

INTRODUCTION

Les Crustacés parasites ont suscité, depuis plus d'un siècle, un intérêt constant et souvent passionné de la part des biologistes. Ils ont occupé une place de choix dans les travaux de nombre d'entre eux : à chaque époque, des chercheurs, quelle que soit la diversité de leurs centres d'intérêt individuels et des problèmes qu'ont fait naître peu à peu les connaissances préalablement acquises, ont trouvé dans leur étude à la fois une source intarissable d'étonnement et des champs d'investigation d'une grande richesse.

Les Rhizocéphales, dont le nom suffit à évoquer les temps héroïques de la Zoologie, comptent parmi les plus remarquables de ces parasites et n'ont cessé de jouir d'une faveur toute particulière auprès des naturalistes. Les errements des premiers auteurs, depuis Cavolini (1787), rappelés par Delage (1884), puis par Smith (1906), témoignent assez des difficultés qu'offraient leur interprétation et l'établissement de leur cycle. Mais, en 1884, Yves Delage, dans une des études biologiques les plus neuves, les plus méticuleuses et les plus complètes qui aient jamais été réalisées, publiait son « Evolution de la Sacculine », qui, par la qualité et la précision des observations relatées, demeure le document princeps de nos connaissances actuelles sur les Rhizocéphales.

Dans ce mémoire magistral, Delage établissait notamment que la Sacculine passe par un stade d'endoparasitisme complet (Sacculine interne) et que la fixation de la cypris et la pénétration de la larve kentrogone se font à la base d'une soie, n'importe où, à l'exception de la surface ventrale de l'abdomen, sur le crabe hôte, c'est-à-dire en un point totalement indépendant du lieu de sortie de la Sacculine externe.

Ces faits, que n'avaient prévus aucun des devanciers ni aucun des contemporains de Delage, sont depuis longtemps devenus classiques. Ils ont été pleinement confirmés par Smith dans sa belle monographie des Rhizocéphales du Golfe de Naples (1906) et par tous les auteurs plus récents. Quant à la célèbre et violente controverse qui s'engagea entre Giard et Delage (1886-1891), Giard niant que la Sacculine soit jamais réellement interne et soutenant, sans argument objectif, que la cypris se fixe à l'emplacement même où se développe la Sacculine, elle témoigne de l'aveuglement auquel peut conduire la fanatique passion d'avoir raison.

Le travail de Delage exerça une impression si profonde sur les Zoologistes que ses conclusions relatives aux Sacculinidae, étendues par Smith aux Peltogasteridae, furent très vite intégrées dans la définition même du sous-ordre entier des Rhizocéphales ; cette généralisation un peu hâtive eût sans doute été désavouée par Delage lui-même, puisqu'il écrivait (1884, p. 420), à propos d'un autre problème il est vrai, « qu'on ne saurait être trop circonspect dans la généralisation ».

En fait, la découverte ou l'étude de genres malheureusement rares de Rhizocéphales ou du moins proches parents de Rhizocéphales devait montrer, au cours des soixante dernières années, que l'homogénéité de ce sous-ordre était beaucoup moins grande qu'on aurait pu l'espérer : *Thompsonia*

Kossmann, 1872, étudié par Häfele (1911-1912), puis par Potts (1914-1915), *Thylacoplethus* Coutière, 1902, décrit sommairement et mis aujourd'hui en synonymie avec *Thompsonia*, *Mycetomorpha* Potts, 1905, *Duplorbis* Smith, 1906, parasite d'un Isopode (généralement classé en *incertae sedis* au voisinage des Rhizocéphales, mais qui est presque sûrement un représentant authentique de ce groupe) soulevaient des problèmes très difficiles touchant leur interprétation anatomique et biologique. Dès 1911, Häfele introduisait dans son mémoire sur *Thompsonia* l'idée que le cycle de ce genre ne devait pas être obligatoirement considéré comme identique à celui de la Sacculine ; bien que l'hypothèse de Häfele d'un développement *in situ* de *Thompsonia* n'ait pas été étayée par des observations suffisantes, une prise de position explicite contre une généralisation trop extensive du cycle de la Sacculine devait être exprimée par Guérin-Ganivet dans un mémoire consacré à la Systématique des Rhizocéphales (1911). Mais, depuis cinquante ans que ces réserves ont été formulées, aucune démonstration formelle de l'existence d'un cycle de Rhizocéphale ne comportant ni larve kentrogone, ni stade endoparasite, ni divergence entre le point de fixation larvaire et le point de développement du Crustacé mûr, n'a été apportée.

Il faut cependant remarquer que dans la querelle entre Giard et Delage, la position de Giard n'est devenue absurde que dans la mesure où il s'est obstiné à méconnaître des faits que la logique pure ne lui avait pas permis de prévoir. Mais, comme l'écrit Delage (pp. 419 et 558), « la nature s'observe, elle ne se devine pas ».

