



HAL
open science

DESCRIPTION DE DEUX STADES LARVAIRES D'UN COPÉPODE CANCERILLIDAE, PARASITE SUR OPHIOPSILA ARANEA FORBES

Jean-Pierre Changeux

► **To cite this version:**

Jean-Pierre Changeux. DESCRIPTION DE DEUX STADES LARVAIRES D'UN COPÉPODE CANCERILLIDAE, PARASITE SUR OPHIOPSILA ARANEA FORBES. Vie et Milieu , 1957, pp.297-311. hal-02866640

HAL Id: hal-02866640

<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-02866640v1>

Submitted on 12 Jun 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

DESCRIPTION DE DEUX STADES LARVAIRES
D'UN COPÉPODE *CANCERILLIDAE*,
PARASITE SUR *OPHIOPSILA ARANEA* FORBES

par J.-P. CHANGEUX

Nombreux sont les problèmes posés par la biologie fort curieuse des Copépodes parasites ou commensaux d'Invertébrés. Les quelques documents apportés ci-après, relatifs au développement larvaire de l'un d'entr'eux, trop fragmentaires pour constituer un tout, pourront peut-être s'intégrer à d'autres travaux plus vastes et généraux. C'est à cette fin seulement qu'il sont publiés.

En examinant des Échinodermes recueillis au cours de la campagne Océanographique du professeur LACAZE-DUTHIERS, de 1954 aux Baléares M. CHERBONNIER a découvert trois Copépodes fixés sur le disque et les bras d'une Ophiure. Il m'en a confié l'étude, ce dont je le remercie très vivement. Qu'il me soit permis d'exprimer également toute ma gratitude à M.-J.- STOCK du Zoölogisch Museum, Amsterdam, qui a bien voulu revoir mes figures et me faire part de plusieurs références bibliographiques. Cette étude n'aurait pu être menée à bien sans l'accueil chaleureux qui m'a toujours été réservé au laboratoire Arago à Banyuls tant par son directeur, M. le professeur PETIT, que par son sous-directeur, M. DELAMARE DEBOUTTEVILLE, dont les conseils scientifiques et l'aide amicale m'ont été des plus précieux.

A. — DESCRIPTION

Matériel étudié.

Les deux Copépodes étudiés ci-après ont été récoltés à la surface de l'Ophiuride, *Ophiopsila aranea* Forbes, de la famille des Ophiocomidés, capturé au large des Iles Baléares, station B. 26.

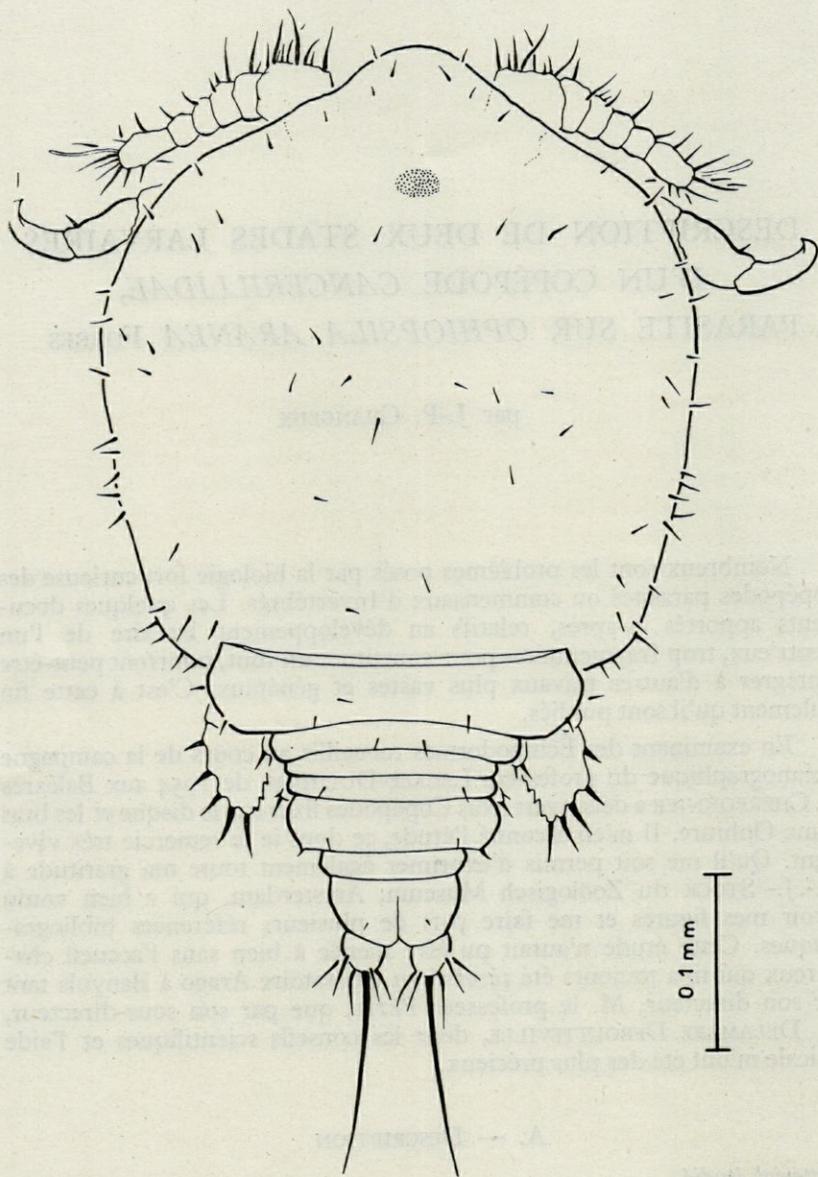


Fig. I . Exemplaire n° 1. Habitus, vue dorsale.

