

I

**L'adaptation des Crustacés copépodes au parasitisme,**

PAR

**M. C. VOGT**, professeur à Genève.

---

Qu'on soit partisan de la théorie de Darwin, comme je le suis, ou que l'on combatte ces vues générales qui ont jeté de si vives lumières sur tous les domaines des sciences naturelles et donné une impulsion si puissante aux travaux et aux recherches, que l'on soit dans l'un ou l'autre camp, toujours on devra reconnaître que certaines causes, signalées dans ces derniers temps avec plus de force qu'auparavant, ont agi de la manière la plus efficace sur la constitution des organismes et ont produit des effets dont nous ne saurions contester l'existence. Personne ne niera aujourd'hui l'hérédité, la transmission directe ou indirecte des caractères des parents aux descendants ; personne ne niera non plus cette faculté innée des organismes de se plier, jusqu'à un certain point, aux exigences du combat pour la vie et de subir par là des modifications utiles que nous désignons en général comme des résultats de l'adaptation aux milieux ambiants. Il est évident, pour quiconque veut raisonner sur les faits en les comparant, que ces deux agents,

l'hérédité d'un côté, l'adaptation de l'autre, ont toujours conduit à une résultante, dont les caractères de l'organisme sont le reflet. L'une ne saurait exister sans l'autre : les caractères acquis par l'adaptation ne peuvent être transmis aux descendants sans l'hérédité et cette transmission serait rigoureuse et sans variations, si elle n'était modifiée sans cesse par l'adaptation ultérieure des descendants.

Mais ces principes une fois posés, on peut bien avouer que nous sommes loin encore d'avoir saisi les influences de ces agents dans leurs détails, que nous sommes loin de pouvoir dire, dans un cas donné, quelle est la part qui revient à chacune des causes agissantes et dans quel ordre se sont présentés les phénomènes dont l'enchaînement a produit les résultats que nous avons sous les yeux. Il me semble que l'heure soit venue où il s'agit, non pas de poser des jalons par l'énonciation de quelques principes généraux que l'on cherche à appuyer tant bien que mal par des raisonnements tirés de même de faits généraux souvent douteux, mais de suivre pas à pas les faits, dont l'explication se fera pour ainsi dire par eux-mêmes. L'abstraction et l'hypothèse sont certainement nécessaires dans les sciences exactes; elles doivent conduire à des lois toujours plus générales; mais ces lois ne peuvent être considérées comme solidement établies que lorsqu'elles sont corroborées de nouveau par l'observation et l'expérimentation.

J'ai en vue particulièrement l'*adaptation*. Certes, si l'on voit la longue liste des différents genres d'adaptation admis par quelques disciples fervents de Darwin, on pourrait croire qu'il n'y a plus rien à rechercher, que tout est clair et compréhensible, qu'il n'existe plus et qu'il ne peut exister aucun fait, sur l'explication et la classification duquel on pourrait hésiter un seul instant. Si nous voyons, par exemple, énumérées dans l'*Histoire de la création* de Hæckel, huit espèces d'adaptation classées sous deux chapitres,

savoir : les adaptations individuelles, monstrueuses par saut et sexuelles sous le chapitre de l'adaptation indirecte, médiate ou potentielle; — les adaptations générales ou universelles, cumulatives, corrélatives, divergentes et illimitées ou indéfinies, sous celui de l'adaptation directe actuelle, si nous voyons, dis-je, ces classifications par trop logiques, augmentées encore par un autre auteur au moyen des adaptations conservative, régressive et progressive, on pourrait facilement se persuader que chaque cas qui se présente doit trouver immédiatement son casier préparé, dans lequel on pourra le loger commodément à côté des autres cas déjà connus.

Mais cet espoir est immédiatement déçu, dès que l'on consulte les auteurs mêmes.

