

Centenaire de la Station biologique de Roscoff
Séance du mardi matin 4 juillet 1972

LES RHIZOCÉPHALES

par

Jacqueline Bocquet-Védrine

Laboratoire de Génétique évolutive et de Biométrie, C.N.R.S. de Gif-sur-Yvette

« Prenez la Sacculine, on croit la connaître, on ne la connaît pas. »
Tel est le conseil que donnait, en 1881, le Professeur Lacaze-Duthiers, fondateur de la Station biologique de Roscoff, à un jeune professeur à la Faculté des Sciences de Caen, Yves Delage, en quête d'un matériel local dont l'étude serait féconde. Lacaze-Duthiers venait, par cette petite phrase, d'instaurer dans son laboratoire une tradition d'intérêt pour les Rhizocéphales qui s'est maintenue depuis cent ans.

A. LES RHIZOCÉPHALES ET LEUR CYCLE.

C'est l'existence de deux organogenèses successives, dont la première précède l'éclosion de la larve, tandis que la seconde, marquant le début de la phase parasitaire, n'affecte qu'un îlot de cellules infestantes, provenant de la cypris, qui semble être le trait le plus caractéristique du cycle des Rhizocéphales, dans l'état actuel de nos connaissances.

Trois exemples, étudiés plus particulièrement à Roscoff, montreront en effet que ce cycle présente des variantes, liées au caractère solitaire ou multiple des sacs viscéraux, au caractère interne ou externe de l'infestation elle-même.

I. Cycle de *Sacculina carcini* Thompson

Publié en 1884, après trois ans de recherches, le mémoire de Delage, l'« Evolution de la Sacculine », demeure l'un des travaux les plus classiques de la Zoologie mondiale. En dépit de l'énorme volume des informations qu'il apporte, bien peu des résultats qui y sont énoncés ont été infirmés. Si la forme paraît avoir un peu vieilli, la rigueur des observations, le recours constant au contrôle expérimental, la richesse de l'argumentation dans les discussions, constituent toujours un modèle.

Mettant un terme définitif aux querelles byzantines qui l'opposaient à Giard, balayant d'un seul coup les idées préconçues et les hypothèses sans fondement, Delage y établit d'une manière irréfutable quel est l'incroyable cycle de la Sacculine. Il est sans doute l'un des premiers à avoir fait appel à la méthode expérimentale et à l'élevage des animaux au laboratoire, et par là, le premier sûrement à avoir montré quels sont la vocation et l'intérêt essentiel des laboratoires maritimes.

Il parvient à élever les larves de la Sacculine, les met en contact avec de jeunes crabes venant de muer, constate leur transformation en larves kentrogones, l'injection de leur contenu dans l'hôte. Il dissèque les crabes, retrouve la masse cellulaire injectée, nomme « nucleus » la formation centrale correspondant à l'ébauche du futur sac externe. Il suit la migration du parasite dans l'hôte, ainsi que la différenciation progressive du sac, assiste enfin à la sortie de celui-ci à l'occasion d'une mue du crabe.

Faisant appel à une technique toute récente, l'Histologie, il donne de l'anatomie du sac externe une description qui reste valable.

Delage s'interroge longuement sur le rôle joué éventuellement par les cypris groupées autour du cloaque, encore obturé par un bouchon de chitine, des jeunes sacs externes venant d'éclore. Le caractère saisonnier du cycle (les jeunes sacs apparaissent au printemps) le frappe. Il suggère que les Sacculines âgées de l'année précédente pourraient donner naissance à des mâles nains fécondant la première ponte des jeunes sacs dont les « testicules » sont obturés par des bouchons de chitine. Nous verrons que ce problème de la sexualité des Rhizocéphales n'a rien perdu de son actualité. L'étude anatomique du sac conduit Delage à définir le plan de symétrie et à constater qu'il est constamment perpendiculaire à celui de l'hôte. Il définit les glandes collatérales et explique leur rôle dans la formation des cordons d'œufs. Il met en corrélation l'activité de ces glandes avec la mue et le cycle ovogénétique. Enfin, il identifie le système nerveux dont il montre la formation, tardive d'ailleurs, au cours de l'embryogenèse secondaire, à partir d'une invagination épithéliale. Yves Delage envisage, dans son mémoire, de procéder à une étude du développement embryologique qui ne verra jamais le jour. Le mémoire de Delage se termine par des considérations systématiques dans lesquelles il propose de substituer au terme de Rhizocéphales celui de Kentronides.

Après 1884, Delage ne publiera sur les Rhizocéphales que quelques courtes notes (1886, 1889, 1900). Son immense contribution à la connaissance du groupe restera essentiellement ce travail monolithique, presque parfait, que constitue « l'évolution de la Sacculine », et qui semble avoir assouvi la curiosité de son auteur.

II. Cycle de *Chlorogaster sulcatus* (= *Peltogasterella sulcata*).

S'il nous paraît aujourd'hui tellement évident que la multiplicité des sacs viscéraux ne soit, chez *Peltogasterella*, que la conséquence d'une infestation initiale unique et non celle d'une infestation multiple, c'est probablement en raison du soin, de la précision et de l'élégance qu'a apportés Pérez à le démontrer, dans la série de notes qu'il a

consacrées à l'étude du cycle de cette espèce (Pérez 1928 *b*, 1930, 1931 *a*, *b*, *c*, *d*, *e*, *f* et 1932 *c*).