Trois exemplaires avaient été primitivement observés par M. CHERBONNIER, tous fixés à une même Ophiure, deux sur la face orale du disque, la tête à proximité de la bouche, l'autre sur l'article basal d'un bras. L'un d'entr'eux a été perdu au cours des manipulations subies par l'hôte. L'Ophiure était remarquable par sa très petite taille : c'était une forme jeune.

Aucune information sur la couleur et l'aspect des Copépodes vivants, n'a pu être recueillie, le matériel mis à notre disposition ayant été conservé dans l'alcool.

Description de l'exemplaire I.

Le corps (fig. 1 et 13), assez trapu mesure 0,5 mm de long; il est environ deux fois plus long que large, et est aplati dorso-ventralement. Le segment céphalique occupe un peu moins des $\frac{2}{3}$ de la longueur du corps ses bords latéraux sont presque parallèles, légèrement convergents cependant vers l'arrière. Dans la région frontale, le tégument se projette légèrement vers l'avant, l'œil se localise à la base de cette projection. Des cinq segments thoraciques suivants : le premier est visible seulement ventralement, le second, latéralement proéminent, est long comme l'ensemble des deux premiers des trois segments suivants. L'abdomen comprend trois segments libres; le premier répète en plus petit le motif du deuxième segment thoracique. Le segment anal, plus long que chacun des deux segments précédents, porte les branches furcales (fu, fig. 12), sur lesquelles s'insèrent six soies, l'apicale triplant la taille à peu près constante des cinq autres. La face dorsale du corps est parsemée d'épines, abondantes surtout sur le segment céphalique et sur ses bords latéraux.

Les antennes (a_1 , fig. 2) ont six articles; le premier relativement long, s'articule avec la tête par l'intermédiaire d'un anneau chitineux qui doit être considéré comme replis du tégument articulaire; les quatre segments suivants sont subégaux; la longueur du dernier égale celle de l'antépénultième ajoutée à celle du pénultième. De nombreuses soies hérissent ces appendices, un sensille s'insère sur le dernier segment.

Les antennes (a_2 , fig. 3) très robustes et fortement chitinisées sont transformées en organes préhensiles. Au premier article, court, succèdent trois autres de taille semblable; l'avant dernier, en plus du crochet apical, fortement recourbé porte sur son bord interne, dans le quart distal, une dent et une petite spinule.

Les lèvres supérieure et inférieure (ls et li , fig. 4) légèrement prolongées vers l'avant, ébauchent un siphon.

Les mandibules (md , fig. 4) ne présentent pas de segmentation nette, leur extrémité indistinctement dentée, s'intercale entre les deux lèvres.

Trois soies inégales et une petite dent s'insèrent sur le segment terminal oblong des premières maxilles (mx_1 , fig. 4).

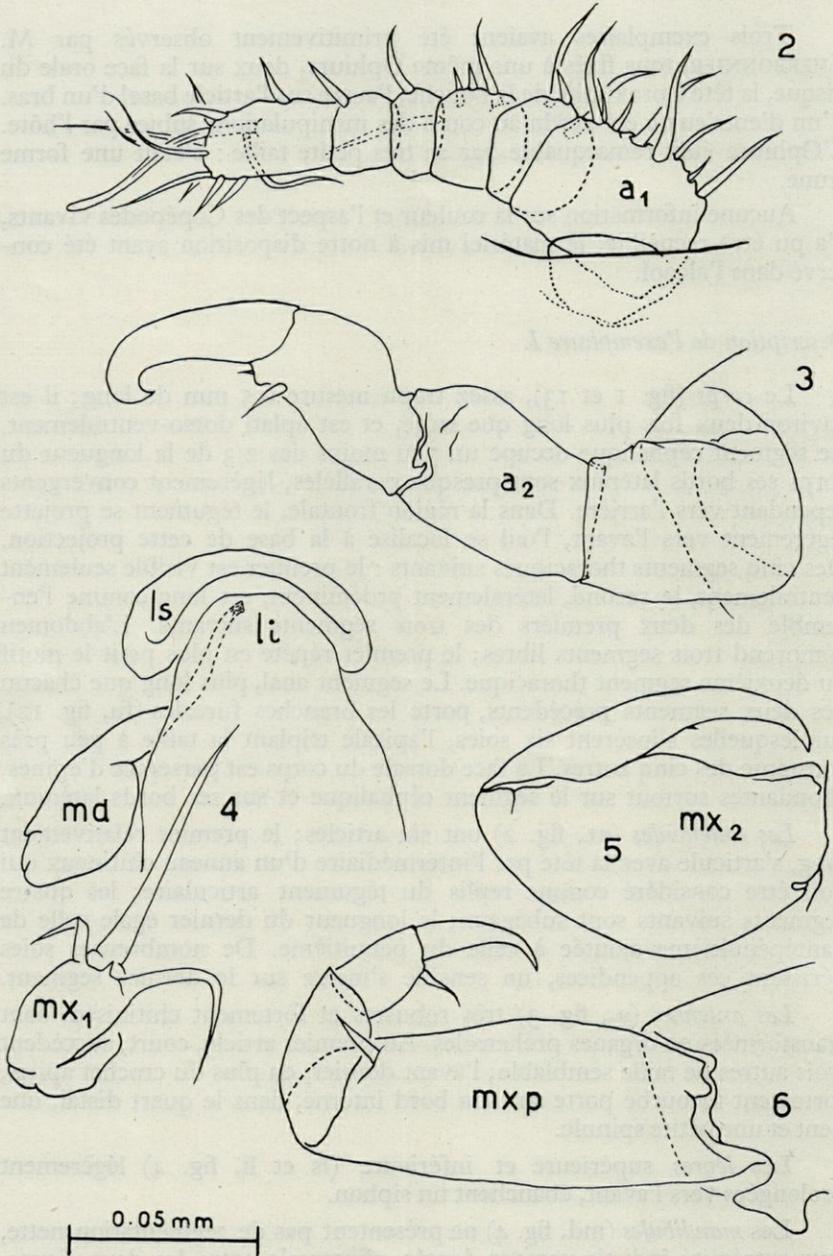


Fig. 2-6. — Exemple n° 1.

