mais aussi à la richesse en matières de réserve des produits génitaux qui fournissent un aliment de choix aux femelles en gestation. Au bout d'un certain temps de fixation, quelque soit l'endroit, surviennent la sécrétion du sac ovigère et la ponte. Le sac ovigère ayant atteint un certain volume est abandonné par la femelle; il peut rester en place si les tissus environnants l'y maintiennent (paroi du pharynx, par exemple) ou tomber dans la cavité générale et être agglutiné par les amas bruns. Dans ce cas les œufs peuvent se développer jusqu'au stade copépodite; mais très souvent ils n'y arrivent pas. Nous avons fréquemment disséqué

(1) cf. tableaux.

(2) Elle est aussi valable pour le Copépode Pœcilostome précédemment signalé.

(3) Chiffres comptés pour *H. tubulosa* et *H. stellati* simultanément.

des sacs ovigères contenus dans les amas bruns pour y trouver des nauplii ou des copépodites brunâtres, ratatinés, visiblement arrachés à la vie depuis longtemps. Étaient-ils morts d'épuisement, étaient-ils morts asphyxiés dans ce milieu extrêmement confiné, ou avaient-ils été intoxiqué par les produits libérés par les substances agglutinées avec eux?

— La sortie des larves n'a pu être étudiée avec autant de précision que la pénétration. Elle est certainement obligatoire : sur les 83 Holothuries parasitées nous n'avons jamais rencontré de stade intermédiaire entre le premier copépodite et la femelle adulte ovigère ou non. Comment s'effectue-t-elle? Divers auteurs ont décrit dans la paroi cloacale des orifices faisant communiquer cavité générale et milieu extérieur, mais cette disposition n'est connue que chez des formes exotiques (BECHER, 1912; KAWAMOTO, 1927); on sait d'autre part que certaines Holothuries s'éviscèrent régulièrement. Nous avons même observé dans les amas bruns de quelques Holothuries des grains de sable agglomérés par les amœbocytes, qui venaient sûrement du milieu extérieur; les nauplii ou les copépodites ne pourraient-ils sortir par le chemin inverse de celui qu'avaient suivi ces grains? Ainsi pour peu que la communication du cœlome de l'Holothurie avec l'extérieur ait lieu au bon moment, les larves sont libérées; sinon, elles meurent.

— Après la libération, la vie des larves dans le milieu marin nous est totalement inconnue. Leur phototropisme doit les orienter d'abord vers une vie planctonique de surface mais néritique; on peut supposer ensuite une vie benthique libre ou parasite, avant la fécondation. Puis a lieu la recherche de l'hôte définitif et enfin la pénétration. Remarquons que celle-ci s'effectue toujours par le pôle oral; on pourrait songer à un chimiotropisme faisant fuir le pôle anal et attirant au contraire vers la région buccale; nous penchons plutôt, étant donnée l'incapacité de nage et la gaucherie des mouvements de l'*Allantogynus* à une ingestion de la femelle fécondée avec le sable ou la vase qui sert d'aliment à l'Holothurie. Une fois dans l'œsophage, prise entre la poussée des aliments et la toxicité des sucs digestifs la femelle n'a qu'une solution : pénétrer dans l'Holothurie; ce qu'elle fait ! (1)

j) 'AFFINITÉS

La morphologie externe, les stades larvaires de l'*Allantogynus*, type de la nouvelle famille des *Allantogynidae*, n'ont rien de très singulier et permettent d'intégrer aisément ce dernier au grand groupe des Siphonostomes. Il suffit pour cela de comparer morphologie et musculature de l'appareil buccal de l'*Allantogynus* avec celles de l'appareil décrit par

(1) Remarquons que le Copépode Poecilostome qui vit dans l'œsophage d'une façon permanente doit son maintien à ce niveau à un stéréotropisme très particulier, qui le rive solidement par les pièces céphaliques à la paroi.

GIESBRECHT (1899) chez *Rhynchomyzon* par exemple. Dans ce groupe même, ce sont les *Cancerillidae* Sars qui offrent le plus de ressemblance avec l'*Allantogynus*. Celles-ci portent surtout sur les appendices : antennes antérieures plurisegmentées, banales par leur forme; antennes postérieures qui, dans les deux familles, constituent de robustes organes de préhension (toutefois le crochet terminal est beaucoup plus développé chez les *Cancerillidae*); maxilles postérieurs réalisant des structures extrêmement voisines, sinon identiques, dans les deux familles, par leur forme et leur fonctionnement. Très comparables aussi sont les maxillipèdes dont la morphologie, comme pour les appendices précédents, semble toujours axée vers un rôle préhenseur.

L'adaptation à la préhension d'au moins 3 paires d'appendices se réalise dans ces deux familles avec une telle similitude qu'il est logique de penser qu'il ne s'agit pas là d'un simple phénomène de convergence mais d'une parenté.

Ceci est appuyé par le fait que dans un cas comme dans l'autre, c'est la femelle qui montre la parasitisme le plus spécialisé : chez *Cancerilla* le ♂ vit dans les Algues et diffère notablement de la ♀ c'est le « *Caligidium vagabundum* » de CLAUS; chez *Allantogynus* le ♂ n'est pas connu; toutefois il n'est sûrement pas parasite d'Holothurie (est-il libre comme chez les *Cancerillidae*, ou bien parasite-t-il un autre animal marin?). Toutefois, si les deux familles paraissent dériver d'ancêtres communs déjà adaptées à la fixation ou ayant des potentialités pour réaliser de telles adaptations de façon analogue, il est certain qu'elles divergent et ceci pour plusieurs raisons. Morphologiquement, si les appendices céphaliques montrent beaucoup d'aspects semblables, il n'en est point de même des appendices locomoteurs constitués en solides pelles munies de robustes épines chez l'*Allantogynus*, alors que chez les *Cancerillidae* ils sont soit natatoires soit considérablement dégénérés.