« Tous ces faits, dit en effet M. Hæckel (p. 205 de l'ouvrage cité), que nous pourrions comprendre sous la dénomination commune d'adaptation indirecte ou médiate (potentielle) sont encore très imparfaitement connus dans leur essence propre, dans leur étiologie profonde. Mais, dès à présent, on peut affirmer avec certitude que des modifications très nombreuses et très importantes des formes organisées doivent leur origine à cet ordre des faits. »

Voilà donc notre premier chapitre des adaptations réduit à des faits très imparfaitement connus. Le second n'est pas plus heureux. La loi d'adaptation générale ou universelle qui en fait la partie la plus importante, est ainsi définie (page 206 du même ouvrage): « Tous les individus organiques se différencient les uns des autres dans le cours de leur vie par le fait de l'adaptation aux diverses conditions d'existence, bien que pourtant les individus d'une seule et même espèce restent toujours très analogues entre eux. »

C'est bien dommage que cette loi se perde dans l'incertitude la plus absolue. Nous lisons en effet à la fin des développements qui s'y rapportent, la phrase suivante :

Page 207 : « Mais déterminer avec certitude dans cette diversité quelle est la part de l'adaptation individuelle indirecte, quelle est la part de l'adaptation directe, universelle, ou, en d'autres termes, quelles sont les différences originelles, quelles sont les différences acquises, *c'est ce qui sera toujours impossible.* » Les limites de notre intelligence sont ainsi posées : à l'impossible nul n'est tenu.

Nous ne sommes pas plus heureux quant à l'adaptation corrélatrice. Après nous avoir cité une foule de cas qui doivent s'y rapporter, M. Hæckel ajoute :

« Mais pourquoi précisément telles et telles parties sont-elles unies par cette corrélation singulière : *c'est ce que nous ignorons le plus souvent.* »

Je dirai même que nous l'ignorons complètement et dans tous les cas.

Il me semble inutile d'augmenter ces citations. Elles ne démontrent que trop le vague qui existe encore dans l'appréciation de l'adaptation, ainsi que des faits qui paraissent s'y rattacher. Presque tous les exemples que l'on a l'habitude de citer peuvent trouver aussi des explications différentes, et on peut dire que, dans aucun cas, nous ne possédons ni la démonstration de la cause immédiate, ni celle de la nécessité de l'effet produit. Ce n'est pourtant qu'à cette condition que l'on peut prétendre que la preuve de l'adaptation soit fournie péremptoirement.

Convaincu de la nécessité de fournir des preuves palpables, j'ai cru devoir chercher une autre voie pour parvenir au but. Je me suis dit qu'au lieu de chercher des causes générales, multiples et combinées, telles que le genre de vie, le climat, l'humidité, etc., il fallait s'attacher à étudier les effets d'une seule cause permanente et efficace, dominant toutes les autres et à laquelle on pouvait par conséquent, et avec raison, attribuer la plupart des effets observés. Il s'agissait, dans mon idée, de poursuivre dans un groupe



donné, circonscrit par ses caractères, les diverses modifications que subissent les organes par le fait de l'action de cette cause dominante, de déterminer l'ordre dans lequel se produisent les changements pendant les différentes périodes du développement chez les différents sexes de la même espèce et chez les différentes espèces d'un même genre ou d'une famille et de comparer les résultats ainsi acquis avec ceux obtenus par une étude semblable faite sur un autre groupe. Je pouvais espérer que d'une étude semblable résulteraient des conclusions plus étendues, applicables à des groupes entiers, peut-être à des classes et des embranchements.

Le *parasitisme* devait s'offrir en premier lieu comme cause générale parfaitement délimitée et circonscrite. Où trouver, en effet, des conditions d'existence plus semblables, agissant d'une manière presque identique sur des groupes d'animaux primitivement très divers et dont les effets gradués pouvaient se distinguer plus facilement? Où trouver, en même temps, des exemples plus variés se rapportant à des types infiniment divers? Notons bien, messieurs, que le nombre des commensaux et parasites est au moins aussi considérable que celui des animaux vivant en liberté de leur propre industrie, que nous ne connaissons, pour ainsi dire, pas une seule espèce animale qui ne nourrisse plus ou moins et à ses dépens des commensaux et des parasites, et qu'il y en a beaucoup qui sont comme l'homme, richement dotées sous ce rapport, de sorte que le nombre de ces intrus pourrait bien excéder celui des hôtes qui leur donnent asile et nourriture. Le parasitisme est donc un des phénomènes les plus répandus dans le monde animal et surtout dans celui des invertébrés. Presque dans toutes les classes se trouvent, à côté d'animaux libres, d'autres qui sont parasites, et l'on peut ainsi étudier les effets de la même cause sur des types primitivement

très-dissemblables et constitués d'une manière toute différente.