- 2, antennule (a₁), gauche, face dorsale;
- 3, antenne (a₂), gauche, face latérale;
- 4, lèvre supérieure (ls), lèvre inférieure (li), mandibule (md), première maxille (mx₁), droites, face ventrale;
- 5, deuxième maxille (mx₂), droite, face ventrale;
- 6, maxillipède (mxp), droit, face ventrale.

Les *deuxièmes maxilles* (mx_2 , fig. 5) sont bi-articulées, l'article basal robuste est suivi d'un crochet chitinisé sur le bord interne duquel s'insère, à mi-longueur, une courte spinule.

Les *maxillipèdes* (mxp , fig. 6) ont une base massive et longue, elle semble articulée sur le corps par l'intermédiaire d'un segment dont les contours n'ont pu être précisés et porte, comme le deuxième des trois articles suivants, une épine sur l'angle distal interne.

Les deux premiers segments du tronc portent chacun une paire de pattes thoraciques bien développées. La *première paire* (p_1 , fig. 7), comprend une base courte avec une soie sur son bord externe et deux rames d'une seule venue : la rame externe avec 6 soies, la rame interne avec 2 soies apicales et deux petites denticulations sur le bord interne.

La *deuxième paire* (p_2 , fig. 8) a ses deux rames, d'apparence bi-articulées, fixées sur une base commune; leur segmentation est peu nette, surtout en ce qui concerne la rame interne. L'article distal de la rame externe est doté de cinq soies sur son bord externe et d'une soie apicale; son bord interne présente des moignons de soies au nombre de cinq. L'article distal, de la rame interne ne porte que des moignons de soies, six sur le bord interne, un apical, un sur le bord externe.

Les 3^e et 5^e segments thoraciques ne présentent que des rudiments d'appendices, des lobes courts insérés sur le bord latéral du segment, avec trois soies, 2 apicales et une basale fixée sur un mamelon indépendant pour la *troisième paire de pattes* (p_3 , fig. 9), avec deux soies, une apicale et une basale, pour la *cinquième paire* (p_5 , fig. 10).

Le quatrième segment thoracique n'a pas d'appendices.

Le segment génital est armé sur chaque angle du bord postérieur d'un court crochet chitineux (fig. 11), les pores génitaux ne sont pas apparents.

Description de l'exemplaire II.

Le *corps* (fig. 14 et 25) est nettement plus petit que celui de l'exemplaire précédent, 0,35 mm, quoique lui étant très semblable. Cependant le segment céphalique est un peu plus large par rapport à sa longueur et a les bords latéraux plus convergents vers l'arrière. La région frontale est un peu moins proéminente. Au premier segment thoracique visible seulement ventralement, succèdent deux segments se rattachant nettement au tronc et portant, comme le premier, une paire de pattes; par rapport à la longueur du segment céphalique, ils apparaissent plus longs que les segments équivalents de l'exemplaires I. Le deuxième segment thoracique, libre, se renfle ventralement en un coussinet ovoïde. Après ces trois segments typiquement thoraciques viennent deux segments égaux, courts, dont le dernier s'articule sur le segment anal. Appartiennent-ils au thorax ou à l'abdomen? Rien ne nous permet de conclure, aucun appendice, aucune différenciation en segment génital ne sont visibles. Les

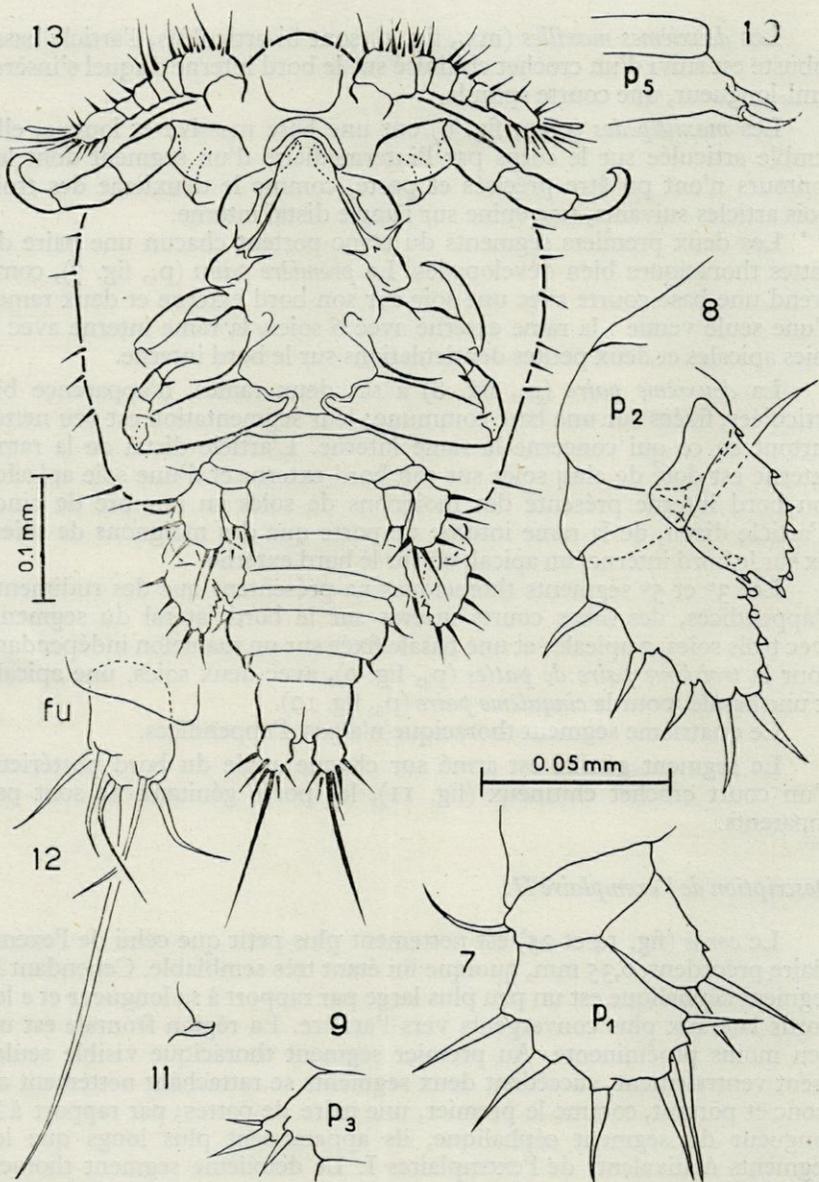


Fig. 7-13. — Exemple n° 1.