Disséquant son matériel avec un soin méticuleux, il donne d'abord de la topographie des racines une description précise. En dépit de l'existence d'un système radicaire sinon individualisé, du moins bien structuré pour chaque sac, il ne manque pourtant pas de noter le synchronisme de développement de ces sacs et de leurs pontes. Cet argument, contre lequel on peut invoquer l'arrivée par nuages des cypris, lui paraît insuffisant pour prouver l'infestation unique du Pagure. Il va alors avoir recours à une démonstration statistique en construisant le polygone de fréquence du nombre des sacs, et établir ainsi, d'une manière indiscutable, que l'infestation se réalise par l'inoculation d'une seule cypris.

Il étudie le remplacement par vagues des sacs viscéraux qui n'incubent qu'une seule ponte, précise leur développement interne et leur processus de sortie.

III. Cycle de *Chthamalophilus delagei* J. Bocquet-Védrine.

Le cycle de la Sacculine, établi par Delage sur la seule espèce *Sacculina carcini* et confirmé par Smith (1906), apparut d'abord à tous comme parfaitement généralisable à l'ensemble du groupe des Rhizocéphales. Néanmoins, dès 1911, Häfele et Guérin-Ganivet auront le mérite de remettre en cause cette conception. Pour ce dernier auteur notamment, « rien ne prouve qu'une espèce passant à un moment donné par le stade kentrogone ne restera pas fixée à son hôte au point même où le dard aura perforé les téguments, de sorte qu'on peut fort bien concevoir, *a priori*, qu'il puisse exister certains Rhizocéphales Kentrogonides qui ne passent jamais, au cours de leur évolution, par le stade de Rhizocéphale interne » ; d'autre part « on peut affirmer que les Akentrogonides ne peuvent avoir de stade interne à un moment quelconque de leur existence ».

La découverte de *Chthamalophilus delagei* (J. Bocquet-Védrine, 1957, 1961), Rhizocéphale externe, parasite du Cirripède Operculé *Chthamalus stellatus*, devait montrer le bien-fondé de ces vues.

Jusqu'en 1957, tous les Rhizocéphales décrits (si on excepte *Duplorbis* dont la connaissance est rudimentaire, et qu'il convient par conséquent de laisser en *incertae sedis*) étaient parasites de Décapodes, si bien que cette infestation constituait un caractère classiquement inclus dans la définition du groupe. L'existence d'un Rhizocéphale parasite du Cirripède devait faire apparaître également le côté abusivement restrictif de cette définition.

Le cycle de *Chthamalophilus delagei* diffère profondément de celui de la Sacculine. La larve qui éclôt au stade cypris (ce qui n'est pas une exception chez les Rhizocéphales) est morphologiquement très dégradée. Elle ne possède plus qu'une seule paire d'appendices, les antennules, qui conserve une structure normale. Incapable de nager, elle est immédiatement réinfestante.

Le parasite demeure externe. Cette caractéristique est naturellement incompatible avec une migration dans l'hôte.

La phase endoparasitaire de la Sacculine est ici remplacée par une phase infère qui en est l'homologue et au cours de laquelle se différencie le nucléus. Le parasite, durant cette période, est enfermé dans une crypte résultant du refoulement du tégument de l'hôte et obturée par un opercule chitineux sécrété par le parasite lui-même. Lors de l'extrusion, l'opercule s'ouvre pour laisser passer le jeune sac dont la structure définitive n'est d'ailleurs pas encore acquise.

Le système racinaire est ici remplacé par une masse globuleuse, plus ou moins lobée, qui demeure externe.

Le sac viscéral possède une structure anatomique très simplifiée par rapport à celle de la Sacculine. Il ne comporte en effet qu'un seul organe différencié, l'ovaire, relié à la paroi en position opposée au pédoncule par un mésentère, creusé d'un canal qui fait communiquer avec l'extérieur la cavité incubatrice.

Il n'existe aucun organe assimilable à un testicule. Néanmoins, *Chthamalophilus* se reproduit exclusivement par autofécondation. Les éléments germinaux mâles bourgeonnent à partir de la paroi du sac peu après son extrusion et sont libérés dans la cavité incubatrice sous forme d'ilôts qui assureront la fécondation des pontes successives.

Bien que l'infestation expérimentale n'ait pu être réalisée, il semble certain que le stade kentrogone, si caractéristique du cycle de la Sacculine, ne se réalise pas chez *Chthamalophilus delagei*. Dans ces conditions, il est apparu légitime de recréer, pour accueillir ce nouveau genre, le sous-ordre des Akentrogonides.

La découverte d'un second Rhizocéphale parasite de Cirripède Operculé à Arcachon, *Boschmaella balani* (J. Bocquet-Védrine, 1967, 1968) qui, tout en se développant *in situ*, passe par une phase endoparasitaire, montre que l'ère des recherches systématiques sur les Rhizocéphales n'est probablement pas close.

