NOUVELLES OBSERVATIONS
SUR LE DÉVELOPPEMENT ET LA BIOLOGIE
DU *LAMPROGLENA PULCHELLA* NORDMANN

Par Jean FILHOL

Le développement du *Lamproglena pulchella* et la description du mâle ont fait l'objet d'un mémoire antérieur (1), mais une nouvelle étude de ce parasite a permis de préciser, sur bien des points, la succession des stades parasites qui, dans le précédent travail, était à peine ébauchée. D'autre part, les mâles et les formes *cyclops* femelles ont été rencontrés en quantité considérable au cours de l'été 1935 : les goujons, hôtes de ce Copépode, étaient recueillis dans la même rivière (la Vienne, près de Confolens, à Ansac), à la même époque de l'année (juillet-août), et pourtant, la proportion des mâles par rapport aux femelles s'est élevée à près de moitié alors que le chiffre de 1 pour 80 nous avait paru la moyenne des années précédentes. Pour toutes ces raisons, nous pensons qu'il n'est pas inutile de revenir sur ce parasite.

A partir de l'œuf, des formes *nauplius* et *metanauplius* conduisent à un premier stade *cyclops* très mobile grâce à ses deux paires d'appendices thoraciques, mais l'adaptation parasitaire de la région antérieure rend l'hôte nécessaire dès ce moment-là. Nous prendrons ce stade comme point de départ de notre description.

I. Cyclops I (fig. 1). — Cette forme n'a guère plus de 0 mm., 45 de long (non compris les soies de la *furca*). Il y a deux segments thoraciques, mais le premier est, en réalité, soudé au céphalosome ; les appendices dont ils sont pourvus sont biramés, mais exopodite et endopodite n'ont, au début, qu'un seul article dont la division s'effectue d'ailleurs à la fin de ce même stade.

Les trois segments qui suivent sont primitivement dépourvus d'appendices, mais ils ne tardent pas à se transformer de la façon suivante : les premier et second ne se divisent pas, mais dévelop-

(1) FILHOL (J.). — Embryologie et développement du *Lamproglena pulchella* Nordmann, description du mâle. *Bull. Int. Ac. Sc. Cracovie Cl. Sc. Math. et Nat., Série B, Sc. Nat.* (mai-juillet 1934), p. 225-232, pl. XVIII, fig. 1-9.

pent, l'un après l'autre, un appendice ; on distingue alors, sous le revêtement chitineux, un massif cellulaire d'abord unique qui distend la paroi et se scinde en plusieurs bourgeons pleins : l'un, supérieur, formera le basipodite, deux autres donneront respectivement l'endo et l'exopodite ; ainsi l'appendice est ébauché intérieurement dans toutes ses parties avant de s'extérioriser et de s'entourer de chitine. Le troisième et dernier segment, seul, est réellement abdominal, il se divise à la fin de ce premier stade et se continue par la *furca*.

Dès ce moment, on aperçoit les ébauches génitales : elles appa-

FIG. 1. — Forme *cyclops* I, vue dorsale et vue latérale.

raissent à la jonction du premier et du second segments thoraciques sous la forme d'une paire de bandelettes cellulaires (une dizaine de cellules relativement grandes), situées dorsalement à l'intestin. Les ébauches des conduits génitaux, plus difficiles à observer, sont pourtant également esquissées, notamment dans le premier segment abdominal (fig. 1).

Il n'existe pas, à un stade aussi précoce, de critère permettant la détermination du sexe.

II. Cyclops II (fig. 2). — Les remaniements que nous venons de décrire au stade précédent conduisent très simplement à cette nouvelle forme qui a 0 mm., 56 de longueur.

Les quatre segments thoraciques (le premier soudé à la tête) ont complètement développé leurs appendices biramés, l'exopodite et l'endopodite ont maintenant chacun deux articles. Viennent ensuite : un segment étroit, futur « segment intermédiaire », déjà

muni de son appendice rudimentaire, puis un segment allongé, le futur « segment génital » ; enfin, un segment abdominal très long et qui présente déjà trace de division est prolongé par la *furca*.

Les glandes génitales sont relativement volumineuses ; elles se sont développées en formant deux fuseaux trapus sur toute la région dorsale de l'intestin et s'étendent sur la longueur des 2^e et 3^e

FIG. 2. — *Cyclops* 2, vue dorsale.

FIG. 3. — *Cyclops* 3, vue dorsale.

segments thoraciques. Chacune d'elles est prolongée en avant par un cordon cellulaire plein qui se recourbe en crosse vers l'extérieur à la limite du premier et deuxième segment thoracique ; il descend ensuite en s'estompant jusqu'au segment intermédiaire.

La figure 4 représente un stade un peu plus avancé : la longueur est de 0 mm., 58 ; le dernier segment abdominal est maintenant complètement divisé ; les ébauches des canaux génitaux, encore pleins, sont plus épais et descendent en s'amenuisant jusqu'à la région supérieure du segment génital.

La détermination du sexe est encore impossible à ce stade : les cellules des glandes génitales se multiplient rapidement, mais

restent indifférenciées et l'on ne peut dire encore s'il s'agit d'ovogonies ou de spermatogonies.