- 7, première patte (p_1), droite, face ventrale;
- 8, deuxième patte (p_2), droite, face ventrale;
- 9, troisième patte (p_3), droite, face ventrale;
- 10, cinquième patte (p_5), gauche, face ventrale;
- 11, crochet du premier segment abdominal, angle gauche, face ventrale;
- 12, branche furcale (fu), gauche, face dorsale;
- 13, habitus, vue ventrale.

branches furcales (fu, fig. 24) portent six soies, l'apicale est le double des cinq autres qui sont subégales. Les épines sont rares à la surface du corps; il n'en existe que quelques-unes sur la marge du segment céphalique.

Les *antennules* (a_1 , fig. 15) ont quatre articles bien distincts dont le premier, volumineux, est inséré sur le corps par l'intermédiaire d'un repli chitineux qui ne semble pas devoir être qualifié d'article. L'antennule est moins piquée de soies que celle de l'exemplaire décrit précédemment. Un sensille est présent sur l'article distal.

Les *antennes* (a_2 , fig. 16) sont semblables, mais en plus petit, aux antennes de l'exemplaire I; une seule épine a été observée sur le quatrième article.

De même *lèvres* et *mandibules* (fig. 14 et md., fig. 17) ne sont pas fondamentalement différentes de celles décrites précédemment.

Les *premières maxilles* (mx_1 , fig. 18) n'ont que deux soies à l'apex. Il n'y a pas de spinules sur l'article distal des *deuxièmes maxilles* (mx_2 , fig. 19), ni d'épine sur l'article proximal des *maxillipèdes* ($m xp$, fig. 20). Ces deux paires d'appendices sont très semblables, par ailleurs, mais en plus petit, aux homologues de l'exemplaire I.

La *première paire de pattes* (p_1 , fig. 21) se singularise vis à vis de celle de l'exemplaire I par une rame externe courte et trapue et une rame interne à cuticule régulièrement plissée, sans articulation nette avec l'article basal.

La *deuxième paire de pattes* (p_2 , fig. 22) est moins bien organisée que la première paire: pas de segmentation précise, mais des plissements fantaisistes du tégument. Un sillon un peu plus profond que tous les autres isole cependant un lobe distal portant quatre soies.

La *troisième paire de pattes* (p_3 , fig. 23) est réduite à une proéminence avec une soie basale et une soie apicale.

B. — POSITION SYSTÉMATIQUE

Indubitablement ces deux Copépodes Siphonostomes appartiennent à la famille des *Cancerillidae* (SARS 1918); plusieurs caractères en sont garants, les antennes sont transformées en organes préhensiles, terminés par un crochet puissant, le siphon buccal est imparfaitement développé, enfin, les pattes postérieures sont très réduites.

La famille des *Cancerillidae* renferme trois genres :

Parartotrogus Th. et A. Scott, 1893.

Cancerilla Dalyell, 1851.

Cancerillopsis Stephensen, 1933.

Le genre *Parartotrogus* se distingue très nettement des deux autres par un siphon buccal extrêmement peu développé, les premières maxilles bilobées et les trois premières paires de pattes bien conformées et nata-