IV. Le devenir des racines de *Peltogaster paguri* Rathke, après la chute du sac viscéral

Après avoir très remarquablement décrit la structure des racines chez *Peltogaster paguri*, Pérez (1941) s'est longuement penché sur la curieuse évolution dont elles sont le siège, après la chute du sac. Loin de se résorber, en effet, le système racinaire présente souvent, chez cette espèce, l'apparition d'une poussée d'ovaires multiples discontinus.

« Je suis enclin, écrit Pérez, à considérer comme vraisemblable la naissance des ovaires sur place, à partir du tissu même des racines. S'il en est bien ainsi, le *Peltogaster* fournirait un remarquable exemple d'une différenciation tardive de la lignée germinale. »

L'étude du développement endoparasitaire de *Boschmaella balani* et des possibilités de multiplication végétative propres à cette espèce ont conduit aux mêmes conclusions (J. Bocquet-Védrine et J. Parent, sous presse).

B. SEXUALITÉ DES RHIZOCÉPHALES.

Le problème de l'hermaphrodisme vrai et de l'autofécondation éventuelle, chez certains Crustacés parasites, est l'un des plus controversés actuellement.

Très anciennement posée chez la Sacculine (Müller, 1863), nous avons vu en quels termes prudents, souvent dubitatifs, Delage (1884) traite de cette question.

D'après Reinhard (1942), les cypris fixées autour du cloaque de *Peltogaster paguri* injectent, dans la cavité palléale des jeunes sacs, leur contenu qui émigre jusqu'aux testicules en remontant le canal déférent. Là, elles seraient susceptibles de produire des spermatozoïdes qui, se mélangeant à ceux du testicule de l'hermaphrodite, participeraient à la fécondation de la première ponte.

Veillet (1943, 1945) trouve, chez *Triangulus galathea* (= *Lernaeodiscus galathea*), deux types de larves qui diffèrent par leur taille et il attribue ce fait à un dimorphisme sexuel.

Une série de travaux plus récents, entrepris par des auteurs japonais, chez *Peltogasterella socialis*, *Peltogaster paguri* et *Sacculina senta* (Ichikawa et Yanagimachi, 1958 ; Ichikawa et Yanagimachi, 1960 ; Yanagimachi, 1961 *a* et *b* ; Yanagimachi et Fujimaki, 1967) a conduit à une conception radicalement gonochorique de la sexualité des Rhizocéphales, admise actuellement par la plupart des auteurs. Les « testicules » ne seraient plus alors que des réceptacles séminaux hébergeant les véritables cellules sexuelles mâles qui proviendraient uniquement des mâles cypridiens. Assez hâtivement généralisé à l'ensemble des Rhizocéphales, ce résultat n'a fait l'objet d'un contrôle expérimental que chez *Peltogasterella*, dont il suffit de connaître la biologie pour affirmer que la tâche n'était pas facile.

Sans nier le rôle que peuvent éventuellement assumer, dans la fécondation des pontes, les mâles cypridiens (sur lesquels nous ne possédons pour le moment aucune information), on peut faire quelques réserves sur l'interprétation de la structure histologique des testicules donnée par les auteurs japonais, tout particulièrement chez *Sacculina senta*. Des observations personnelles encore inédites, pratiquées chez *Sacculina carcini*, m'ont amenée à penser, en effet, que quelques confusions avaient pu conduire ces auteurs à voir des cypris là où il n'y en a pas et à attribuer la signification de « cellules cypridiennes » à une simple invagination de l'épithélium de la cavité incubatrice dans la lumière des testicules, chez les individus juvéniles.

C. LES RAPPORTS DU PARASITE ET DE L'HÔTE.

La Sacculine exerce sur son hôte, tant du point de vue de la croissance et de la mue que du point de vue de la sexualité, des effets spectaculaires dont l'analyse a fait l'objet de très nombreux travaux. A Roscoff, le pourcentage des *Carcinus maenas* parasités par la Sacculine est de 20 p. 100 environ (Bourdon, 1963). Ce taux relativement faible explique que les chercheurs français qui se sont intéressés à ces problèmes n'aient effectué à Roscoff que des séjours assez sporadiques, les populations méditerranéennes offrant l'avantage de présenter des taux de parasitisme beaucoup plus élevés. Néanmoins, en raison de l'importance et de l'actualité de ces recherches, il ne saurait être question de ne pas en donner ici au moins un bref aperçu. En effet, les découvertes récentes en matière d'endocrinologie des Crustacés (particulièrement découverte de la glande de mue par Gabe, 1953 et découverte de la glande androgène par Charniaux-Cotton, 1954), en modifiant l'optique dans laquelle on pouvait envisager ces problèmes, leur ont donné un regain d'intérêt certain.

1. Action de la Sacculine sur la croissance et la mue de son hôte.

La Sacculine n'inhibe la mue de son hôte qu'à partir du moment où le sac viscéral est externe (Delage, 1884). Cependant, au cours de sa phase endoparasitaire, elle exerce une action certaine sur la croissance du crabe, dont elle augmente l'intervalle de mue (G. Smith, 1906) et dont elle fait tomber le taux de croissance de 30 à 20 ou même 10 p. 100 lors des exuviations qui précèdent l'extrusion du sac viscéral (Veillet, 1945).