III. *Cyclops* III (fig. 3). — Longueur : 0 mm., 70. Les segments ont atteint leur nombre définitif : quatre segments thoraciques avec

FIG. 4. — A gauche, *cyclops* 2, vue dorsale (stade plus avancé que sur la fig. 2) ; à droite, mâle définitif, vue dorsale (les spermatophores, en réalité antérieurs, sont vus par transparence).

appendices biramés (l'exopodite et l'endopodite n'ont encore que deux articles), le segment intermédiaire avec appendice rudimentaire, et le segment génital suivi de trois segments abdominaux et de la *furca*.

Les glandes génitales sont développées dans la région dorsale des 2° et 3° segments thoraciques ; de chaque côté, l'oviducte (1) est

(1) La figure 4 représente sûrement une forme femelle : on verra, en effet, que, chez le mâle, le canal déférent ne s'ouvre pas à l'extérieur et se termine en cul-de-sac à la partie supérieure du segment génital.

complètement formé : il s'étend de la partie antérieure de l'ovaire jusqu'à l'anneau cellulaire bien marqué qui limite l'orifice génital externe (à la partie inférieure du segment génital). Les mitoses sont nombreuses tout le long de l'oviducte, avec maximum pourtant dans la région limitant les différents segments ; ainsi l'accroissement en longueur de ce canal continue, il est même plus rapide que celui de l'animal lui-même, et un repli en « S » couché se trouve amorcé au voisinage de l'ovaire.

IV. Cyclops IV (fig. 5). — L'évolution de la femelle continue et les appendices atteignent avec cette forme un maximum de développement ; les stades qui vont suivre sont en effet marqués par une atrophie progressive de tous les appendices locomoteurs.

La femelle au stade *cyclops 4*, bien que plus grande (0 mm., 95 au lieu de 0 mm., 81), correspond par son aspect extérieur à la forme mâle définitive ; l'exopodite et l'endopodite de chacun des quatre appendices thoraciques est constitué par trois articles munis de soies ; trois segments abdominaux font suite au segment génital, la *furca* possède des soies très développées.

Chacun des ovaires, relativement moins volumineux, mais plus long qu'au stade précédent, se continue par un oviducte contourné en « S » couché : la première branche descendante atteint presque l'extrémité inférieure de la glande ; la branche ascendante se replie en crosse au niveau du premier segment thoracique ; une troisième branche descend tout à fait externe, sa partie inférieure est moins nette qu'au stade précédent parce que elle n'est plus décelée par les nombreux noyaux bien colorés des cellules jeunes.

V. Stade V (fig. 6). — Ce stade n'est plus que de très loin une forme cyclopoïde : il mesure 2 mm., 18. Le céphalosome et l'appareil préhensile ont pris un énorme développement ; les appendices thoraciques sont au contraire en régression : leurs muscles sont lâches, la striation longitudinale est seule visible, il n'y a plus trace de fibrillation transversale ; de plus, les appendices sont flasques et les différents articles tendent à fusionner ; à leur extrémité subsistent seulement quelques soies qui tomberont bientôt. Les segments abdominaux ne sont pas nettement séparés les uns des autres.

Les ovaires sont toujours visibles, le droit légèrement plus haut que le gauche ; les oviductes ne sont plus, pour les raisons déjà indiquées, aussi faciles à repérer, mais l'appareil copulateur s'est développé sur la face ventrale du segment génital ; c'est d'ailleurs à ce stade que s'effectue l'accouplement et que les spermatophores sont déposés à l'orifice vaginal de la femelle.

On peut observer tous les termes de transition entre ce stade et la femelle adulte qui mesure de 2 à 3 mm. ; dans ces formes intermédiaires, il n'y a pas de différence bien sensible avec celle qui vient d'être décrite, il n'est donc pas nécessaire de les examiner

FIG. 5. — *Cyclops* 4, vue dorsale.

FIG. 6. — Stade 5 de femelle (vue antérieure ; l'appareil copulateur et les spermatophores déposés à l'orifice génital externe sont vus par transparence).

séparément : seuls les appendices thoraciques sont de plus en plus atrophiés et les segments abdominaux fusionnent.

La forme mâle définitive (fig. 4) (longueur, 0 mm., 81). — Nous voulons ici compléter la description donnée dans notre travail précédent sur deux points qui n'avaient pas été alors traités :

1° Morphologie de l'appareil génital et des caractères sexuels secondaires.

2° Développement et formation du spermatophore.

Morphologie de l'appareil génital mâle. — Une paire de testicules allongés, effilés à leurs deux extrémités, sont situés dorsalement à l'intestin et sur la ligne médiane du corps ; ils sont presque disposés dans le prolongement l'un de l'autre ; le droit est toujours supérieur, le gauche toujours inférieur. Sur une préparation suffisamment transparente, on peut très bien suivre la spermatogénèse (fig. 4) : à la base, se trouvent les spermatogonies ; dans la partie moyenne, renflée, on distingue les mitoses réductionnelles des spermatocytes, sans qu'il ait été possible toutefois de compter le nombre de chromosomes ; enfin, la région supérieure est occupée par de petites cellules, les spermatides, qui se transforment en spermatozoïdes ; ces derniers paraissent dépourvus de queue et réduits à un petit amas chromatique en forme de larme ou de virgule.