La segmentation est encore bien conservée chez les *Cancerillidae*, elle s'altère considérablement chez l'*Allantogynus* par fusion des métamères entre eux.

L'aplatissement, sans doute en relation avec l'ectoparasitisme, chez les *Cancerillidae*, se manifeste dès les plus jeunes stades copépodites (CHANGEUX, 1957); au contraire, l'*Allantogynus* est d'allure cylindrique au stade copépodite et plus encore au stade adulte, endoparasite. Les *Cancerillidae* apparaissent donc, surtout en ce qui concerne les genres *Cancerilla* et *Cancerillopsis*, très spécialisés vers l'ectoparasitisme.

Le siphon buccal des *Cancerillidae* (proéminent vers l'avant comme il l'est d'ailleurs chez les *Allantogynidae*) est constitué par deux lèvres libres entre elles; les mandibules s'insinuent latéralement dans l'atrium buccal ainsi limité. Chez les *Allantogynidae*, le siphon buccal forme un tube, parfaitement clos sur les côtés, ouvert seulement à l'apex, que morphologiquement on peut faire dériver du précédent par simple sou-

dure. Les mandibules ne pouvant plus jouer leur rôle sont rejetées à l'extérieur et leur reste sous forme d'épine correspond bien par son emplacement à la base des dites mandibules. A cet égard les *Allantogynidae* sont sûrement plus évolués que les *Cancerillidae*.

Le procédé d'incubation apparait brutalement dans un groupe morphologiquement très homogène. Mais cela ne doit pas nous étonner; en se plaçant à une autre échelle un tel phénomène est déjà connu. Les *Thermosbaenacae* qui s'intègrent en tant que Malacostracés primitifs entre Syncarides et Pécararides véritables, possèdent une poche incubatrice céphalique dorsale sans aucune analogie avec les dispositifs connus dans les groupes voisins (BAKER in litt.). Cette invention n'a pu être conservée chez les *Allantogynidae* que grâce à l'endoparasitisme : la fragilité du sac incubateur, qui a d'ailleurs longtemps retardé nos observations, est incompatible avec la vie dans le milieu extérieur, trop changeant. Ce procédé permet une sortie des larves extrêmement efficace. Pour assurer la dissémination du parasite il doit nécessairement y avoir un stade libre, une Holothurie étant incapable de manger une autre Holothurie, sauf à l'état de cadavre putréfié; ce stade aurait pu être un stade adulte comme chez les Monstrillides : il se trouve que l'adulte ♀ est parasite; de plus, les larves sont insuffisamment armées pour sortir par leurs propres moyens de l'hôte; le sac incubateur permet le maintien des larves entre elles, évite leur dispersion dans la cavité générale de l'Holothurie où on ne les trouve jamais isolées, et facilite leur élimination en bloc lors d'une rupture de la paroi cloacale par exemple au cours d'une éviscération.

Il n'y a d'ailleurs pas un fossé infranchissable entre l'ectoparasitisme de *Cancerilla* par exemple et l'endoparasitisme de l'*Allantogynus*. On sait que le milieu intérieur d'une Holothurie reste très voisin de l'eau de mer et ne nécessite pas d'adaptations physiologiques particulières, ce qui explique sans doute la présence de l'*Allantogynus* chez trois espèces d'Holothuries différentes. (Nous avons déjà signalé que les femelles parasites d'*Allantogynus* vivaient très longtemps dans de l'eau de mer ordinaire). Remarquons enfin que les *Cancerillidae* parasites vivent tous à la surface d'Échinodermes du groupe des Ophiures.

BIBLIOGRAPHIE

- ARVY (L.), et GABE (M.), 1935. — Données histochimiques sur la répartition des activités phosphatasiques alcalines chez quelques Batraciens. *Arch. de Biol.*, LXIV, 1, p. 113-133, pl. III et IV.
- BECHERS (S.), 1912. — *Labidoplax buski*. *Zeitschr. Wiss. Zool.*, CI.
- BERGMANN (W.), 1949. — Comparative biochemical studies on the lipide of marine invertebrates. *Journ. Marine Research.*, VIII.
- BRADFIELD (J.-R.-G.), 1950. — The localization of enzymes in cells. *Biol. Rev.*, XXV, p. 113-157.