Il était naturel d'imputer, à l'époque de Delage, l'inhibition de la mue aux seules perturbations métaboliques que ne manque pas d'entraîner la présence d'un parasite qui, devenu externe, se développe rapidement et prépare une succession de pontes abondantes. Néanmoins, ce que nous savons aujourd'hui du contrôle hormonal de la mue permet de poser le problème en termes assez différents (Veillet, 1955). Une première hypothèse consistait, en effet, à se demander si l'éventuelle invasion de la glande Y par les racines de la Sacculine ne mettait pas cet organe dans l'incapacité de fonctionner. Veillet (1955) a pu contrôler, sur un lot d'une centaine de crabes infestés, que les racines de la Sacculine ne pénètrent qu'exceptionnellement dans ces glandes. Une seconde hypothèse, plus nuancée, conduit à supposer que la Sacculine soustrait du milieu intérieur du Crabe l'hormone elle-même ou même un intermédiaire chimique indispensable à sa formation. Pour le moment, il n'existe aucun argument expérimental décisif en faveur de cette conception (Frentz, 1960).

Les travaux de G. Cornubert (1954) ont montré que l'excision du sac externe de la Sacculine n'entraîne pas chez l'hôte la reprise de la mue. De même, la seule ablation des pédoncules oculaires, qui a pour effet de stimuler le métabolisme du Crabe, ne suffit pas à

provoquer la mue des animaux parasités. Cependant, l'ablation simultanée du sac viscéral de la Sacculine et des pédoncules oculaires de son hôte conduit à la reprise des exuviations chez ce dernier.

L'inhibition de la mue de leurs hôtes par les Rhizocéphales n'a pas un caractère général. Les *Peltogaster* n'inhibent pas la mue des Pagures qui les hébergent (Veillet, 1945). Pérez (1935) a même établi que, chez *Peltogasterella sulcata*, parasite d'*Eupagurus cuanensis*, l'évolution cyclique normale du Rhizocéphale et la sortie par vagues des sacs viscéraux, sont assurées par la répétition périodique des mues de l'hôte.

2. Action des Rhizocéphales sur les caractères sexuels de leurs hôtes et modifications de l'hémolymphe des Crabes sacculinés.

Par une sorte de compensation du sort, c'est à Giard que devait revenir l'honneur de mettre en évidence les effets du parasitisme par les Rhizocéphales sur les caractères sexuels secondaires de leurs hôtes et d'ouvrir par là une voie de recherche particulièrement féconde (Giard, 1887).

Cette action se manifeste précocement, c'est-à-dire au cours de la phase endoparasitaire.

J'emprunte à R. Frentz (1960), qui les a excellemment résumés pour l'espèce la plus étudiée, *Carcinus maenas*, l'exposé des faits généraux relatifs à ce problème et celui des différentes tendances interprétatives qui ont pu en être données.

Les mâles, sur lesquels la Sacculine a eu le temps d'agir longuement, sont féminisés dans la plupart de leurs caractères sexuels. Ces modifications affectent le céphalothorax aussi bien dans sa forme générale que dans ses détails ornementaux. On voit même apparaître, face ventrale, les orifices génitaux femelles au niveau du VI^e segment thoracique. Souvent les pinces sont réduites par rapport à celles des mâles normaux. L'abdomen triangulaire s'élargit, s'arrondit pour acquérir un aspect femelle typique. De plus, les segments abdominaux III, IV et V, soudés chez le mâle et articulés chez la femelle, acquièrent rapidement cette dernière disposition chez les mâles parasités. Les pléopodes aussi subissent des transformations profondes qui tendent à les rapprocher du type femelle. On assiste même à l'apparition d'appendices supplémentaires comparables, dans une certaine mesure, à des pléopodes femelles typiques.

Les mâles ainsi atteints perdent encore leur humeur combative, leur instinct sexuel s'affaiblit et ils deviennent inaptes à la reproduction.

Remarquons toutefois que ces modifications n'apparaissent pas d'emblée, qu'elles s'accroissent à chaque mue, si bien que les animaux les plus féminisés sont généralement ceux qui ont pu muer le plus souvent avant la sortie de la Sacculine. Elles se manifestent aussi dans un certain ordre qui est inverse de celui de leur différenciation.

Les gonades elles-mêmes n'échappent pas à l'action du parasite. Chez les Crabes atteints de longue date, les testicules sont réduits, mais la spermatogenèse persiste toujours et, contrairement à ce qui se passe dans les genres *Inachus* et *Eriocheir*, jamais on n'a signalé d'ovo-testis ou d'ovaires chez *Carcinus maenas* mâles. Ajoutons enfin que les canaux déférents subissent quelquefois des altérations mélaniques.

Bien que leur intérêt soit moindre, mentionnons l'existence de transformations chez les femelles envahies par la Sacculine. A. Veillet (1945) a bien attiré l'attention sur le fait que leur abdomen s'élargit plus et plus rapidement que celui des femelles indemnes juvéniles et qu'il peut devenir plus large que celui des femelles normales...

Cet élargissement s'accompagne chez les femelles impubères de quelques autres modifications : l'abdomen se creuse en auge, se décroche du céphalothorax, se borde de soies et se pigmente suivant le type femelle adulte. A taille égale, on observe aussi une réduction des pléopodes chez les individus parasités.