L'extrémité antérieure de chaque testicule est continuée par un canal déférent très fin dans son trajet ascendant ; au niveau du premier segment thoracique, ce tube se replie de chaque côté vers l'extérieur ; il descend ensuite de part et d'autre de l'intestin jusqu'à la partie supérieure du segment génital. Il est beaucoup plus épais dans ce trajet descendant et présente une série de dilatations successives correspondant à chacun des segments thoraciques.

Le canal déférent paraît constitué par une double paroi : l'une, interne et très mince, renferme les spermatozoïdes, l'autre, plus épaisse, est séparée de la première par un espace libre en manchon ; ce détail de structure nous paraît important parce qu'il explique une partie de la formation du spermatophore.

Il existe chez le mâle un caractère sexuel secondaire intéressant : les pattes thoraciques, dans le stade *cyclops* 4 de la femelle, ont les trois articles de l'endopodite bordés extérieurement par une ligne de fines soies formant brosse ; c'est exactement le type réalisé dans la première, deuxième et quatrième patte thoracique du mâle ; la troisième, au contraire, est différente et les articles de l'endopodite sont bordés par une série de crocs assez forts (fig. 7) ; cet appareil est manifestement utilisé par l'animal pour détacher les spermatophores au moment de l'accouplement. Un seul mâle observé présentait un troisième appendice thoracique construit sur le type ordinaire et constituait une véritable anomalie.

Formation du spermatophore (fig. 7). — Le canal déférent, en abordant le segment génital, se recourbe en arrière et en dehors,

paraît contourner un tractus, puis revient sur la face antérieure ; il ne s'ouvre pas en dehors, mais reste terminé en cul-de-sac. C'est exactement l'image que présente un mâle au début de la formation

FIG. 7. — En haut, 3^e appendice thoracique du mâle ; en bas, deux stades de la formation du spermatophore dans le segment génital.

du spermatophore (fig. 7), et c'est avant tout par dilatation de ce cul-de-sac par l'apport des spermatozoïdes que se constitue le spermatophore. Une enveloppe chitineuse entoure secondairement cette hernie terminale du canal déférent et finit par l'étrangler (fig. 7).

Ainsi s'explique très facilement que l'on retrouve, à l'intérieur

du spermatophore et entourant les spermatozoïdes, les mêmes parois qu'au canal déférent : une poche interne renferme les spermatozoïdes, une poche externe, beaucoup plus vaste, est séparée de la précédente par un espace où s'accumule une substance qu'on peut logiquement supposer sécrétée par la paroi externe du canal déférent (fig. 7) ; cette substance, dont la nature chimique n'a pas été déterminée, jouit du moins de la propriété de concentrer une solution étendue de rouge neutre et de se teinter vivement par ce colorant : nous pensons qu'elle doit jouer un rôle important dans l'ouverture du spermatophore, sur la femelle, après l'accouplement. Quoi qu'il en soit, cette propriété de coloration, parce qu'elle permettait de marquer nettement l'individu en expérience, a été utilisée pour effectuer quelques observations sur la biologie du mâle de *Lamproglena pulchella*.

a) Des mâles sont prélevés et colorés dans une solution de rouge neutre. Ces mâles sont ensuite placés dans un récipient de deux à trois litres d'eau en compagnie d'un goujon vivant. Moins d'une heure après, les mâles sont retrouvés sur les branchies du poisson dans la proportion de 75 à 80 %. La forme *cyclops* mâle est donc susceptible d'une vie libre momentanée ; une attraction particulière lui permet de retrouver l'hôte mis à sa disposition.

b) A une certaine distance pourtant, les mâles ne subissent plus aucune attraction : un goujon vivant est isolé dans une petite nasse, à l'extrémité d'un récipient de 0 m., 75 de long ; des *Lamproglena* mâles colorés sont ensuite placés à l'autre extrémité ; après 3 h. 1/2, aucun ne se trouvait sur les branchies du goujon.

c) Une troisième série d'expériences a permis de conclure que, contrairement aux femelles adultes, toutes les formes *cyclops* quittent les branchies d'un goujon après sa mort et vont à la recherche d'un nouvel hôte. Cette propriété est pratiquement utilisable, car elle permet de récolter en très peu de temps toute une collection de mâles et de stades cyclopoïdes femelles : un seul goujon vivant est placé dans la même eau qu'un grand nombre de poissons de même espèce qui viennent d'être tués ; il recueille toutes les formes mobiles hébergées par ces derniers.

En dehors de ces observations biologiques sommaires, qui ne sont que l'utilisation d'une propriété importante du spermatophore, nous croyons avoir maintenant rencontré tous les stades d'évolution du *Lamproglena pulchella* Nordmann, aussi bien ceux du mâle que ceux de la femelle, et nous donnons en terminant le résumé suivant de cette évolution :

Laboratoire de Zoologie de la Faculté des Sciences de Poitiers.