Parmi l'innombrable multitude des commensaux et parasites qui se présentaient, j'ai choisi de préférence les Crustacés d'un côté et les Trématodes ectoparasites des poissons de l'autre. Après avoir fait plusieurs séjours sur la côte de la Bretagne, à Roscoff, où je fus toujours secondé de la manière la plus aimable et la plus efficace par mon ami, M. H. de Lacaze-Duthiers, directeur du laboratoire de zoologie expérimentale établi dans cette petite ville, je vous apporte aujourd'hui les résultats généraux de mes études sur quelques Crustacés parasites des poissons et surtout sur ceux à mâles pygmées, en laissant de côté momentanément les autres parasites des poissons, ainsi que les commensaux des Ascidies, dont j'ai fait aussi des études assez détaillées. J'ai publié les détails de mes recherches, conjointement avec des études sur la famille des Philichthides, parasites des canaux muqueux des poissons, dans les *Mémoires de l'Institut national genevois*, vol. XIII, qui viennent de paraître, sous le titre de *Recherches côtières*.

L'existence de mâles pygmées, attachés le plus souvent à demeure aux femelles, gigantesques vis-à-vis de ces parasites consorts, est connue depuis les célèbres recherches de Nordmann. Les recherches d'un grand nombre d'auteurs, parmi lesquels il faut citer surtout van Beneden, Claus, Kroyer, Steenstrup et Lütken, ont depuis considérablement augmenté nos connaissances sur ce sujet. Avant d'entrer dans les détails, je me permettrai de présenter quelques points de vue généraux.

L'idée fondamentale dont je pars est celle-ci: *Les parasites dérivent d'animaux primitivement libres et ne sont devenus parasites que par suite d'une adaptation accumulée par des héritages successifs.*

Cette proposition n'a guère besoin d'être démontrée spé-

cialement. Nous trouvons partout, vis-à-vis des groupes parasites, des groupes d'animaux libres qui leur sont rapprochés par l'organisation et où seulement des modifications plus ou moins importantes en vue du genre de vie établissent des lignes de démarcation. C'est ainsi que les Planaires se rattachent évidemment par le plan fondamental de leur organisation aux Trématodes ecto- et endoparasites; c'est ainsi que les Crustacés siphonostomes ont leurs parallèles dans les Copépodes, les Isopodes parasites dans les Isopodes libres. Tous les naturalistes reconnaissent aujourd'hui que la distinction tranchée qu'on établissait autrefois entre les parasites d'un côté et les animaux libres d'un autre ne sauraient être maintenues et que Cuvier avait fait faire à la science plutôt un pas en arrière en mettant la plupart des vers parasites parmi les zoophytes.

Le développement des parasites apporte encore d'autres preuves en faveur de cette proposition. Sauf quelques cas rares et exceptionnels qui trouvent leur explication dans des circonstances secondaires, tous les parasites sont libres pendant une certaine époque de leur vie et surtout pendant leur première jeunesse. C'est dans cette première période de leur existence, après la sortie de l'œuf, que les animaux fixés plus tard sur leurs hôtes jouissent d'une liberté de locomotion souvent très étendue et parcourent, à l'état de larves dans la plupart des cas, l'élément liquide. On peut dire que cette condition est surtout remplie pour les parasites des animaux aquatiques, où elle ne souffre que de rares exceptions résumées dans des migrations passives, tandis que ces dernières deviennent plus fréquentes chez les parasites des animaux terrestres, auxquels l'eau comme véhicule fait défaut.

Quant aux crustacés, dont je traite ici plus particulièrement, nous ne connaissons jusqu'à présent aucune exception à la loi énoncée ci-dessus. Tous sont libres et mobiles

pendant le jeune âge, et tous ceux qui appartiennent à des ordres soumis à des transformations larvaires, se montrent pendant cet âge sous des formes larvaires absolument analogues à celles qui sont dévolues à leurs congénères libres. A cette organisation larvaire seule nous devons la certitude que des formes très avancées en parasitisme, telles que les Sacculines ou les Peltogaster, appartiennent réellement à la classe des Crustacés.