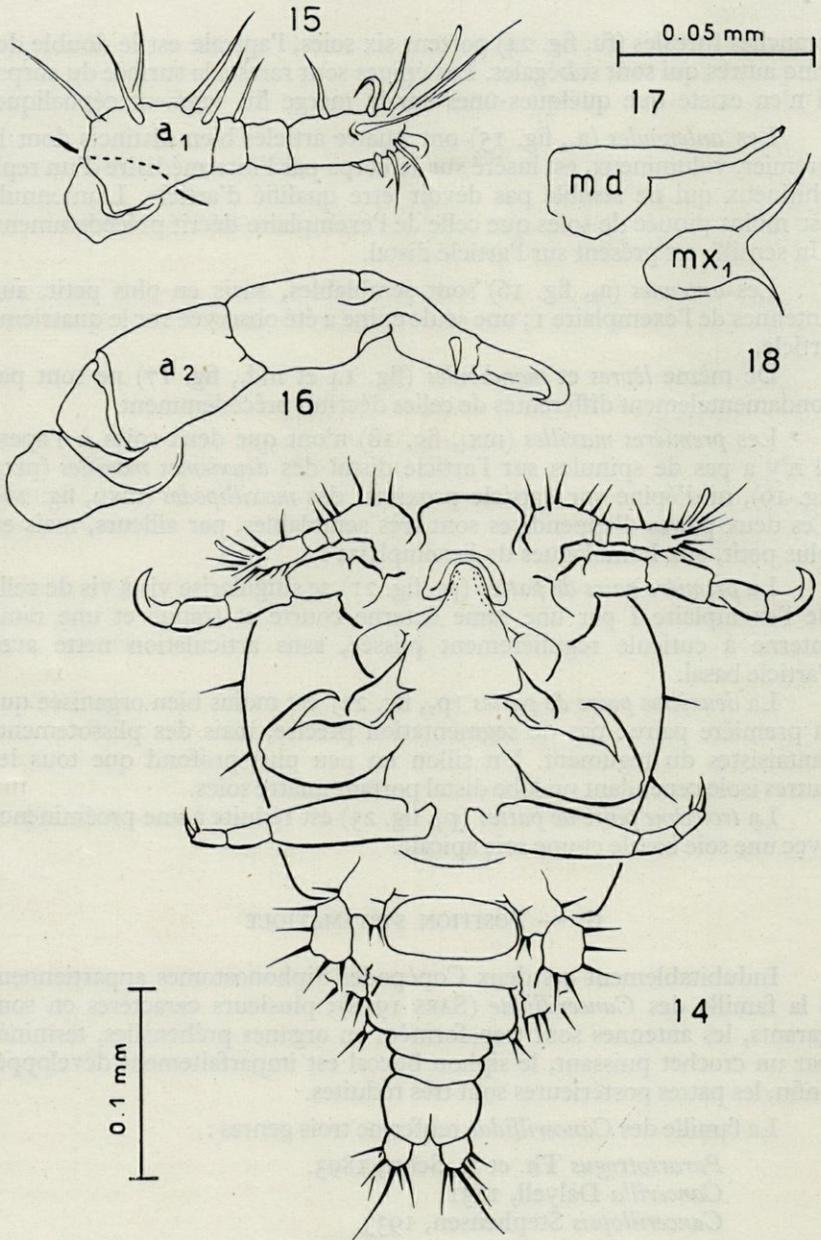


Fig. 14-18. — Exemple n° 2.

- 14, habitus, vue ventrale;
- 15, antennule (a₁), gauche, face ventrale;
- 16, antenne (a₂), gauche, face ventrale;
- 17, mandibule (md), droite, face ventrale;
- 18, première maxille (mx₁), droite, face ventrale.

toires. Ces structures, qui n'existent pas chez *Cancerilla* et *Cancerillopsis*, ne s'observent pas non plus chez les Copépodes étudiés, qui possèdent en commun un siphon buccal, réduit mais typique, proéminent vers l'avant, et les premières maxilles d'une seule venue. Les deux genres précédents se différencient par la structure des pattes thoraciques des femelles (1) : l'exopodite de p_1 et de p_2 et l'endopodite de p_2 sont biramés, enfin p_3 est biramé, chez les femelles du genre *Cancerillopsis*; alors que chez les femelles du genre *Cancerilla*, l'exopodite de p_1 et de p_2 , ainsi que l'endopodite de p_2 sont inarticulés, p_3 étant réduite à un court segment terminé par deux soies. Malheureusement ces structures ne sont pas typiques dans les deux cas qui nous intéressent. En effet, les formes étudiées ne sont pas des adultes mais des copépodites; les orifices génitaux sont absents, et les appendices sont incomplètement développés : antennules de l'exemplaire II avec seulement quatre segments, soies rudimentaires sur le bord interne des rames de p_2 de l'exemplaire I, segmentation confuse de p_2 et de l'endopodite de p_1 de l'exemplaire II. Il est évident que les deux animaux en question appartiennent à la même espèce, ectoparasite d'*Ophiopsila aranea* Forbes, mais celle-ci n'aura pas d'attribution systématique plus précise que : formes larvaires d'une espèce des genres *Cancerilla* ou *Cancerillopsis*, ou d'un genre voisin, dans la famille des *Cancerillidae*, les caractères génériques n'apparaissant que chez les adultes.

Les deux stades larvaires connus de *Cancerillidae* correspondent à un stade nauplius (GIESBRECHT, 1889) et à un mâle immature (CANU, 1892); nous sommes en présence de copépodites, ayant déjà une organisation avancée, mais à des stades différents. L'exemplaire II, inférieur en taille à l'exemplaire I, avec sa segmentation incomplète, ses antennes peu articulées, et ses pattes rudimentaires est à un stade moins avancé que l'exemplaire I; la présence de tous les segments thoraciques et abdominaux et les pattes presque normales, nous font croire que ce dernier est prêt à muer en adulte.

Quelle sera la destinée de ces copépodites, donneront-ils des mâles ou des femelles? La seule espèce de *Cancerillidae* étudiée d'assez près est *Cancerilla tubulata*; CUÉNOT et GIESBRECHT s'accordent pour admettre que le mâle est parasite jusqu'à un stade avancé pris par CANU pour un mâle adulte, qui, après une mue, acquiert des antennes à 9 articles avec des soies nombreuses, et un segment supplémentaire; puis il féconde la femelle, quitte l'hôte et même une vie libre. C'est sous cette forme qu'il a été rencontré par plusieurs auteurs : CLAUD (1889), SCOTT (1889), SARS (1918). Un tel mode de vie serait proche de celui d'*Enterognathus comatulae* GIESBRECHT (1900), dont seuls les jeunes et les femelles vivent dans l'intestin d'*Antedon mediterranea*, tandis que les mâles sont libres. Si l'on suppose ce type de développement général chez *Cancerilla* ou *Cancerillopsis*, les jeunes fixés sur *Ophiopsila aranea* peuvent donc donner des

(1) Le mâle n'est connu que chez *Cancerilla tabulata*.