- CANU (E.), 1892. — Les Copépodes du Boulonnais. *Trav. Lab. Zool. Mar. Wimereux*, VI.
- CAPART (A.), 1948. — Le *Lernaocera branchialis* (L.). — *La Cellule*, LII, 2, p. 159-212, fig. 1-22, pl. I-VII
- CAULLERY (M.) et MESNIL (F.), 1919. — *Xenocoeloma brumpti* C. et M. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, LIII, 2, p. 162-234.
- CHATTON (E.) et BREMENT (E.), 1915. — Les Oostégites, les ptérostégites et la cavité incubatrice des *Ascidicolidae* (Copépodes). Développement, homologues, valeur phylogénétique et taxonomique. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, XL, p. 143-155, fig.
- CHANGEUX (J.-P.), 1957. — Description de deux stades larvaires d'un Copépode parasite sur *Ophiopsila aranea*. *Vie et Milieu*, VIII, 3, p. 297-311, fig. 1-25.
- Mc CLENDON (J.-F.), 1907, 1908. — On the development of parasitic Copepods. *Biol. Bull.*, XI, 1907; XII, 1908.
- COLE (W.-H.), 1940. — The composition of fluids and sera of some marine animals. *Journ. Gen. Physiol.*, XXIII.
- CUENOT (L.), 1892. — Commensaux et parasites des Échinodermes (deuxième note). *Rev. Biol. Nord Fr.*, V, p. 1-23.
- CURRIE (M.F.), 1918. — Exuviation and variation of plankton Copepods with special reference to *Calanus finmarchicus*. *Proc. Roy. Soc. Can.*, III, 12, p. 207-233.
- DEDIE (O.), 1940. — Étude de *Salmincola mattheyi* n. sp. Copépode parasite de l'Omble-Chevalier (*Salmo salvelinus* L.). *Rev. Suis. Zool.*, XLVII, 1, p. 1-64; fig. 1-54, pl. I.
- DRACH (P.), 1939. — Mue et Cycle d'intermue chez les Crustacés Décapodes. *Ann. Inst. Océanogr.*, XIX, 3, p. 103-392, pl. I-VI, fig. 1-13.
- EDWARDS (C.-L.), 1891. — Beschreibung einiger neuen Copepoden und eines neuen copodenähnlichen Krebses, *Leuckartella*. *Inaugural Diss.* Leipzig, p. 1-33.
- FISCHER (W.), 1956. — Untersuchungen über einen für die deutsche Bucht neuen parasitären Copepoden; *Lecithomyzon moenadis* Bloch et Gallien (Fam. Choniostomatidae) aus *Carcinus moenas* Pennant (*Crustacea Decapoda*). *Ber. dttsch. Wissensch. Komm. Meeresforsch.*, V, 3, p. 326-352.
- GELHORN (E.), 1927. — Die Puferungspotenz von Blut und Körpersäften, I. *Arch. Ges. Physiol.*, CCXVI.
- GIESBRECHT (W.), 1899. — Die Asterocheriden des Golfes von Neapel. *Fauna und Flora des Golfes von Neapel*, XXVI.
- GLOCK (G.-E.), 1940. — Glycogen and calcification. *Journ. Physiol.*, XCVIII, 1.
- GOULLIART (M.), 1937. — Recherches sur les Copépodes parasites. (Biologie, spermatogenèse et ovogenèse). *Thèses Fac. Sc. Lille*.
- GOODING (R.-U.), 1957. — On some *Copepoda* from Plymouth, mainly associated with Invertebrates, including three new species. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, XXXVI, 2, p. 195-221, fig. 1-6.
- GRAVIER (C.), 1931. — La ponte et l'incubation chez les Crustacés. *Ann. Sc. Nat.* (10), XIV, p. 303-418.
- GUIEYESSE (A.), 1907. — Étude des organes digestifs chez les Crustacés. *Arch. Anat. Microsc.*, IX, p. 343-492.
- HARRIS (H.-A.), 1930. — Glycogen in cartilage. *Nature*. Lond., CXXX, p. 996.
- HEBERT (S.), 1950. — Les phosphatases alcalines de l'intestin. Etude histo-chimique expérimentale. *Thèses, Fac. Sc. Paris*.
- HEEGAARD (P.), 1944. — A new Copepod (*Scambicornus hamatus*) parasitic on a Japanese Holothurian. Papers from Dr. Th. Mortensen's Pacific Exp., 1914-16, LXXII. *Widensk. Medd. Dansk Natur. Foren.*; CVII, p. 359-366 fig. 1-10.

- HOROWITZ (N.-H.), 1942. — Histochemical study of phosphatase and glycogen in faetal heads. *Journ. Dent. Res.*, XXI, 519.
- HUMES (A.-G.), 1957. — Deux Copépodes Harpacticoïdes nouveaux du genre *Tisbe* parasites des Holothuries de la Méditerranée. *Vie et Milieu*, VIII, p. 9-22, pl. I-V, fig. 1-53.
- HUSSON (R.), 1953. — Recherches histochimiques des phosphatases alcalines chez l'Amphipode *Niphargus virei* Chevreux. *Ann. Sc. Nat.*, XV, 2, p. 361-368, pl. I.
- KAWAMOTO (N.), 1927. — Anatomy of *Caudina chilensis*. *Sc. Report Tohoku Univ.*, IV, 2.
- KORNHAUSER (S.-J.), 1915. — A cytological study of the semi parasitic Copepod: *Hersilia apodiformis* (Phil.) with some general considerations of Copepod Chromosomes. *Arch. f. Zell.*, XIII.
- KOSSMANN (R.), 1877. — Entomostraca. Dans *Zoologische Ergebnisse einer im Auftrage der koeniglichen Acad. der Wissenchaften zu Berlin auf geführten Reise in die Küstengebiete des rothen Meeres. Erste Hälfte* IV, p. 1-24.
- KUGLER (O.-E.), et BIRKNER (M.-L.), 1948. — Histochemical observations of alkaline phosphatase in the integument gastrolith sac and nephridium of the crayfish. *Physiol. Zool. U.S.A.*, XXI, p. 105-110.
- LANG (K.), 1948. — Copepoda « Notodelphyoïda » from the swedisch West-Coast with an outline on the systematics of the Copepods. *Archiv. for Zool.*, XL, 14.
- LISON (L.), 1953. — Histochimie et Cytologie animales. Paris.
- LOWE (F.), 1935. — The anatomy of a marine Copepod *Calanus finnmarchicus* (Gurnerus). *Trans. Roy. Soc. Edimb.*, LVIII, p. 561-603.
- MABILLOT (S.), 1955. — Contribution à l'étude histophysiologique de l'appareil digestif de *Gammarus pulex* L. *Arch. Zool. Exp.*, XCII, 1, p. 20-38.
- MANN (T.) et PARSONS (V.), 1947. — Effect of testicular hormone on the formation of seminal fructose. *Nature*, London, CLX, p. 294.
- MANUTA (C.), 1943. — Ricerche su la pigmentazione di Olothurie. *Thalassia*, V, 3.
- MANUTA (C.), 1944. — Sui pigmenti carotenoidi di invertebrati marini. *Thalassia*, VI, 3.
- MANUTA (C.), 1947. — Contenuti in lipidi negli organi viscerali di Olothurie. *Arch. Zool., Ital.*, XXXII.
- MARSHALL (S.-M.), et ORR (A.-P.), 1955. — The biology of a marine Copepod. London, Olivier and Boy.
- MONTEROSSO (E.), 1930. — Contributo alla conoscenza dei Copepodi parassiti, L'intestino di *Peroderma cylindricum* Heller. *Arch. Zool. Ital. Torino*, XIV, p. 169-225, 2 pl.
- NICOLA (M. de), 1949. — Alkaline phosphatase and the cycle of the nucleic acid in the gonade of Isopod Crustacean. *Quart. Journ. Microsc. Sc.*, XC, p. 391s 400.
- ROCHE (A.), 1951. — Données histochimiques sur la répartition des phosphatases alcalines chez *Asellus aquaticus* L. *Arch. de Biol.*, LXII, 4, p. 459-470, pl. XIII.
- ROCHE (A.), 1953. — Contribution à l'étude histophysiologique de l'appareil digestif chez *Asellus aquaticus* L.
- ROSE (M.), VAISSIÈRE (R.), 1952. — Le complexe oculaire des Sapphirines (Copépodes pélagiques). *Arch. Zool. Exp. gén., Notes Rev.*, IV, p. 205-221.
- LE ROUX-LEGUEUX (M.-L.), 1928. — Sur quelques points de la reproduction chez les Amphipodes, les sacs ovigères temporaires, leur formation, leur rôle. *C.R. Acad. Sc.*, LCXXXVII, p. 852-854, fig. 1-2.
- SARCH (N.), 1931. — Die Pufferung der Körperflüssigkeiten der Echinodermen. *Ztschr., Vergl. Physiol.*, XIV.