Au début du parasitisme, l'ovogenèse n'est pas inhibée, mais l'accumulation du vitellus dans les ovules ralentit et la vitellogenèse cesse lorsque la Sacculine devient adulte et édifie ses propres pontes.

La première interprétation qui se présente à l'esprit se base sur la constatation d'une réduction des gonades chez les sujets parasités. Elle consiste à supposer une relation de cause à effets entre cette atrophie et les modifications des caractères sexuels externes. C'est elle qui a amené A. Giard (1887) à parler de « castration parasitaire » et à nous léguer cette locution très expressive, mais non fondée. En effet, il arrive fréquemment que des crabes mâles soient féminisés sans que pour autant leurs testicules soient altérés... Une deuxième tentative d'explication est fournie par G. Smith (1910, 1911, 1913) qui voit l'origine des modifications sexuelles consécutives au parasitisme dans une perturbation du métabolisme lipidique des Crabes. Ces vues sont partagées par G.C. Robson (1911), B.W. Tucker (1930), T.E. Hugues (1940)...

Beaucoup plus clairvoyantes sont les vues de R. Courrier (1921) qui, observant avec justesse l'absence de corrélation entre le degré de féminisation des caractères sexuels et celui de l'altération des gonades, suggère que, si l'action de la Sacculine s'exerce par l'intermédiaire d'une glande, celle-ci ne peut être qu'indépendante des testicules...

Une autre tendance interprétative est celle dirigée par R. Goldsmith (1931) et reprise par G. Reverberi (1944-1945) et E.G. Reinhard (1956). D'après elle, la féminisation parasitaire des Crustacés mâles doit être considérée comme un cas d'intersexualité dû à l'action perturbatrice du parasite sur des potentiels génétiques ♂ et ♀... »

On doit à Veillet (1945) une théorie plus synthétique, selon laquelle les caractères sexuels des hôtes, génétiquement déterminés, sont influencés sur place par l'intermédiaire du milieu intérieur. Ce dernier, modifié par le parasitisme, aurait ainsi les mêmes effets qu'un changement de constitution chromosomique.

Il ne saurait être question de citer ici l'ensemble des publications, très nombreuses, consacrées aux différents aspects de ce problème. Je me contenterai d'insister plus particulièrement sur les travaux des chercheurs qui, séjournant à Roscoff, ont contribué à y maintenir une tradition aujourd'hui presque séculaire.

a) Modifications morphologiques des hôtes

Après Giard (1887), Smith (1906) et Potts (1909), Pérez (1935) apportera sa contribution à l'étude de la modification des caractères sexuels secondaires chez les Crustacés Décapodes hébergeant des Rhizocéphales.

Cependant, une connaissance très approfondie de la morphologie des Décapodes et de leurs caractères sexuels, la découverte de la « mue de puberté » chez les Crabes (Pérez, 1928 a) confèrent ici d'emblée à Pérez, une indiscutable supériorité sur ses prédécesseurs.

Chez *Galathea squamifera*, il constate la féminisation des mâles parasités par *Triangulus perezii* (1926, 1935), les pléopodes 3 et 5 présentant des caractères intermédiaires entre les formes typiques du mâle et de la femelle adultes.

Chez *Eupagurus prideauxi*, il signale l'apparition de pléopodes chez le mâle qui en est normalement dépourvu.

Chez *Pagurus cuanensis* (1935), il mentionne que la présence d'un *Chlorogaster* interne est révélée, chez les mâles, non seulement par la présence de pléopodes féminisés, mais aussi par des modifications de la sétosité (1932 a).

Chez *Diogenes pugilator*, parasité par *Septosaccus cuenoti*, il montre de même que l'examen attentif de la sétosité permet de conclure à une féminisation des mâles (1932 b, 1935), même si le phénomène est, ici, particulièrement discret.

Chez *Macropodia rostrata*, parasité par *Drepanorchis neglecta*, il constate que la féminisation des mâles peut présenter tous les degrés et interprète très bien ce fait en l'imputant à l'état sexuel du Crabe au moment où se réalise l'infestation (1927, 1929).

Enfin, chez *Pachygrapsus marmoratus* (1933), il découvre que la Sacculine exerce également sur la femelle une action incontestable, « les femelles sacculinées étant à un degré de féminité en avance sur leur taille ».

Veillet (1945), travaillant plus particulièrement à Sète, devait donner une analyse plus détaillée des modifications des caractères sexuels secondaires des Décapodes parasités par les Rhizocéphales et surtout en fournir une expression biométrique.

b) Recherches biochimiques et immunologiques

L'hypothèse de Smith (1906), relative au retentissement sur le métabolisme lipidique des Crabes parasités par les Sacculines, ouvrira l'ère des recherches biochimiques sur les Rhizocéphales.