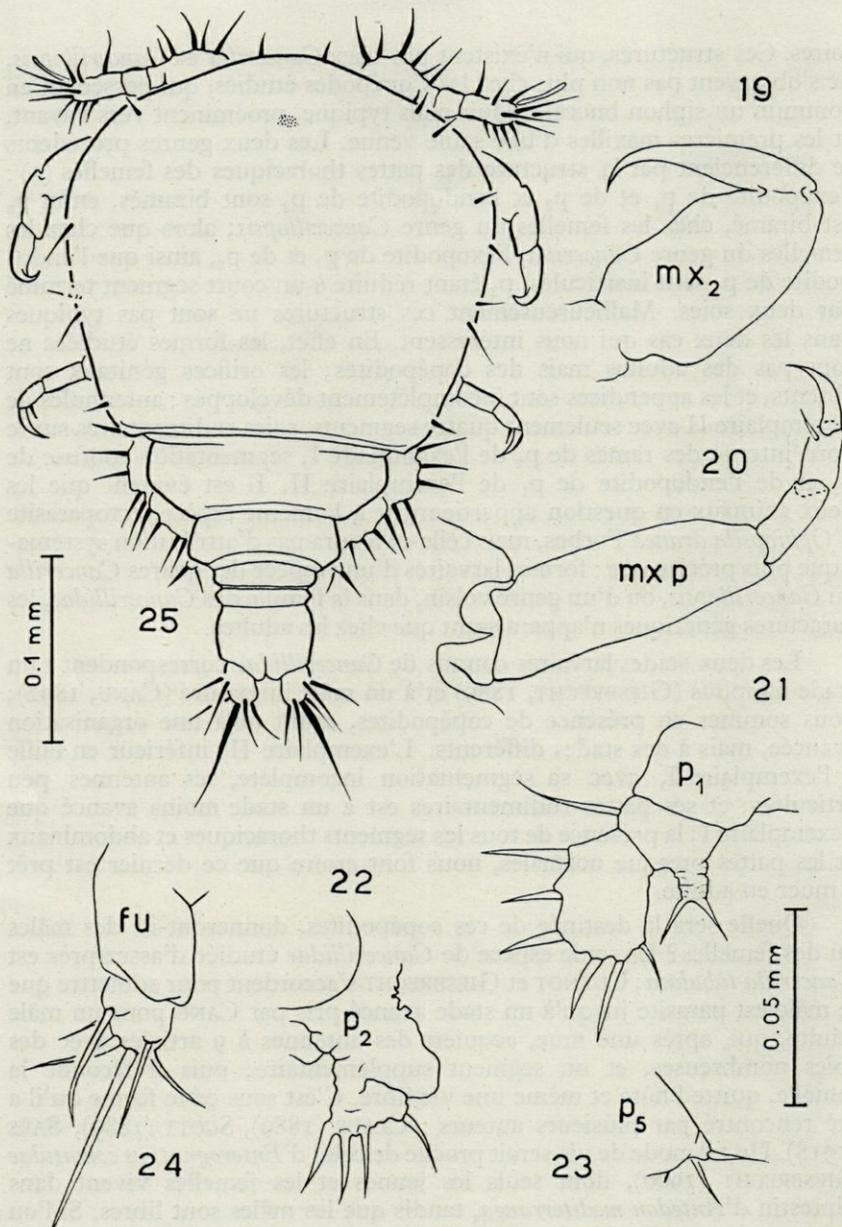


Fig. 19-25. — Exemple n° 2.

- 19, deuxième maxille (mx₂), gauche, face ventrale;
- 20, maxillipède (mxp), gauche, face, ventrale;
- 21, première patte (p₁), gauche face ventrale;
- 22, patte deuxième (p₂), droite face ventrale;
- 23, troisième patte (p₃), gauche, face ventrale;
- 24, furca (fu), gauche, face dorsale;
- 25, habitus, vue dorsale.

mâles ou des femelles. En définitive le sexe des copépodites décrits ci-dessus ne peut être précisé par des considérations d'ordre biologique, celles d'ordre morphologique se réduisent à rien, les adultes n'étant pas connus. Un fait est intéressant : la fixation sur l'hôte a déjà eu lieu à un stade copépodite peu avancé.

C. — RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE
ET ÉVOLUTION DES GENRES *CANCERILLOPSIS* ET *CANCERILLA*

En étudiant la bibliographie relative aux genres *Cancerillopsis* et *Cancerilla* un problème fort intéressant s'est présenté : celui de la répartition de ces Copépodes parasites. Quoique assez éloigné de la question envisagée, il semble utile d'y faire allusion.

Le genre *Cancerillopsis* Stephensen, 1933, ne renferme qu'une seule espèce : *Cancerillopsis nanaimensis* Stephensen, 1933, parasite d'*Amphiodia urtica* Lütken, des côtes pacifiques de l'Amérique du Nord (Nanoose Bay, Nanaino) STEPHENSEN (1933).

Cinq espèces sont groupées dans le genre *Cancerilla* Dalyell, 1851 :

Cancerilla tubulata Dalyell, 1851, parasitant *Amphipholis squamata* Delle Chiaje, des mers d'Europe :

Mer du Nord, S et W de la Norvège : SARS (1918).

Mer d'Irlande : DALYELL (1851), Th. et A. SCOTT (1893), THOMPSON (1895), WILLIAMS (1954).

Manche : GIARD (1887), CANU (1891-1892), MERCIER (1921), CHERBONNIER (1951), BOCQUET (1952).

Atlantique, Bassin d'Arcachon : CUÉNOT (1912).

Méditerranée : GIESBRECHT (1897-1899).

Adriatique : CLAUS (1889).

Cancerilla durbanensis Stephensen, 1933, parasite sur *Amphipholis squamata* Delle Chiaje, des côtes de la Nouvelle-Zélande et des Iles avoisinantes : STEPHENSEN (1933).

Cancerilla neozelandica Stephensen, 1927, parasite sur *Amphipholis squamata* Delle Chiaje, des côtes de la Nouvelle Zélande et des Iles avoisinantes ; STEPHENSEN (1927).

Cancerilla alata, Heegaard, 1951, parasite sur *Ophiacantha disjuncta* Koehler, de l'Antarctique : Cap Bowles, South Shetlands, South Georgia : HEEGAARD (1951).

Cancerilla ampla Heegaard, 1951, parasite sur *Ophiacantha vivipara* Ljungman, de l'Antarctique : Cap Bowles, Palmer Archipelago : HEEGAARD (1951).

De toutes ces espèces, *Cancerillopsis nanaimensis* Stephensen, paraît être la plus primitive, d'une part par la segmentation complète du

corps et la faible condensation des segments thoraciques et abdominaux, d'autre part par la présence de trois paires de pattes thoraciques bien conformées, chez la femelle qui est seule connue.