- SARS (G.-O.), 1901. — An account of the Crustacea of Norway. IV, Copepoda, Calanoida. 1-2-, 28 p. Bergen.
- SCHUURMANS STEKHOVEN (J.-H.), 1936. — Beobachtungen zur Morphologie und Physiologie der *Lernaeocera branchialis* L. und der *Lernaeocera luscii* Bassett-Smith (Crustacea parasitica). *Z. Parasitenk.*, VIII, p. 659-696.
- SCHUURMANS STEKHOVEN (J.-H.) und PUNT (A.), 1937. — Weitere Beiträge zur Morphologie und physiologie der *Lernaeocera branchialis* L. *Z. Parasitenk.*, IX, p. 648-668.
- SCHIMMKEWITCH, 1896. — Studien über parasitische Copepoden. *Zeitschr. f. Wiss. Zool.*, LXI, Bd.
- SCHIMMKEWITCH, 1899. — Einige Worte über die Entwicklung der parasitische Copepoden. *Zool. Anz.*, XXII, Bd.
- TORNAVA (S.R.), 1948. — The alimentary canal of *Balanus improvisus* Darwin. *Acta. Zool. fenn. Helsingfors.* LII, p. 1-52, 8 pl.
- VIAUD (G.), 1951. — Les Tropismes. Col. « Que sais-je? » P.U.F. Paris.
- VILLELA (G.), 1951. — Fluorescent pigment of *Holothuria grisea*. *Rivista Brasil. Biol.*, XI.
- VOIGT (W.), 1892. — *Synapticola teres* n.g., n. sp., ein parasitischer Copepode aus *Synapta kefersteini* Sel. *Zeitschr. Wiss. Zool.*, LIII: Sup., p. 31-42.
- WILSON (C. Br.), 1905. — North American Parasitic Copepods belonging to the Family Caligidae. *Proc. U.S. Nat. Mus.*, XXVIII.
- WILSON (C. Br.), 1917. — North American Parasitic Copepods belonging to the Lernaeidae with a revision of the entire family. *Proc. U.S. Nat. Mus.*, LIII.

CHAPITRE V

LE COMPLEXE BIOLOGIQUE RÉALISÉ PAR LES HOLOTHURIES

I. — LES MILIEUX ET LES FORMES ASSOCIÉES (fig. 30).

Ce qui frappe le plus, après l'énumération des divers animaux associés aux Holothuries et de leurs localisations, c'est d'une part leur diversité zoologique (surtout si l'on y ajoute le *Fierasfer acus* que nous n'avons d'ailleurs trouvé que 3 fois à Banyuls), d'autre part leur diversité d'habitat : il n'est pratiquement pas d'organe de l'Hôte qui ne soit habité par un étranger.

Le *Tégument*, directement en contact avec le milieu extérieur, sert de substrat tout comme un végétal ou un rocher, du fait de sa faible motilité, à une flore et une faune d'*Epibiontes*. Les sécrétions muqueuses ayant agglutiné ou non des particules organiques fournissent les métabolites indispensables à la croissance et au développement de nombreuses Bactéries; des Diatomées peuvent y puiser des composés organiques et y prolifèrent. Simultanément des Rhizopodes, Amœbiens ou Foraminifères, s'y développent; les précédents êtres vivants doivent leur fournir l'aliment de choix. Ces divers individus sont donc directement liés à l'Holothurie puisque celle-ci leur fournit la principale source énergétique. D'autres épizoaires apparaissent beaucoup plus indépendants de l'Holothurie c'est le cas des *Zoothamnium*; cependant nous avons signalé leur abondance particulièrement marquée aux deux extrémités de l'hôte : celle-ci peut être reliée aux courants d'eau produits par la bouche ou le cloaque, qui renouvellent les particules en suspension dont se nourrissent ces Ciliés; c'est le cas des Éponges, Anémones, Ascidies dont les larves nageuses se fixent accidentellement sur une Holothurie, comme elles se fixeraient sur n'importe quel substrat. Tous ces Epizoaires inconstants,

n'ont vraisemblablement aucun lien strict avec l'Hôte, mis à part peut être les *Zoothamnium* dont on sait qu'ils affectionnent l'épibiose, mais sans spécificité très stricte.