Il faudra le très beau et très important travail de Frenzt (1960), pour démontrer que le « parasite ne modifie pas significativement le taux d'acides gras de son hôte sauf, peut-être, au moment de la sortie du sac viscéral et de la première croissance de celui-ci. En tout cas, constatation essentielle, une telle action n'existe pas tant que le parasite est interne ». L'action de la Sacculine sur les caractères sexuels secondaires de l'hôte se manifestant précisément au cours de la phase endoparasitaire, l'hypothèse de Smith se trouve infirmée. L'analyse chromatographique et électrophorétique de l'hémolymphe de *Carcinus maenas* sains a conduit Frenzt à définir trois fractions protéiques (une fraction distale, une fraction intermédiaire et une fraction proximale, définies chacune par rapport à leur ligne de départ). Tenant compte à la fois de l'étape d'intermue, du facteur saisonnier et des conditions physiologiques particulières créées par la vitellogenèse des femelles, Frenzt fournit, de la variation de ces fractions, une analyse précise. A partir de ces données, il montre que le parasite interne, comme le parasite externe, diminuent de façon sensible l'importance de la distale et raréfient la fraction intermédiaire, l'action chez les animaux plus gros étant moins caractérisée.

Les Crabes sacculinés constituent également l'un des premiers matériels utilisés pour les recherches immunologiques chez les Invertébrés.

Jean Cantacuzène aura, dès 1913, le mérite d'être, dans ce domaine, un véritable précurseur. Robert Lévy (1923 et 1924) tentera également de mettre en évidence une réaction d'immunité chez les Crabes parasités et d'établir un « séro-diagnostic » des individus infestés.

Pourtant, les recherches précises effectuées par Frenzt (1960), à l'aide de techniques immunophorétiques modernes, ne lui permettront pas de mettre en évidence la formation de protéines nouvelles ou l'altération de protéines existantes, chez les Crabes sacculinés.

c) Endocrinologie.

La découverte de la glande androgène chez les Crustacés par Charniaux-Cotton (1954) devait tout naturellement amener cet auteur à contrôler l'état de l'organe chez les *Carcinus maenas* parasités par la Sacculine. Dès 1955, Charniaux-Cotton décrit l'hypertrophie de la glande androgène chez les *Carcinus* parasités et impute ce fait à un ralentissement d'activité.

Veillet et Graf (1959) ont suivi l'évolution du même organe endocrine chez des *Carcinus*, des *Pachygrapsus* et des *Diogenes* parasités. Pour eux, les Rhizocéphales entraînent une dégénérescence de l'organe androgène et il existe un parallélisme certain entre le degré de cette dégénérescence et le degré de féminisation. L'hypertrophie de la glande androgène serait, selon ces auteurs, suivie d'une multiplication des noyaux, d'une réduction du cytoplasme et d'une entrée en pycnose des noyaux précédant la dégénérescence de la glande.

Cependant, les injections de sérum de Crabes parasités à des individus sains, pratiquées par Frenzt (1960), semblent montrer que la Sacculine ne renferme pas, ou ne déverse pas, dans le sang de son hôte, de principes féminisants.

Enfin, tout récemment, Meusy (1972) a montré que la glande androgène des *C. maenas* porteurs d'une Sacculine externe, comparée à celle des animaux sains, présentait un enrichissement particulier en liposomes.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BOCQUET-VÉDRINE, J., 1957. — *Chthamalphilus delagei* nov. gen., nov. sp., Rhizocéphale nouveau, parasite de *Chthamalus stellatus*. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 244, pp. 1545-1548.
- BOCQUET-VÉDRINE, J., 1961. — Monographie de *Chthamalphilus delagei*, Rhizocéphale parasite de *Chthamalus stellatus* (Poli). *Cah. Biol. Mar.*, 2, pp. 459-593.
- BOCQUET-VÉDRINE, J., 1967. — Un nouveau Rhizocéphale parasite de Cirripède : *Microgaster balani* n. gen. n. sp. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 265, pp. 1630-1632.
- BOCQUET-VÉDRINE, J., 1968. — Description des stades immatures du Rhizocéphale *Boschmaella balani* (J. Bocquet-Védrine) (= *Microgaster balani* J. Bocquet-Védrine), parasite de *Balanus improvisus* Darwin. *Arch. Zool. exp. gén.*, 109, pp. 257-267.
- BOURDON, R., 1963. — Epicarides et Rhizocéphales de Roscoff. *Cah. Biol. Mar.*, 4, pp. 415-434.
- CANTACUZÈNE, J., 1913. — Réaction du Crabe sacculinisé vis-à-vis d'une infection expérimentale de la Sacculine. *C.R. Soc. Biol., Paris*, 74, p. 109.