La morphologie des femelles permet de classer les espèces du genre *Cancerilla* en trois groupes de formes :

- groupe 1 : *Cancerilla tubulata*,
- groupe 2 : *Cancerilla durbanensis* et *Cancerilla neozelandica*,
- groupe 3 : *Cancerilla alata* et *Cancerilla ampla*.

Les deux premiers groupes ont en commun la condensation extrême des segments thoraciques et abdominaux, l'aplatissement et l'élargissement considérable du bouclier céphalique, la présence d'antennes avec un crochet terminal à peine plus long que le pénultième article; ce dernier caractère se retrouve d'ailleurs chez *Parartotrogus*, *Cancerillopsis* et chez les deux copépodites décrits précédemment. Toutefois, les groupes 1 et 2 se distinguent nettement par la forme du bouclier céphalique qui est subcirculaire chez *C. tubulata* et d'allure trapézoïdale élargi vers l'avant chez *C. durbanensis* et *C. neozelandica*, et par le très grand développement du segment génital simultané à la disparition des segments thoraciques libres chez ces deux dernières espèces. *C. durbanensis* et *C. neozelandica* ne se séparent que par observation des pattes thoraciques et des maxillipèdes; *C. neozelandica* semble issue d'une forme analogue à *C. durbanensis* ou de *C. durbanensis* elle-même, par simplification des pattes thoraciques : réduction des endopodites, diminution du nombre de soies insérées sur les rames, dont la fonction natatoire tend à disparaître, et par fusion des deux articles du pénultième segment du maxillipède. Le troisième groupe se singularise par l'allongement des crochets terminaux de l'antenne et des deuxième maxilles, par une constitution caractéristique et homogène des pattes thoraciques : exopodite de p_1 falciforme orné de cinq soies, présence de p_4 . La forme *C. ampla* dérive, à coup sûr, de la forme *C. alata* par aplatissement et élargissement du bouclier céphalique, condensation de la segmentation abdominale, et surtout par élongation des crochets terminaux des antennes et des secondes maxilles.

Quelle est la répartition géographique de toutes ces formes? Un fait remarquable s'impose, chaque groupe se localise en des régions bien distinctes du monde : le groupe 1 en Europe, le groupe 2 dans l'Antarctique, le groupe 3 dans la zone tempérée australe. De plus les groupes 1 et 2 que nous avons rapprochés par des considérations d'ordre morphologique, ont en commun un caractère éthologique fondamental : ils parasitent la même espèce d'Ophiure. Les deux copépodes du groupe 3, par contre, sont fixés sur deux espèces d'Ophiures différentes, mais appartenant au même genre. Enfin le genre *Cancerillopsis* se singularise non seulement par sa morphologie, mais encore par son hôte et sa localisation : le Pacifique des côtes Nord-Américaines.

Le genre *Parartotrogus* renferme des formes libres (Th. et A. SCOTT 1893; SARS, 1918; HANSEN 1923), qui semblent témoigner d'un état primitif dont la répartition géographique pouvait être large (1).

La présence d'antennes transformées en organes de préhension préadapta la famille à une vie fixée. Il n'est pas impossible qu'avant la fixation celle-ci se soit diversifiée, et que des liens biochimiques se soient manifestés entre Crustacés et Echinodermes dans des populations voisines mais différentes de Copépodes. L'existence de tels phénomènes chimiotropiques n'a, d'ailleurs, jamais été démontrée chez les Copépodes mais s'impose à l'esprit dès qu'il s'agit d'expliquer la découverte de l'hôte par les formes larvaires libres.

L'évolution de ces animaux une fois fixés se traduira chez les femelles par une perte des capacités de nage, un aplatissement général du corps et le très grand développement de la carapace céphalique par rapport aux autres segments du tronc qui se condensent. L'animal mime la forme ventouse. Cette tendance se rencontre aussi dans d'autres groupes bien distincts des Copépodes, qu'ils soient ectoparasites comme les Caligides et les Argulides, où qu'ils soient libres comme les Peltidiides. Il semble que nous soyons là en présence d'une adaptation à la vie en contact avec des surfaces planes et secondairement à l'ectoparasitisme. Simultanément, dans le groupe 3, le crochet terminal de l'antenne 2 s'allonge considérablement cet allongement manifeste un degré d'évolution plus poussé et favorise une fixation efficace en éloignant les points de fixation sur l'hôte du centre de gravité du parasite. Un bateau avec deux ancres sera plus stable si l'une des deux ancres est amarrée à la proue, l'autre à la poupe, que si les deux sont amarrées simultanément à l'une des deux extrémités du bateau.

Comment expliquer une telle évolution sur des formes biologiquement isolées par un chimiotropisme, en voie de spéciation? BOCQUET (1954) étudiant la spéciation du *Sabelliphilus*, Copépode parasite de *Sabellidae*, admet que toute modification de l'organisme réalisée sous l'influence de facteurs externes, peut être réalisable au moyen d'une mutation, la sélection triera les formes héréditairement adaptées, ainsi se trouvera réalisé ce qu'HOUASSE (1943) appelle une postadaptation. Dans le cas très particulier que nous considérons, il n'est pas utile de penser que l'acomodation précéda l'adaptation héréditaire. En ce qui concerne l'antenne préhensile, elle existe chez les formes primitives libres cyclopi formes, elle s'est donc différenciée indépendamment du parasitisme. L'allongement du crochet dans le groupe 3 peut s'expliquer par croissance allométrique; la sélection a favorisé un tel développement qui permet une fixation plus sûre; quant à l'aplatissement, il apparaît dans des lignées absolument indépendantes, libres ou parasites, il fait donc partie des

(1) GIESBRECHT (1897) signale, mais avec doutes, la présence de *Parartotrogus richardi* Th. et A. SCOTT sur *Ophioglypha lacertosa*.

possibilités réalisables par le génotype des Crustacés Copépodes; qu'il apparaisse au sein d'une population d'individus fixés à des Ophiures balayées par des courants, cette invention sera plus sûrement exploitée, la sélection naturelle, la favorisant certainement.