— Vivent aussi à la surface du tégument *Modiolaria* et *Tritaeta* qui offrent un merveilleux exemple de biologies convergentes. Leur association à des Holothuries n'a rien de strict puisque leur présence avait, de longue date, été signalée chez des Ascidies. Ils se nourrissent des détritux, des bactéries, des diatomées présentes à la surface du tégument et habitent une logette qu'ils constituent en repoussant les tissus de l'Holothurie sans les léser. On ne peut donc les qualifier d'inquilins qui, d'après GRASSÉ (1935), se servent des cavités naturelles de l'hôte comme habitacle sans pour cela lui prélever obligatoirement de nourriture. Avec BOURDILLON (1955) nous considérons qu'il s'agit là d'un type d'association intermédiaire entre l'inquilinisme et l'épibiose.

Nous avons déjà discuté la présence des *Tisbe holothuriae* sur les *Holothuria*. Ce ne sont pas des inquilins puisque ne vivant pas dans les cavités naturelles de l'hôte, ce ne sont pas non plus des commensaux puisqu'ils ne partagent pas la nourriture de l'hôte. Ce sont presque des ectoparasites puisqu'ils vivent en partie du tégument de l'hôte, en partie des Protistes qui vivent à sa surface. Mais ce parasitisme est-il vraiment strict? Apparemment les *Tisbe holothuriae* fournissent donc un exemple d'intermédiaire entre des épizoaires et des ectoparasites.

En conclusion, substrat et nutrition apparaissent comme étant les facteurs fondamentaux intervenant dans les associations de surface.

Le tégument très coriace et résistant ne montre jamais de parasites dans son épaisseur, ni de trace de perforation et réalise une barrière pratiquement infranchissable; l'endofaune devra pour pénétrer suivre le chemin du tube digestif, soit par l'avant, soit par l'arrière. Mise à part la région pharyngienne et œsophagienne habitée temporairement par l'*Allantogynus*, durablement par un Copépode pœcilostome, le reste du tube digestif n'a jamais montré, dans sa lumière, le moindre parasite ou commensal. (Toutefois chez diverses Holothuries exotiques on rencontre des crabes vivant dans le cloaque, qui est donc un « milieu habitable »). Ce cas est bien différent de celui des Échinides dont on connaît la riche faune de Ciliés intestinaux. La différence semble devoir s'expliquer par celle des modes de nutrition. L'alimentation végétale des Oursins réguliers permet la constitution d'un milieu intestinal hautement nutritif, alors que la vase ou le sable ingérés par une Holothurie, qui ne renferment pas d'aliments très substantiels et qui nécessitent sans doute une activité particulièrement intense des sucs digestifs ne permettraient pas le développement de parasites. Nous avons déjà signalé à plusieurs reprises le rôle fondamental que jouent les sucs digestifs de l'hôte pour expliquer la répartition de l'endofaune aussi bien de *Allantogynus delamarei* que des Grégarines. Après l'action de ces derniers, les Grégarines s'installent

dans la paroi du tube digestif, ou de là passent dans l'appareil hémal et la cavité générale, tandis que l'*Allantogynus* tombe directement dans le cœlome.

Dans les deux cas, comme dans celui des Turbellariés, il s'agit de parasitisme indiscutable ; toute l'endofaune se nourrit aux dépens de l'hôte lui-même. L'hôte d'ailleurs réagit et cette réaction varie suivant la localisation. L'*Allantogynus*, ou les kystes de Grégarines isolés dans la cavité générale, ne tardent pas à être enrobés par un coagulum d'amœbocytes. Dans l'appareil hémal les Grégarines provoquent une réaction de la paroi dont nous avons vu la curieuse spécificité. Seuls les Turbellariés échappent à toute réaction visible de l'hôte et le doivent à une motilité assez poussée. Enfin tôt ou tard l'endoparasite passe dans les amas bruns, que ce soit à l'état de sac ovigère, de sporokyste ou de cocon ovigère ; l'agglutination que subissent là ces formes de dissémination en facilite certainement l'expulsion au cours d'une éviscération de l'hôte. Bien que très parasitées (un individu sans parasite apparaît comme une rareté) les Holothuries n'en constituent pas moins un groupe actuellement encore florissant. Une telle insensibilité aux ennemis s'explique d'une part par la rusticité de ces Échinodermes si primitifs et d'autre part par la faiblesse de l'action des parasites, malgré leur abondance.

II. — HYPOTHÈSES SUR L'ORIGINE ET L'ÉVOLUTION DU COMPLEXE BIOLOGIQUE.

Nous ferons d'abord quelques remarques sur le parallélisme existant entre les faunes associées aux Holothuries et celles associées aux Ascidies. La surface de la tunique de l'un de ces Prochordés sert de substrat à nombre d'épizoaires dont le *Zoothamnium plumula* (Perej.), qui a été trouvé sur *Holothuria stellati* et *H. tubulosa*. Les *Modiolaria marmorata* (Forbes) et les *Tritaeta gibbosa* (Bate) forment leur logette aussi bien dans la tunique des Ascidies que dans le tégument des *Holothuria*, de consistance voisine.

Les Grégarines des Ascidies sont le plus fréquemment des Eugrégarines Monocystidées de la famille des *Urosporidae* appartenant même à des genres présents chez certaines Holothurides.

Les Copépodes, contrairement aux groupes précités, marquent des différences fauniques notables ; mais à part les Lichomogiformes, aussi signalés par CUÉNOT chez les Synaptés et présents mais non étudiés chez *H. tubulosa*, *H. stellati* et de nombreux autres Échinodermes comme chez la plupart des Invertébrés marins, les Copépodes parasites d'Ascidies ressortissent aux *Notodelphyoidea* tandis que ceux associés aux Échinodermes sont surtout des Siphonostomes ; ces derniers vicarient en quelque sorte les Notodelphyidés chez les Échinodermes. Mais alors que les

Siphonostomes parasitent, outre les Échinodermes, de nombreux autres invertébrés marins, les *Notodelphyioidea* se réservent les Ascidies uniquement. Toutefois une exception remarquable vaut la peine d'être signalée : c'est celle de *Enterognathus comatulae* Giesbrecht, Ascidicole typique, qui vit dans la Comatule de la côte méditerranéenne *Antedon mediterranea* (Lmk) (GIESBRECHT, 1900 ; CHANGEUX et DELAMARE DEBOUTTEVILLE, 1956); il représente un exemple type de ce que GRASSÉ (1935) appelle un parasite « déserteur ».