Chez les Crustacés aussi et notamment parmi le grand ordre des Copépodes, qui nous occupe ici de préférence, nous trouvons des séries d'animaux voisins par leur organisation, chez lesquelles nous observons des passages gradués depuis les types les plus libres, hantant la haute mer, jusqu'aux formes attachées à leurs hôtes d'une manière permanente. Je ne veux citer ici que la famille des Caligides, où, à côté de genres très vagabonds, comme les Caligus mêmes, nous voyons d'autres genres peu modifiés, où la faculté de locomotion se perd petit à petit.

Les Crustacés parasites que je prends ici comme exemple sont devenus célèbres par le dimorphisme des deux sexes. Quoi de plus étonnant en effet que ces mâles pygmées des *Brachiella*, des *Charopinus*, des *Anchorella*, des *Chondranchus* et de tant d'autres genres voisins qui, pour la plupart, sont fixés à l'abdomen de leurs femelles gigantesques comme de petites verrues et attachés souvent avec une fixité telle que la mort même ne saurait les détacher? L'étonnement grandit encore, lorsqu'on voit ces mâles très-différents des femelles, pour la forme de leur corps, pour leurs appendicules articulés et pour leur organisation intérieure, abstraction faite des organes génitaux.

Il y a cependant des réserves à faire quant à la signification de ces faits. On est allé jusqu'à dire que ces mâles étaient parasites de leurs femelles. Si l'on veut dire par là qu'ils se tiennent presque toujours cramponnés sur le corps

de leurs femelles, je n'ai aucune objection contre l'expression choisie ; mais si parasite, *sensu strictiori*, désigne un animal qui se nourrit aux dépens de la substance d'un autre, je ne saurais consentir à appeler ces mâles parasites de leurs femelles. Tous, tant qu'ils sont, ne se fixent point au moyen de leurs organes buccaux ; aucun ne suce la femelle ou ronge sa peau ; les organes buccaux sont toujours parfaitement libres, tantôt au-devant, tantôt en arrière des organes de fixation et on n'observe jamais sur les femelles des traces qui pourraient faire soupçonner une attaque par les organes buccaux du mâle. La position de ces mâles exclut, il est vrai, l'idée qu'ils pourraient se nourrir de la substance des poissons auxquels sont fixées les femelles, mais comme ils ont tous un intestin bien développé, une bouche parfaitement armée, je pense qu'ils doivent se nourrir, dans la plupart des cas, des mucosités qui s'entassent sur le corps des femelles, tout comme celles-ci aussi, suivant mon opinion, ne sucent nullement le sang des poissons, mais mangent au contraire les mucosités qui couvrent les organes de leurs hôtes.

Il convient, en second lieu, de faire observer que si beaucoup de ces mâles pygmées sont attachés à une localité déterminée, le plus souvent près de l'orifice génital de la femelle, d'autres se cramponnent à d'autres parties du corps et sont évidemment d'une humeur plus voyageuse. Les mâles des *Brachiellas*, des *Chondracanthus* n'ont jamais été trouvés par moi que sur l'orifice génital femelle ; en revanche, je désespérais déjà de faire la rencontre du mâle de l'*Anchorella uncinata*, très commun sur le Lieu (*Gadus pollachius*), puisque je ne le voyais jamais à l'endroit désigné pour son activité, jusqu'à ce que l'idée me vint de le chercher sur d'autres parties du corps. Ce mâle doit donc se déplacer pour pouvoir féconder les œufs sortant de l'orifice femelle, et de là jusqu'aux mâles des *Lernanthropus*

que l'on trouve fixés, comme les femelles, sur les branchies du Bars, mais presque toujours sur un feuillet autre que celui occupé par la femelle et enfin jusqu'aux mâles des Caligus aux mœurs entièrement vagabondes, il n'y a que des degrés de passage, mais non des différences tranchées.

Sauf les cas extrêmes, le mâle est toujours plus mobile, et moins attaché que la femelle.