C'est au cours de l'examen d'un échantillon de population de *Chthamalus stellatus* (Poli) prélevé à l'occasion d'un travail écologique, sur la face Nord de l'Île Verte, en face du laboratoire de Roscoff, que j'eus la chance d'observer, pour la première fois au cours de l'été 1955, le nouveau Rhizocéphale, complètement ectoparasite, qui fait l'objet de ce mémoire et que j'ai décrit sommairement, en 1957, sous le nom de *Chthamalophilus delagei* n.g., n.sp.

Je n'ai pu déterminer immédiatement les affinités zoologiques de ce parasite : le fait que son hôte soit un Cirripède, l'absence de racines, l'état immature des larves chez tous les premiers individus récoltés, la simplification extrême de l'organisme m'en ont empêchée. C'est seulement l'année suivante, lors d'un autre séjour à la Station Biologique de Roscoff, que de nouvelles recherches m'ont permis de trouver, près de la pointe de Blosson, une population de Chthamales particulièrement riche en parasites et, dans la cavité incubatrice de certains d'entre eux, des cypris incontestables.

J'ai abordé l'étude du *Chthamalophilus* sans idée préconçue, et ce n'est qu'après des observations minutieuses et répétées, pratiquées aux stades de développement les plus variés, que j'ai acquis la conviction que *Chthamalophilus* était un parasite complètement externe, malgré les apparences. Le soin et le temps que j'ai mis à établir ce fait essentiel tiennent autant à l'admiration que m'inspire le travail de Delage qu'à l'importance du problème soulevé.

Le nom générique *Chthamalophilus* rappelle l'inféodation du parasite au Chthamale ; en choisissant *delagei* comme un nom spécifique, j'ai tenu à rendre hommage à celui dont l'œuvre m'apparaît de plus en plus comme un inégalable modèle.

Aucun indice ne permet *a priori* de distinguer des autres les Chthamales infestés. C'est sans doute ce qui explique que le *Chthama-*

lophilus, dissimulé dans la chambre incubatrice de son hôte, ait échappé si longtemps à la perspicacité des chercheurs. Cette disposition entraîne d'ailleurs un inconvénient grave : il faut sacrifier l'hôte pour découvrir le parasite. Toute tentative d'élevage est dès lors vouée à l'échec.

La petite taille du parasite ne permet, d'autre part, qu'une dissection sommaire qui renseigne tout au plus sur son stade de développement. Dans ces conditions, seule était applicable la technique des coupes sériées.

Il pourra paraître assez vain de prétendre reconstituer la biologie d'une espèce à partir d'états statiques. Mais on peut imaginer que, si ces états sont suffisamment nombreux et suffisamment voisins les uns des autres pour former, une fois classés, une chaîne continue, l'ensemble finira par constituer une sorte de film qui autorisera les déductions biologiques d'une manière tout aussi légitime qu'aurait pu le faire la succession des observations réalisées sur le vivant au cours d'un élevage.

Cette méthode n'est évidemment applicable que dans la mesure où le matériel étudié est suffisamment riche. *Chthamalophilus*, fort heureusement, n'est pas un parasite rare ; c'est même, sans doute, étant donné le taux du parasitisme et la densité des populations de Chthamales, le plus abondant des Rhizocéphales de la région de Roscoff. Plus d'un millier de parasites ont été examinés à l'occasion du présent travail.

Quant à la classification des stades observés, elle n'a posé de problèmes difficiles que pour l'établissement des cycles ovogénétique et spermatogénétique ; cependant, le déroulement de ces cycles a pu être assez facilement mis en relation avec les différentes étapes du développement embryologique qui se succèdent dans la cavité incubatrice du parasite et fournissent des points de repère précis, permettant une sériation rigoureuse des états successifs.

Le plan que j'ai adopté dans cette monographie de *Chthamalophilus delagei* est conforme, dans son esprit, à celui qu'avait suivi Delage.

Dans une première partie, je décrirai le *Chthamalophilus* adulte. Une seconde partie sera consacrée à l'étude du développement du parasite depuis le stade œuf ; j'envisagerai successivement l'embryologie jusqu'à la libération de la cypris, la fixation de cette larve, la différenciation du nucléus, son extrusion et les modifications qui marquent le passage de l'état juvénile à l'état adulte. Je traiterai dans une troisième partie des problèmes biologiques relatifs à l'espèce, c'est-à-dire de la croissance et de la mue, des rapports avec l'hôte, de la localisation géographique, de la fréquence et du parasitisme multiple. Je réserverai le chapitre de conclusion à la discussion systématique qu'impose la découverte de *Chthamalophilus* : j'y propose une modification, devenue inéluctable, de la définition et de la classification des Rhizocéphales. Cette analyse fait apparaître les nombreuses lacunes qui entachent encore nos connaissances sur beaucoup d'espèces de ce groupe.