Cette exception permet d'appuyer la similitude des associations parasitaires des Ascidies et des Échinodermes déjà frappante pour les êtres associés non Copépodes. Une telle similitude tient d'une part à l'analogie des propriétés physiques du tégument holothurien et de la tunique des Ascidies, à l'immobilité de l'un à la très faible motilité de l'autre, d'autre part à l'analogie des milieux intérieurs, de grand volume et d'accès assez facile par la voie digestive. Ce sont ces analogies qui ont permis l'installation de faunes qui n'ont pratiquement pas de spécificité. Les épizoaires ou les « inquilins » en sont le meilleur exemple. Il est certain que cette faune, à l'échelle de l'espèce du moins, doit varier considérablement avec le milieu précis habité par l'hôte, avec le voisinage d'autres hôtes systématiquement différents. Dans bien des cas l'épizoaire n'est pas lié à un hôte précis mais à des conditions physiochimiques de milieu un peu particulières qui peuvent être créées au voisinage de nombreux êtres vivants mais aussi parfois en dehors de leur présence. On ne peut guère parler d'évolution d'un tel complexe éthologique; vraisemblablement chaque participant a dû évoluer pour son propre compte, les interactions entre ceux-ci et leur spécificité n'ayant rien de comparable avec ce qui existe par exemple autour des Pagures.

L'association épifaune-hôte est donc tout à fait de type *éthologique*.

Les Grégarines posent par ailleurs le problème de la spécificité parasitaire; 3 espèces bien distinctes de Grégarines ont été retrouvées avec exactement la même localisation chez deux Holothuries voisines *Holothuria tubulosa* et *H. stellati*. S'agit-il vraiment d'une absence de spécificité de la part des Grégarines ou bien les deux prétendues espèces d'*Holothuria* ne sont-elles que deux formes d'une seule et même espèce? Seule l'étude des Grégarines de *H. polii* nous permettra d'avoir quelque idée sur l'existence ou non d'une spécificité stricte. De même l'*Allantogynus* affecte *H. tubulosa* et *H. stellati* du même taux de parasitisme et dans des conditions identiques, la présence de l'*Allantogynus* chez *H. polii* apparaissant tout à fait accidentelle. L'absence d'une bonne systématique des Holothuries ne nous permet pas d'avancer des conclusions valables.

Les diverses caractéristiques morphologiques et biologiques des Copépodes parasites d'Holothuries étudiés précédemment nous ont amené à formuler quelques hypothèses sur l'origine et l'évolution du parasitisme

dans ce groupe. Ceci nous semble d'autant plus licite du fait, que bien que très anciennes phylogénétiquement, les Holothuries sont parasitées par des Copépodes très récents et en pleine évolution.

Les *Tisbe holothuriae* sont liés à leur hôte par un stéréotropisme. Qu'à ce stéréotropisme s'ajoutent des phénomènes biochimiques que nous n'avons pu démontrer, peu importe, le stéréotropisme existe chez *Tisbe holothuriae* comme il existe chez de nombreuses formes libres. Ce comportement préadapte en quelque sorte un Copépode à une vie parasitaire, il permet l'isolement de populations de parasites qui alimentaires satisfaits n'ont pas de raisons de quitter leur hôte. Il est certain que le substrat étant vraiment particulier, puisque vivant, a des caractéristiques chimiques extrêmement précises. Si les Copépodes subsistent c'est qu'ils s'y adaptent au même titre qu'un Homme s'adapte à une odeur. Supposons que l'hôte meure, la population part à la recherche d'un nouvel hôte; on peut imaginer qu'à ce moment les besoins des adultes ayant déjà vécu sur un hôte particulier ressemblent beaucoup aux besoins d'un Homme qui se drogue, il lui faut retrouver un milieu adéquat; suivant la ou les substances « nécessaires » la population retrouve une nouvelle population ayant évolué parallèlement sur un hôte de la même espèce si la substance est très particulière, du même groupe ou d'un groupe voisin si elle l'est moins. Ainsi peut s'établir un isolement des populations. A cette première modalité d'isolement, qui peut s'expliquer par un simple comportement adaptatif de l'adulte, s'en ajoutent d'autres :

1° l'aliment vivant fourni par l'hôte devient de plus en plus prédominant dans le régime du parasite, liant le parasite à son substrat d'une façon stricte au point que le parasite ne peut vivre sur un substrat qui ne lui fournit pas les métabolites dont il a besoin.

2° Un chimiotropisme très spécifique peut aussi apparaître et se transmettre héréditairement. Il est indispensable de faire intervenir un tel phénomène pour expliquer la spécificité de certains Polychètes commensaux si bien mise en évidence par DAVENPORT; pourquoi ne se réaliserait-il pas aussi au cours de l'évolution des Copépodes ?

L'isolement des populations de parasites, de plus en plus poussée, devient « insulaire » selon le terme de BAER (1946); des mutations portant sur la morphologie des appendices par exemple se sont déjà manifestées ou peuvent alors se manifester et les divergences avec les populations d'origine s'accroître.

Le chimiotropisme acquis postérieurement au stéréotropisme apparaît donc comme plus évolué et son apparition ne peut se faire que sous l'influence directe du milieu.

Le stéréotropisme explique que des hôtes écologiquement voisins aient aussi des parasites communs ou très voisins, généralement primitifs. L'acquisition d'un chimiotropisme prédominant sur le stéréotropisme transmis de générations en générations, permet de comprendre la spécificité phylogénique.