Le dimorphisme des sexes, si étonnant au premier abord, ne saurait cependant être considéré que comme l'exagération d'un fait général dans toute la classe des Crustacés. La taille des mâles est toujours moins considérable que celle des femelles; je ne connais, dans toute la classe, aucune exception à cette règle, sauf peut-être les Branchipus, où le développement excessif des organes de préhension attachés à la tête nécessite un développement correspondant de l'abdomen. Mais partout ailleurs, chez les Copépodes comme chez les Décapodes et les autres ordres des Crustacés, le mâle est plus petit que la femelle et nous pouvons trouver chez les parasites mêmes tous les degrés de l'agrandissement successif des femelles. Les mâles du genre *Blias*, attachés aux femelles, ont le tiers de la taille de leurs épouses, tandis que les *Lernanthropus* mâles, quoique libres, n'atteignent souvent que le quart. Remarquons aussi que la disproportion des deux sexes, quant à la taille, n'est point le fait d'un rabougrissement du mâle, mais tient à la croissance démesurée de la femelle, par suite du développement des ovaires. Dans le commencement de leur union les femelles sont plus en proportion avec les mâles, mais tandis que ces derniers restent dans leur état primitif, les femelles continuent à grandir.

Quant au dimorphisme des formes, nous devons soutenir, avec M. Claus et d'autres, ce fait capital et dominant, que les deux sexes se ressemblent d'autant plus, qu'ils sont plus jeunes, et que c'est la femelle qui, en grandissant,

change de plus en plus de forme. Les premières formes larvaires sont identiques pour les deux sexes ; en se développant, les mâles restent plutôt stationnaires dans les formes larvaires, tandis que les femelles changent à mesure et deviennent, par là, de plus en plus dissemblables avec les larves d'un côté et les mâles de l'autre.

Nous entrons ici dans le vif de la question. L'adaptation successive au parasitisme, qui se manifeste par ce développement unilatéral de la femelle, peut déjà s'apercevoir sur des femelles d'espèces différentes, mais appartenant au même genre. Je cite comme preuve de ce que j'avance ici, trois espèces de *Chondracanthus*, que j'ai étudiées à Roscoff : la femelle du *Ch. cornutus*, commune sur les Pleuronectides, celle du *Ch. gibbosus* de la Baudroie et celle du *Ch. Zei*, parasite de la Poule d'eau (*Zeus faber*). Le *Ch. cornutus* possède, à l'âge adulte, deux pattes natatoires attachées au thorax, mais métamorphosées en appendices mous non articulés et biramés au bout. Le *Ch. gibbosus* possède, outre ces appendices plus ramifiés, encore d'autres appendices assez longs, distribués sur l'abdomen, et sur le *Ch. Zei* ces appendices sont devenus tellement multiples et compliqués, que l'animal ressemble à un porc-épic en miniature. Or, comme l'a démontré M. Claus, dont j'ai pu vérifier l'observation, la femelle du *Ch. gibbosus* ne montre, dans son jeune âge, que les deux paires d'appendices thoraciques, auxquels se borne le *Ch. cornutus* pendant toute sa vie. Ce n'est que plus tard qu'apparaissent les appendices cutanés qui caractérisent le *Ch. gibbosus*. J'ai donné, dans mon mémoire, un dessin d'une jeune femelle du *Ch. Zei*, chez laquelle les appendices sont dans l'état où nous les voyons chez le *Ch. gibbosus* adulte. Quelle conclusion à tirer de ces faits sinon que, de ces trois espèces, la première reste dans un état primitif, tandis que la seconde fait un pas, et le *Ch. Zei* deux pas de plus dans le développe-



ment successif de ces appendices ? Et quelle preuve plus convaincante, ajouterai-je, pour le transformisme des espèces, si l'on voit réunies ensemble ces espèces par des formes communes pendant leur jeune âge, formes dont elles s'écartent successivement et à pas mesurés ?

Ces observations nous fournissent en même temps un exemple frappant pour la vérité de ce principe, que les femelles des Crustacés parasites, par les métamorphoses considérables qu'elles subissent, sont dans beaucoup de cas impropres à faire connaître les véritables affinités des espèces et qu'il faut s'adresser aux mâles lorsqu'il s'agit de déterminer ces affinités. Les mâles, en effet, conservent plus longtemps les caractères primitifs et larvaires, et les ressemblances entre les espèces étant d'autant plus considérables que les individus sont plus jeunes, on discernera mieux les affinités sur le sexe mâle, toujours plus mobile et se rapprochant davantage aussi, par cette faculté de locomotion, des larves nageant librement.