- CHARNIAUX-COTTON, H., 1954. — Découverte chez un Crustacé Amphipode (*Orchestia gammarella*) d'une glande endocrine responsable de la différenciation des caractères primaires et secondaires mâles. *C.R. Acad. Sc., Paris*, 239, pp. 780-782.
- CHARNIAUX-COTTON, H., 1956. — Déterminisme hormonal de la différenciation sexuelle chez les Crustacés. *Ann. Biol.*, 32, pp. 371-399.
- CORNUBERT, G., 1954. — Influence de l'ablation des pédoncules oculaires sur la mue du crabe *Pachygrapsus marmoratus* Fabricius parasité par *Sacculina carcini* Thompson. *Bull. Inst. Océan. Monaco*, 1039.
- COURRIER, R., 1921. — Sur le déterminisme des caractères sexuels secondaires chez les Arthropodes. *C.R. Acad. Sc., Paris*, 173, pp. 668-671.
- DELAGE, Y., 1884. — Evolution de la Sacculine, Crustacé endoparasite de l'ordre nouveau des Kentrogonides. *Arch. Zool. exp. gén.*, 2^e série, 2, pp. 417-736.
- DELAGE, Y., 1886. — Sur le système nerveux et sur quelques autres points de l'organisation du *Peltogaster* (Rathke). Contribution à l'ordre des Kentrogonides. *Arch. Zool. exp. gén.*, 2^e série, 3, pp. 17-36.
- DELAGE, Y., 1889. — Réponse à M. Giard. *Rev. biol. Nord France*, 1, pp. 99.
- DELAGE, Y., 1900. — La question de la Sacculine. *Bull. Soc. Zool. France*, 25, pp. 72-73.
- FRENTZ, R., 1960. — Contribution à l'étude biochimique du milieu intérieur de *Carcinus maenus* Linné. Edit. Société d'impressions typographiques. Nancy, pp. 1-176.
- GABE, M., 1953. — Sur l'existence, chez quelques Crustacés Malacostracés, d'un organe comparable à la glande de muc des Insectes. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 239, pp. 1111-1113.
- GIARD, A., 1887. — La castration parasitaire et son influence sur les caractères extérieurs du sexe mâle chez les Crustacés. *Bull. Sc. France-Belgique*, 18, pp. 1-28.
- GUÉRIN-GANIVET, J., 1911. — Contribution à l'étude systématique et biologique des Rhizocéphales. *Trav. Sc. Lab. Zool. Physiol. Mar. Concarneau*, 3, pp. 1-97.
- GOLDSMITH, R., 1931. — Le déterminisme du sexe et l'intersexualité. Alcan. éd., Paris.
- HÄFELE, F., 1911. — Notizen über phylogenetisch interessante Rhizocephalen. *Zool. Anz.*, 38, pp. 180-185.
- HUGHES, T.E., 1940. — The effects on the fat and starch metabolism of *Gebia* by the parasite *Gyge branchialis*. *J. exp. Biol.*, 17, pp. 331-336.
- ICHIKAWA, A. et YANAGIMACHI R., 1958. — Studies on the sexual organization of the Rhizocephala. I. The nature of the "testes" of *Peltogasterella socialis* Krüger. *Annot. Zool. Japon*, 31, pp. 82-96.
- ICHIKAWA, A. et YANAGIMACHI R., 1960. — Studies on the sexual organization of the Rhizocephala. II. The reproductive function of the larval (cypris) males of *Peltogaster* and *Sacculina*. *Annot. Zool. Japon*, 33, pp. 42-56.
- LÉVY, R., 1923. — Sur la toxicité des tissus de la Sacculine (*Sacculina carcini*) vis-à-vis du Crabe (*Carcinus maenas*) et sur la recherche de réactions d'immunité chez ce dernier. *Bull. Soc. Zool. France*, 48, pp. 291-294.
- LÉVY, R., 1924. — Sur la constatation de différences d'ordre physico-chimique entre le sérum des crabes sacculinés et celui des crabes normaux. *Bull. Soc. Zool.*, 49, pp. 333-336.
- MEUSY, J.J., 1972. — La gamétogenèse et la fraction protéique de l'hémolymphé spécifique du sexe femelle chez quelques Crustacés supérieurs : étude descriptive et rôle des glandes androgènes. Thèse d'Etat.
- MULLER, 1963. — Die Rhizocephalen, ein neue Gruppe schmatzenden kruster. *Arch. Naturg.*, 28, pp. 1-9.
- PÉREZ, C., 1926. — Sur quelques caractères sexuels secondaires chez les Galathées. *C.R. Acad. Sc. Paris*, T. 183, pp. 86-89.
- PÉREZ, C., 1927. — Pléopode de type femelle chez un crabe mâle sacculiné. *Bull. Soc. Zool. France*, T. 52, pp. 29-31.
- PÉREZ, C., 1928 a. — Sur l'appareil d'accrochage de l'abdomen au thorax chez les Décapodes Brachyours. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 186, pp. 461-463.
- PÉREZ, C., 1928 b. — Sur le cycle évolutif des Rhizocéphales du genre *Chlorogaster*. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 187, pp. 771-773.
- PÉREZ, C., 1929. — Différences sexuelles dans l'ornementation et dans le système pigmentaire chez un Crabe oxyrhynque (*Macropodia rostrata* L.). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 188, pp. 271-273.
- PÉREZ, C., 1930. — Sur l'ovogenèse chez les Rhizocéphales du genre *Chlorogaster*. *C.R. Soc. Biol. Paris*, 104, pp. 1273-1275.
- PÉREZ, C., 1931 a. — Sur les racines des Rhizocéphales parasites des Pagures. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 192, pp. 769-771.