Malheureusement ceci n'est qu'hypothèse dont l'application n'est sûrement pas générale, les modalités du parasitisme chez les Copépodes étant bien trop diverses pour qu'elles puissent être contenues dans le cadre étroit d'une seule théorie. De nombreux facteurs, que l'expérimentation seule permettra de mettre en évidence, ont dû intervenir au cours de la naissance du parasitisme. Nous avons insisté sur l'un d'entre eux, le comportement : pourquoi n'interviendrait-il pas, lui aussi, dans les complexes mécanismes de l'Évolution.

BIBLIOGRAPHIE

- BAER (J.-G.), 1946. — Le Parasitisme. Masson, Paris.
- BOURDILLON (A.), 1955. — Note sur les *Modiolaria* habitant la tunique des Ascidies. *Rec. Trav. Stat. Mar. d'Endoume*, XV, p. 15-24.
- CHANGEUX (J.-P.), et DELAMARE DEBOUTTEVILLE (Cl.), 1956. — *Enterognathus comatulae* Giesbrecht, 1900, *Vie et Milieu*, VII, 1, p. 106.
- DAVENPORT (D.), 1955. — Specificity and behaviour in symbioses. *Quart. Rev. Biol.*, U.S.A., XXX, 1, p. 29-46.
- FLOKIN (M.), 1944. — L'évolution biochimique. Masson, Paris.
- GIESBRECHT (W.), 1900. — *Enterognathus comatulae* n. g., n. sp.. *Mitt. Zool. Stat. Neapel*, XIV, p. 61-82, pl. v.
- GRASSÉ (P.-P.), 1935. — Parasites et Parasitisme. Armand Colin, Paris.