On peut reconnaître, parmi les mâles pygmées, que j'ai eu l'occasion d'examiner, et ceux que les auteurs ont décrits jusqu'à présent, deux types parfaitement tranchés, répartis, selon moi, dans deux familles distinctes, celle des Lernaepodides et celle des Chondracanthides. Dans la première de ces familles composée des genres Charopinus, Brachiella, Achtheres, Lernaepoda, Anchorella et autres, les organes préhensibles dérivent de pattes natatoires thoraciques métamorphosées, et la bouche avec ses organes articulés est par conséquent placée au devant des organes de préhension; dans la seconde, où se trouvent les genres Chondracanthus, Diocus, Blias, Trichthaceras, etc., les crochets préhensibles résultent de la transformation d'une paire d'antennes (la seconde), et la bouche est placée par conséquent en arrière de ces crochets.

Malgré la grande ressemblance des formes du corps, le



dimorphisme des sexes et la petitesse des mâles, caractères communs aux deux familles, nous voyons, d'après ce que nous venons de dire, une différence tellement considérable dans les modifications qu'ont éprouvées les appendices articulés, que nous ne pouvons réunir ces mâles dans une même famille.

C'est donc un premier point: *En agissant sur des types originellement très différents, l'adaptation au parasitisme s'est exercée en premier lieu et d'une manière similaire, sur la taille et les formes extérieures du corps.*

Une preuve ultérieure pour cette proportion est apportée par les relations de forme entre les deux sexes de la même espèce. Les mâles; en effet, sont encore plus ou moins distinctement annelés; les segments de leur corps sont ce qu'ils doivent être chez tous les Crustacés, tandis que ces segments s'effacent chez les femelles jusqu'à l'anéantissement complet de toute annellation. Les différences entre les deux sexes se montrent donc aussi en premier lieu par cette influence marquée sur les formes extérieures, qui peut aller plus ou moins loin chez les femelles d'espèces différentes, comme nous l'avons vu par l'exemple des Chondrachantes.

En comparant attentivement les appendices articulés des différentes espèces dans les deux sexes, on peut se convaincre que ce sont les appendices thoraciques et abdominaux, les pattes et les fausses pattes, qui subissent les dégradations les plus marquées, tandis que les appendices céphaliques, les antennes et les membres buccaux, résistent le plus longtemps à la métamorphose.

Examinons sous ce rapport les familles en question.

Nous trouvons chez les *Lernaeopodides* des deux sexes, quelle que soit la déformation du corps, deux paires d'antennes facilement reconnaissables par leur position. La première paire, arrondie et articulée, est garnie de soies

terminales chez les deux sexes; elle est comparativement plus grande et plus développée chez les mâles. La seconde paire d'antennes forme des espèces d'abat-jour à côté de la bouche, sa structure est plus compliquée chez les femelles, où elle est aussi plus grosse, tandis que chez le mâle elle garde quelquefois encore sa forme sétacée primitive.

A part quelques variations de détail, l'organisation de la bouche est la même chez les deux sexes. Partout il y a une paire de palpes (mâchoires?), une lèvre supérieure libre et une lèvre inférieure qui par son développement forme surtout la trompe. Chez les femelles des *Anchorelles*, j'ai vu une paire de lames dentelées chitineuses dans l'intérieur de la trompe, que je n'ai vue ni chez les mâles, ni chez les autres genres<sup>1</sup>.

Somme toute, ce sont les premières antennes, organes de tact, qui sont plus développées chez les mâles, tandis que tous les organes rapprochés de la bouche où en faisant partie sont plus considérables dans les femelles. Mais l'homologie dans les deux sexes est absolue.

Si nous nous tournons maintenant vers les *Chondracanthides*, nous voyons prévaloir les mêmes principes.

Il y a deux paires d'antennes; la première paire est tactile, mais elle est encore de forme primitive, articulée, arrondie et cylindrique chez le mâle, tandis que chez la femelle elle est élargie en lame plate, sans articulation et portant seulement quelques poils fort petits au bout.

La seconde paire d'antennes constitue, dans les deux sexes, l'organe de fixation. C'est un crochet très volumineux et fort, porté sur une base arrondie.