Il nous reste à expliquer l'origine des différentes espèces sus nommées. Les formes primitives, libres, acquièrent une large répartition et purent, par isolement géographique ou écologique à grande échelle, se diversifier; alors survint la fixation consécutive à l'apparition d'un chimiotropisme plus ou moins strict permettant isolement et spéciation rapide. Ainsi le groupe 3 isolé dans l'Antarctique a pu donner naissance à *C. alata* et *C. ampla*, chacune fixée sur son espèce d'Ophiure; la *C. ampla* témoigne d'un niveau dans l'évolution plus élevé que celui de *C. alata*. Un problème ardu se trouve posé par les groupes 1 et 2, parasites de la même espèce d'Ophiure, *Amphipholis squamata*, dont le cosmopolitisme est bien connu. La solution est simple si nous supposons que la forme primitive libre était diversifiée; l'attraction pour un même hôte a pu apparaître en trois régions différentes du globe, chez des espèces différentes qui ont évolué chacune pour son compte après fixation. Il est possible aussi que la spéciation soit apparue après fixation. Les divergences s'expliquent en faisant intervenir un isolement sexuel, géographique ou écologique, si l'on suppose l'hôte biochimiquement identique à lui-même. Sinon, l'hôte émettant des stimulus biochimiques différents suivant les régions, à ces modes d'isolement se surajoutera ou se substituera un isolement biologique: des variations pourront apparaître au sein de populations de Copépodes quant aux goûts pour l'hôte, seuls subsisteront et s'isolent les parasites réceptifs au stimulus de l'Échinoderme, la diversification surviendra rapidement.

En fait la véritable histoire du parasitisme des Copépodes ne pourra être abordée que lorsque les documents faunistiques, physiologiques, et biologiques, seront suffisamment abondants et précis. Le matériel fourni par les *Cancerillidae* souvent fort rares ne convient guère à une étude expérimentale. Par contre, nous avons quelque espoir pour sa réussite chez deux espèces de Copépodes faciles à élever et très abondantes à Banyuls, *Tisbe holothuriae* et *Tisbe cucumariae*, « associées » respectivement à *Holothuria stellati* Marenzeller et à *Cucumaria planici* (Brandt), dont nous avons confié la description à M. HUMES.

BIBLIOGRAPHIE

- BARNARD (K.-H.), 1955. — South African Copepoda. *Ann. South. Afr. Mus.*, XLI, p. 235.
- BENEDEN (P.-J. van), 1875. — Commensaux et parasites, p. 138.
- BOCQUET (C.), 1952. — Copépodes semi-parasites et parasites des Échinodermes de la région de Roscoff et description de *Lichomolgus asterinae* n. sp. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, LXXVII, p. 497.
- BOCQUET (C.), 1954. — Modalités et mécanisme de la spéciation chez deux crustacés marins. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, LXXVIII, 4, p. 276-286.

- CANU (E.), 1892. — Copépodes du Boulonnais, *Trav. lab. Wimereux*, p. 255, pl. XXIX, fig. 5-13.
- CHERBONNIER (G.), 1951. — Inventaire de la faune de Roscoff. Échinodermes. XV. 7.
- CLAUS (C.), 1889. —
- CUÉNOT (L.), 1912. — Contribution à la Faune du Bassin d'Arcachon. V. Les Échinodermes. *Bull. Sta. Biol. Arcachon*, 14.
- DALYELL (J.-G.), 1851. — The powers of the Creator..., 1 vol. London, p. 223, pl. XII, fig. 1-3.
- GIARD (A.), 1887. — Sur un copéode, *Cancerilla tubulata*, Dalyell, parasite de *Amphiura squamata*, Delle Chiaje, *C.R. Acad. Sc., CIV*, p. 1189-1192.
- GIESBRECHT (W.), 1897. — System des Ascomyzontiden. *Zool. Anz.*, XX p. 9-14, 17-24
- GIESBRECHT (W.), 1899. — Die Asterocheriden des Golfes von Neapel. Fauna und Flora des Golfes von Neapel, XXV, p. 45, 95, 112, 192, 201 pl. X, fig. 1-11.
- HANSEN (H.-J.), 1923. — Crustacea Copepoda. II. Copepoda parasita and hemiparasita. The Danish Ingolf-Expedition, III, 7, p. 18-19.
- HEEGARD (P.), 1951. — Antarctic parasitic copepods and an Ascothoracid cirriped from brittle stars. *Vidensk Medd. Dansk Naturh. Foren.*, 113, p. 172, 174.
- MERCIER (L.), 1922. — Copéode parasite d'une ophiure. *Bull. Soc. Linnéenne de Normandie*, 4, séance du 7 février 1921, p. 17.
- SARS (G.-O.), 1918. — An account of the Crustacea of Norway, VI, Copepoda Cyclopoida, p. 138-141, pl. LXXX.
- SCOTT (Th. et A.), 1893. — On some new and rare Crustacea from Scotland. *Ann. Mag. Nat. hist.* XII, p. 237-346, pl. XI-XIII.
- STEPHENSEN (K.), 1927. — Crustacea from Aukland and Campbell Islands. *Vidensk Medd. Dansk Naturh. Foren.*, 83, p. 189-390.
- STEPHENSEN (K.), 1933. — Some new Copepods parasites of Ophiurids and Echinids, *Vidensk Medd. Dansk Naturh. Foren.*, 93, p. 197-213.
- THOMPSON (J.-C.), 1895. — Recent additions to the Copepoda of Liverpool Bay. *Trans. Liverpool, Biol. Soc.*, 9, p. 95-103, pl. VI-VII.
- WILLIAMS (G.), 1954. — Fauna of Strangford Lough and neighbouring coasts. *Proc. Roy. Irish Acad.*, LVI, p. 72.