- PÉREZ, c., 1931 b. — Statistique d'infestation des Pagures par les *Chlorogaster*. C.R. Acad. Sc. Paris, 192, pp. 1274-1276.
- PÉREZ, c., 1931 c. — Remplacement successif des sacs viscéraux chez les *Chlorogaster*, Rhizocéphales parasites des Pagures. C.R. Acad. Sc., Paris, 192, pp. 1753-1755.
- PÉREZ, c., 1931 d. — Organogenèse des bourgeons de remplacement chez les *Chlorogaster*, Rhizocéphales parasites des Pagures. C.R. Acad. Sc. Paris, 193, pp. 195-197.
- PÉREZ, c., 1931 e. — Cycle évolutif des Rhizocéphales du genre *Chlorogaster*. Att. Congr. Inter. Padova. Arch. Zool. Ital., pp. 1321-1328.
- PÉREZ, c., 1931 f. — Sur les racines des Rhizocéphales parasites des Pagures. Att. Congr. Intern. Padova Arch. Zool. Ital., pp. 1315-1318.
- PÉREZ, c., 1932 a. — Sur quelques caractères différentiels des sexes chez le Bernard l'Érmite. C.R. Acad. Sc. Paris, 194, pp. 1187-1189.
- PÉREZ, c., 1932 b. — Caractères différentiels des sexes des Pagures du genre *Diogenes*. C.R. Acad. Sc. Paris, 195, pp. 1044-46.
- PÉREZ, c., 1932 c. — Les Rhizocéphales parasites des Pagures. Act. Soc. Helvét. Sc. Nat. (La Chaux-de-Fonds), pp. 261-176.
- PÉREZ, c. 1933. — Action de la Sacculine sur les caractères sexuels extérieurs du *Pachygrapsus marmoratus*, C.R. Soc. Biol. Paris, 113, pp. 1027-1031.
- PÉREZ, c., 1935. — Titres et Travaux Scientifiques, fasc. II. Hermann et Cie, éd., pp. 1-260.
- PÉREZ, c., 1941. — Recherches sur les Rhizocéphales. I. Rameau récurrent et formation ovarienne des racines chez le *Peltogaster paguri*, extrait des *Mémoires de l'Acad. Sc. de l'Inst. de France*, 65, pp. 1-29.
- POTTS, F.A., 1909. — Observations on the changes in the common shore-crab caused by *Sacculina* - Proc. Camb. Phil. Soc. 15, pp. 96-100.
- REINHARD, E., 1942. — The reproductive role of the complemental males of *Peltogaster*. J. Morph., 70, pp. 289-402.
- REINHARD, E.G., 1956. — Parasitic castration of Crustacea. Exp. Parasit., 5, pp. 79-107.
- REVERBERI, G., 1944-1945. — La determinazione del sesso nei Crostacei e i fenomeni della castrazione parasitaria. Rend. int. lombardo Sc., Sc. Mat. e Nat., 78, pp. 217-246.
- ROBSON, G.C., 1911. — The effect of *Sacculina* on the fat metabolism of its host. Quat. J. Micr. Sc., 57, pp. 267-278.
- SMITH, G., 1906. — Rhizocephala. Fauna und Flora aus Golfes von Neapel, 29, pp. 1-123.
- SMITH, G., 1910. — Studies in the experimental analysis of sex. P.2. On the correlation between primary and secondary characters. Quat. J. Micr. Sc., 54, pp. 577-604.
- SMITH, G., 1911. — Studies in the experimental analysis of sex. P. 7 Sexual changes in the blood and liver of *Carcinus maenas*. Quat. J. Micr. Sc., 57, pp. 251-265.
- SMITH, G., 1913. — Studies in the experimental analysis of sex. P. 10. The effect of *Sacculina* on the storage of fat and glycogene on the formation of pigment by its host. Quat. J. Micr. Sc., 59, pp. 267-295.
- TUCKER, B.W., 1930. — On the effects of an Epicaridian parasit *Gyge branchialis* on *Upogebia littoralis* Quat. J. Micr. Sc., 74, pp. 1-118.
- VEILLET, A., 1943. — Note sur le dimorphisme des larves de *Lernaeodiscus galathea* Norman et Scott et sur la nature des « mâles larvaires » des Rhizocéphales. Bull. Inst. Océan. Monaco, 841, pp. 1-4.
- VEILLET, A., 1945. — Recherches sur le parasitisme des Crabes et des Galathées par les Rhizocéphales et les Epicarides. Ann. Inst. Océan., 22, pp. 193-341.
- VEILLET, A., 1955. — Remarque sur l'influence de la Sacculine sur les organes endocrines des Crabes. Bull. Soc. Sc. Nancy, 14, pp. 73-74.
- VEILLET, A. et GRAF, F., 1959. — Dégénérescence de la glande androgène des Crustacés Décapodes parasités par les Rhizocéphales. Bull. Soc. Sc. Nancy, 18, pp. 123-128.
- YANAGIMACHI, R., 1961 a. — Studies on the sexual organization of the Rhizocephala. III. The mode of sex-determination in *Peltogasterella*. Biol. Bull., 120, pp. 272, 283.
- YANAGIMACHI, R., 1961 b. — Life-cycle of *Peltogasterella*. Crustaceana, 2, pp. 183-186.
- YANAGIMACHI, R. et FUJIMACHI, 1967. — Studies on the sexual organization of the Rhizocephale. IV. On the nature of the "testis" of *Thompsonia*. Annot. Zool. Japon, 40, pp. 98-104.