Les organes de la bouche, fort reculée vers le thorax

<sup>1</sup> Ces lames dentelées (mandibules) ont été démontrées depuis par M. W. Kurz chez tous les *Lernaeopodides*. Voir le mémoire de cet auteur dans *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, vol. XXIX, cahier 3, p. 380, publié le 6 septembre 1877.

dans les deux sexes, consistent en une lèvre supérieure libre, diversement modifiée, une trompe formée par la lèvre inférieure, et trois paires de pattes-mâchoires, terminées en lames de sabre souvent dentelées au bout, entre lesquelles se placent encore des petits palpes dérivés, à ce qu'il paraît, de l'article basal de la première patte-mâchoire. Donc, différence fondamentale dans la constitution des appendices de la tête entre les deux familles, mais homologie parfaite de ces mêmes appendices chez les différents genres et espèces de la même famille comme entre les deux sexes d'une même espèce.

Il en est autrement lorsque nous nous adressons aux appendices articulés du corps.

Les mâles des *Lernaeopodides* ont toujours deux paires de pattes préhensiles articulées, armées de fortes pinces. Quelques-uns (*Charopinus*) ont en outre des paires de fausses pattes natatoires, réduites en forme de soies.

Les femelles des *Lernaeopodides* n'ont jamais qu'une seule paire de pattes préhensiles articulées. C'est morphologiquement la seconde paire; mais dans la plupart des cas, elle est avancée près de la bouche et porte un crochet peu préhensile. La première paire n'est jamais articulée et transformée de diverses manières, en bras soudés ensemble, en bouton, etc. Les fausses pattes postérieures font absolument défaut.

Les mâles des *Condrachanthides* portent deux paires de pattes, primitivement natatoires, mais devenues rudimentaires et représentant de courts moignons à soies raides — peut-être, dans un genre douteux (*Silenium*) encore deux paires de pattes de plus et alors toutes les quatre natatoires.

Les femelles n'ont jamais de pattes articulées, — les membres correspondant à ceux des mâles sont devenus des appendices cutanés flasques ou bien ont disparu totalement.

Nous pouvons donc formuler une déduction générale : *Le parasitisme agit en second lieu, après son influence sur les formes du corps, sur les appendices articulés du corps, et ce n'est qu'en dernier lieu que les appendices de la tête sont transformés.*

Or, si nous comparons ce résultat avec la conformation des larves, voici ce que nous trouvons :

Les jeunes de tous les Crustacés copépodes quittent l'œuf sous la forme bien connue des Nauplius, c'est-à-dire avec trois paires d'appendices, un œil frontal, un corps inarticulé, une lèvre supérieure fort grande et deux soies au bout du corps.

Il y a pourtant une différence importante à noter.

Les Nauplius des Lernaeopodides quittent l'œuf seulement avec deux paires d'appendices libres ; ils sont en outre munis d'un appareil particulier d'agglutination au front ; la troisième paire est encore emmaillotée et ne devient libre que par une mue, suivant de très bonne heure l'éclosion. C'est ce qui résulte des observations de M. Nordmann et Claus.

Les Nauplius des Chondracanthides, au contraire, quittent l'œuf avec les trois paires d'appendices libres, et sont tellement semblables aux Nauplius des Copépodes libres, que l'on ne saurait les distinguer de ces derniers autrement que par des traits insignifiants.

Il y a donc une différence fondamentale entre les deux familles, s'étendant en arrière jusqu'aux Nauplius, et qui doit, par conséquent, être très ancienne.

Mais nous savons par les recherches embryologiques sur les Crustacés en général et les Nauplius des Copépodes en particulier, que la première paire des appendices articulés du Nauplius, ordinairement uniramée, devient la première paire d'antennes ; que la seconde, biramée le plus souvent, représente la seconde paire d'antennes, et que la troisième,

biramée aussi, fournit le groupe des appendices buccaux; que le corps du Nauplius, sauf son extrémité postérieure, garnie le plus souvent de deux soies, correspond par conséquent seulement à la tête du crustacé adulte, ou, mieux encore, à la partie du céphalothorax portant les antennes et la bouche. Nous savons que tous les segments postérieurs à cette partie naissent sur le Nauplius et la larve, par étirement et segmentation de la partie située au devant de l'extrémité postérieure du Nauplius; on pourrait même dire que ces segments naissent, comme chez certains Vers, par bourgeonnement entre la partie antérieure et l'extrême segment postérieur; nous savons que les appendices de tous ces segments situés entre le segment buccal et le segment terminal, naissent aussi par bourgeonnement sur les segments intercalés. Que ces appendices portent le nom de pattes-mâchoires, pattes thoraciques, abdominales, fausses pattes, etc., peu importe; le point capital est qu'ils sont postérieurs à la forme Nauplius; qu'ils constituent évidemment une acquisition ultérieure transmise par hérédité et variable dans son essence, tandis que les caractères du Nauplius, étant les caractères primitifs de la souche, ont une fixité remarquable.