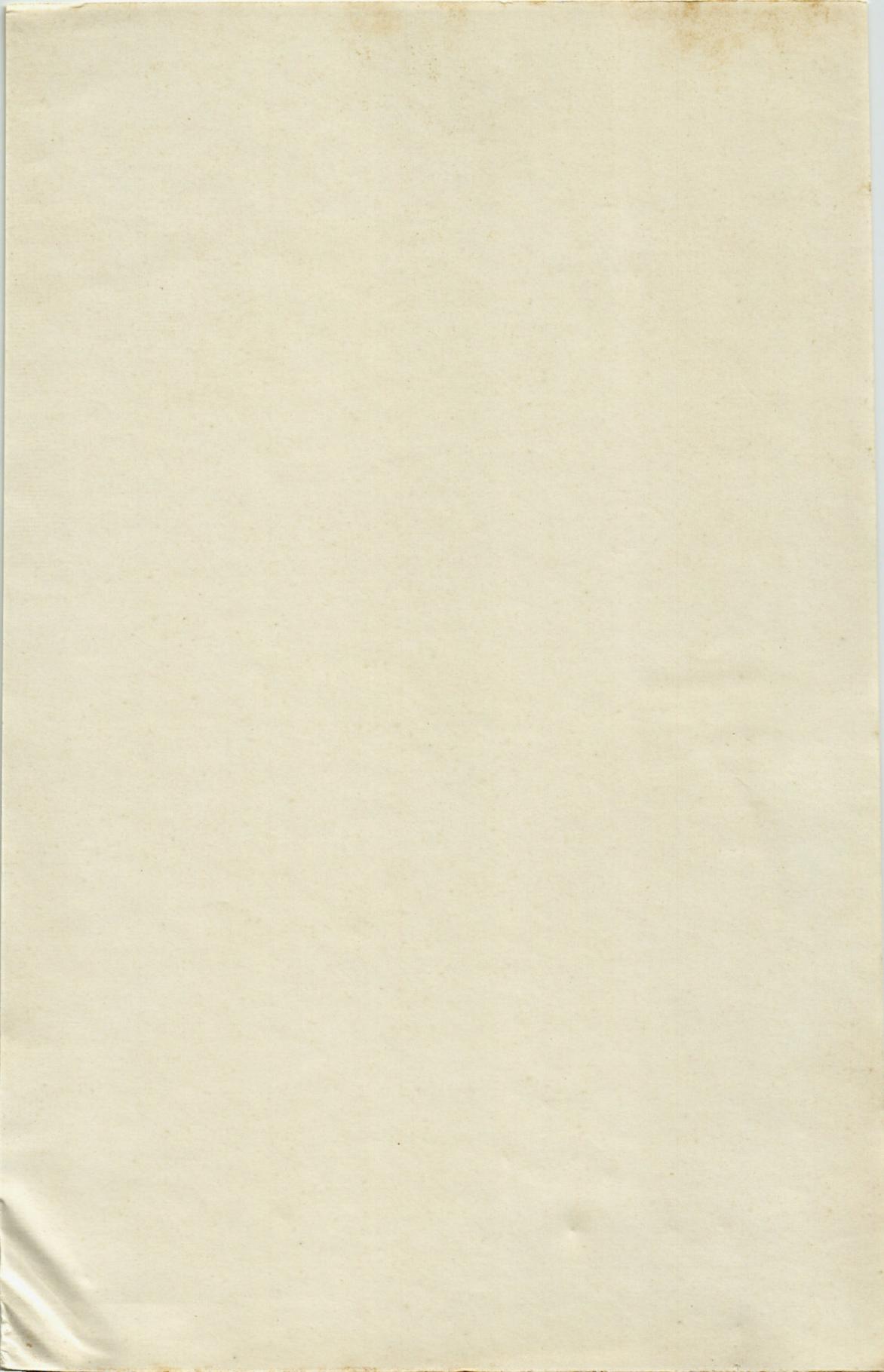
TABLE DES MATIÈRES

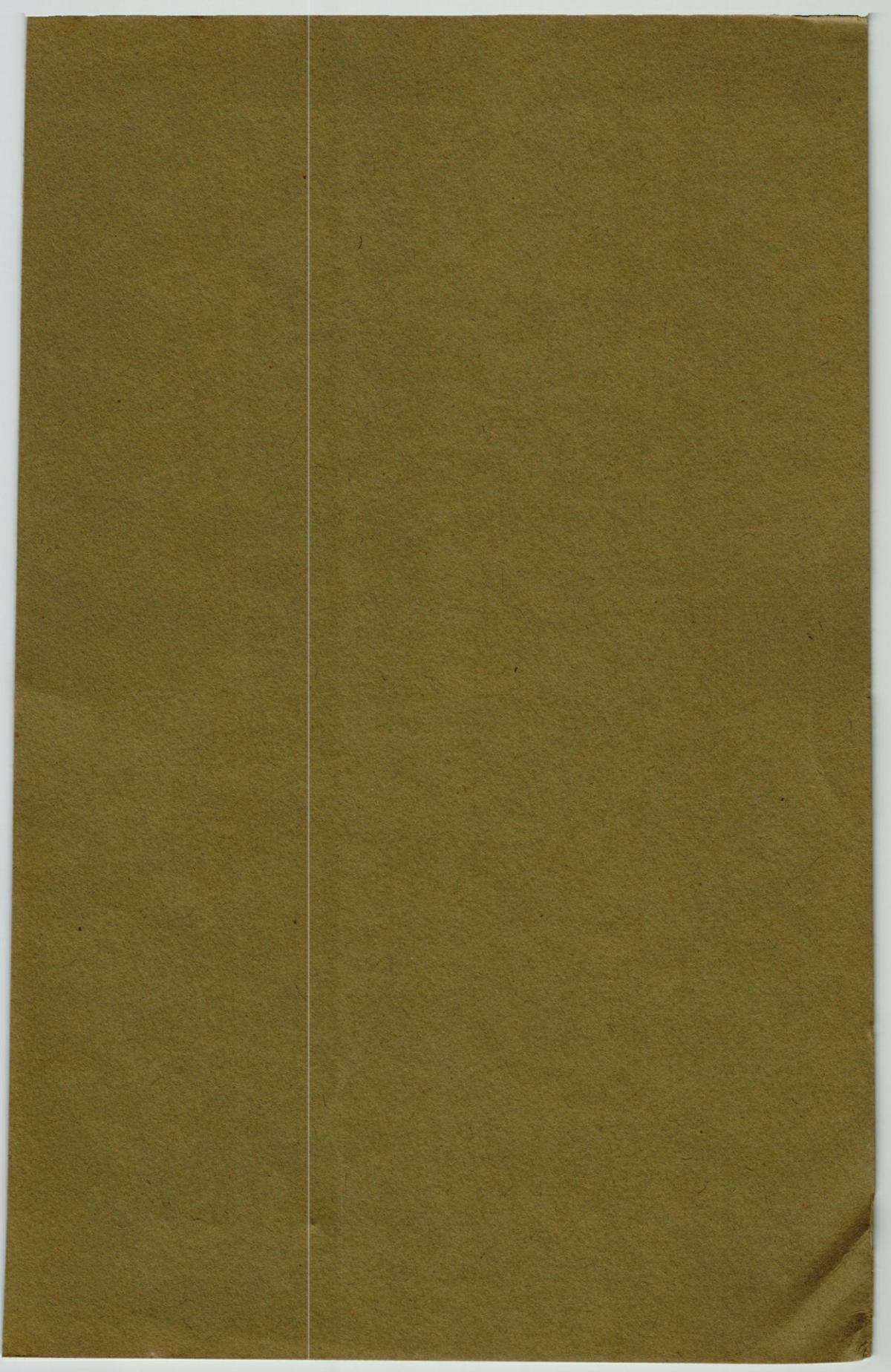
PRÉFACE	7
INTRODUCTION	9
CHAPITRE I. — LES HOTES	11
CHAPITRE II. — LA FAUNE DE SURFACE.....	14
I. — PROTISTES	14
II. — SPONGIAIRES, POLYCHÈTES, ASCIDIES	16
III. — MOLLUSQUES	16
IV. — CRUSTACÉS	17
CHAPITRE III. — LA FAUNE INTERNE	24
I. — GRÉGARINES	24
A. <i>Historique</i>	24
B. <i>Systématique</i>	26
C. <i>Biologie</i>	33
II. TURBELLARIÉS	53
CHAPITRE IV. — LES COPÉPODES	55
A. HISTORIQUE	55
B. ALLANTOGYNUS DELAMAREI N. G. N. SP.	56
I. <i>Diagnose de Allantogynus nov. gen</i>	56
II. <i>Description morphologique de Allantogynus delamarei</i> <i>n. sp.</i>	58
III. <i>Description anatomique et fonctionnelle</i>	65
A. <i>Techniques</i>	65
B. <i>Endosquelette</i>	65
C. <i>Musculature</i>	66
D. <i>Appareil digestif et fonctions de nutrition</i>	69
E. <i>Glandes excrétrices</i>	82

F. Système nerveux, organes des sens, comportement sensoriel	84
G. Organes reproducteurs et reproduction	86
H. Développement	95
I. Ecologie et cycle biologique	106
J. Affinités	111
CHAPITRE V. — LE COMPLEXE BIOLOGIQUE RÉALISÉ PAR LES HOLOTHURIES	117
I. LES MILIEUX ET LES FORMES ASSOCIÉES	117
II. HYPOTHÈSES SUR L'ORIGINE ET L'ÉVOLUTION DU COMPLEXE BIOLOGIQUE.....	119

C. A. D. S. B.
GIRARD
CASTELLANO
THE BINDER
MONTPELLIER

CAUSSE
GRAILLE
CASTELNAU
IMPRIMEURS
MONTPELLIER





CAUSSE
GRAILLE
CASTELNAU
IMPRIMEURS
MONTPELLIER

© 1961 HERMANN PARIS

Droits réservés pour tous pays y compris l'U.R.S.S.