Or, si nous nous rappelons que ce sont justement ces appendices du Nauplius, qui résistent le mieux à la transformation par l'influence du parasitisme, tandis que les appendices ajoutés aux membres primitifs par la croissance ultérieure sont des plus variables dans les deux familles examinées, nous arrivons à une conclusion plus générale, savoir: *Que les organes acquis pendant le développement larvaire sont aussi les plus accessibles à la transformation par le parasitisme, ou, mieux encore, que les organes cèdent à l'adaptation dans l'ordre inverse à celui suivant lequel ils ont fait leur apparition pendant le développement larvaire.*

C'est là une conclusion qui pourrait paraître paradoxale

au premier abord. On est tellement habitué de faire dépendre de la fonction l'aptitude à la transformation, de faire porter les changements d'abord sur les organes locomoteurs, puis sur ceux des sens, etc., qu'on peut s'étonner à juste titre de voir rattachée l'adaptation à des faits embryogéniques, à l'ordre de succession dans lequel apparaissent les organes.

Je suis loin de nier l'influence de la fonction, mais je dois la considérer, dans le cas restreint qui nous occupe, comme secondaire. Elle joue sans doute son rôle dans la disparition de l'œil primitif (les mâles seuls des Chondracanthes ont un œil; les femelles et tous les Lernaeopodides mâles et femelles sont aveugles); elle peut jouer aussi son rôle dans la transformation des pattes abdominales, natatoires dans les Copépodes libres, et qui sont transformées les premières; mais elle n'est pas dominante. Je m'appuie ici sur le fait que dans les Copépodes libres la fonction motrice des pattes natatoires est seulement transmise; que la locomotion primitive réside dans les membres originaires du Nauplius, devenant secondes antennes des organes buccaux, et passe seulement aux pattes postérieures à mesure que celles-ci se développent. Je m'appuie encore sur la persistance de la conformation du dernier segment caudal.

Nous voyons, chez les Nauplius de nos parasites, deux soies, et une indication de séparation médiane par la fente de l'anus; nous voyons ces deux pointes, entièrement inutiles pour la locomotion, persister chez les adultes mâles et les femelles, sous forme d'appendices mous, pointus, n'ayant aucune fonction apparente. Ce n'est que chez quelques mâles de Chondracanthides qu'on ne les retrouve plus.

Je suis loin cependant de vouloir formuler la conclusion ci-dessus comme loi générale. Il s'agira de la vérifier sur d'autres groupes, si possible; on verra alors si elle s'applique seulement au groupe que j'ai étudié plus particulière-

ment ou si elle s'étend plus loin. Mais, telle qu'elle se présente, elle peut nous servir à une autre série de recherches.

J'ai dit, au commencement, que les parasites doivent être considérés comme des animaux originellement libres et adaptés au parasitisme par une longue série de générations. Or, si tel est le cas, il faudra se rattacher, dans la recherche des parents encore libres des parasites, aux organes qui résistent le mieux à l'influence de l'adaptation et qui découlent des organes du Nauplius. Il faut donc, quant à nos Crustacés, rechercher les types qui présentent des antennes et des organes buccaux similaires et négliger les organes parus plus tard, les pattes natatoires.

Je crois être arrivé à un résultat pour la famille des Chondracanthides. Elle se rattache, quant à l'organisation des antennes et des pièces buccales, aux Ergasilides, parasites aussi, mais munis de quatre paires de pattes natatoires et par ceux-ci aux Corycaeïdes, libres, munis en outre d'yeux souvent fort remarquables. J'ai consigné mes conclusions dans le mémoire cité. Il serait trop long d'entrer ici dans des détails. Quant aux Lernaeopodides, j'avoue franchement que je cherche encore leurs parents libres et que je ne saurais indiquer, jusqu'à présent, à quel groupe de Copépodes libres on pourrait les associer avec quelque certitude.

---