

RECEIVED 1922

Mar. Invert.  
Bugnion 1911

Sept 17

Manning  
(595.708)

**BULLETIN**  
DE LA  
**Société Nationale d'Acclimatation**  
DE FRANCE

(Revue des Sciences naturelles appliquées)

A  
1911

**LE PAGURE CÉNOBITE DE CEYLAN**  
CONSIDÉRÉ  
**AU POINT DE VUE DE L'HÉRÉDITÉ DES CARACTÈRES ACQUIS**  
Par le **D<sup>r</sup> E. BUGNION**  
PROFESSEUR D'EMBRYOGÉNIE A L'UNIVERSITÉ DE LAUSANNE  
MEMBRE CORRESPONDANT DE LA SOCIÉTÉ

---

*Année 1911*

C 223362

AU SIÈGE SOCIAL  
DE LA SOCIÉTÉ NATIONALE D'ACCLIMATATION DE FRANCE  
33, rue de Buffon (près du Jardin des Plantes)  
PARIS



## LE PAGURE CÉNOBITE DE CEYLAN

CONSIDÉRÉ

AU POINT DE VUE DE L'HERÉDITÉ DES CARACTÈRES ACQUIS

par le **D<sup>r</sup> E. BUGNION**

Professeur d'embryogénie à l'Université de Lausanne,  
Membre correspondant de la Société.

Commun sur les plages de Ceylan (district de Galle), le Cénobite (*Cœnobita rugosa* Edwards) (1) vit à la manière du Bernard l'Hermite (*Pagurus Bernhardus* Lin.) dans la coquille vide d'un Mollusque univalve. On le trouve d'ordinaire à quelques mètres de la mer sur le sable sec, au milieu des pierres et des racines, parfois sous les écorces, au pied des arbres riverains (2). Sa longueur est de 4 à 5 centimètres. Ses pattes qui (lorsque l'animal n'est pas inquiet) émergent de l'ouverture de la coquille avec la partie antérieure du corps lui permettent de courir assez vite de côté et d'autre, à la manière des Crabes. Les gros individus habitent des coquilles évasées, larges de 3 centimètres et demi à l'ouverture, appartenant presque toujours au genre *Purpura* (*P. mancinella* Lam. et *persica* Lin.). Un exemplaire à peu près adulte a été observé dans une coquille de *Triton*, sous genre *Ranularia*. Les jeunes se trouvent dans des coquilles beaucoup plus petites, à ouverture étroite, mesurant à peine 1 centimètre (parfois 8 millimètres) de la base au sommet. Celles-ci peuvent appartenir à divers genres, car si le Cénobite adulte s'approprie presque toujours la même coquille (*Purpura*), les jeunes sont à cet égard beaucoup moins difficiles. Sur douze coquilles ramassées au hasard et renfermant chacune un jeune Cénobite, il s'est trouvé sept *Purpura* (diverses espèces), un *Turbo* (probable-

(1) Le genre *Cœnobita* a été créé par Latreille en 1810. — La description de *C. rugosa* se trouve dans Milne-Edwards, 1837, t. II, p. 241. — Voyez encore Milne-Edwards, 1836. — Gerstæcker, 1863, t. II, p. 371. — Perrier, III, 1893, p. 1036. — Houssay, 1900, p. 693.

(2) Un Pagure de plus grande taille, le *Cœnobita Diogenes* Latreille (*Encycl. méth. Crust.* N° 284), habitant la Havane, a été observé au haut des collines, tirant sa coquille après lui à plus de quatre lieues de la mer (d'après Latreille, 1831; Lucas, 1854).

ment *T. tuber* Lin), un *Nerita tessellata* Gmel., un *Triton*, un *Littorina obesa* Sow. et un *Litt. dilatata* d'Orb. (1).

On sait, d'ailleurs, que le Pagure en voie d'accroissement change de lui-même sa demeure lorsqu'il se trouve trop à l'étroit. Il quitte simplement l'ancienne et s'installe dans une autre. Mais, si le Crustacé se transporte volontiers d'une coquille étroite dans une coquille un peu plus large, agissant en cela en locataire avisé, il regimbe en revanche d'une manière comique quand on lui propose une maison moins confortable.

Un Cénobite que j'avais sorti de sa coquille et enfermé dans une boîte avec une *Purpura* un peu trop étroite s'agita en tous sens pendant plus d'une heure avant de se décider à y entrer. Je le vis enfin installé dans la coquille, mais il paraissait mal à son aise car l'opercule (formé par les première et troisième pattes gauches) était trop grand pour trouver place dans l'ouverture, et la bête entière incapable de se cacher à l'intérieur. Aussi le rusé compère ne se fit-il pas prier longtemps lorsque je lui présentai l'ancienne conque. Quittant prestement la coquille étroite, il monta sur le bord de l'autre, tourna sur lui-même et s'y enfonça en un clin d'œil. Cette expérience, bien facile à répéter, dénote chez le Cénobite une dose de sagesse qui dépasse, semble-t-il, les limites d'un simple instinct. Il faut, pour s'approprier ainsi la maison d'un autre, être de nature un peu « roublard ».

L'intérêt qui s'attache à l'étude du *Cenobita rugosa* provient surtout d'une asymétrie des pattes, beaucoup plus marquée dans cette espèce que chez le Pagure Bernhard, et en général d'une adaptation beaucoup plus complète à la vie recluse. On remarque, lorsque l'animal est retiré à l'intérieur de la coquille, que l'orifice de celle-ci est exactement fermé : 1° par la pince gauche (1<sup>re</sup> patte) élargie à cet effet, formant par sa face externe une sorte de plaque, 2° par sa troisième patte du même côté, ajustée au bord de la précédente, aplatie, elle aussi, sur sa face externe, limitée en dehors par une crête tranchante qui suit exactement le contour de la coquille, enfin 3° par l'extrémité des deuxième et troisième pattes droites dont les tarsi,

(1) Je dois ces déterminations à l'obligeance de M. Lador, préparateur au musée géologique de Lausanne. — Les douze Cénobites, bien qu'encore très petits, montrent déjà tous une hypertrophie manifeste des première et troisième pattes gauches. L'opercule est, chez la plupart, assez différencié pour s'adapter à l'ouverture et recouvrir l'animal.

durs et acérés, contribuent également à compléter l'occlusion. La bête entière est conformée de telle façon que, lorsqu'elle se rétracte, les première et troisième pattes gauches se placent d'elles-mêmes en avant des autres, formant un véritable opercule (1). Les quatrième et cinquième paires de pattes, beaucoup plus courtes que les autres, retirées à l'intérieur de la coquille, portent de petites plaques brunes couvertes d'aspérités transformées par là-même en organes fixateurs (pattes *verruqueuses* de Milne Edwards). L'adaptation est si parfaite que lorsque le céphalothorax proémine au dehors, les pattes verruqueuses se placent dans les deux échancrures de la coquille de *Purpura* (à droite et à gauche de l'orifice) et, grâce à la structure particulière (fig. 3 et 4), font l'office de crampons. Des organes semblables aux précédents se voient également sur les prolongements asymétriques qui surmontent le bout du corps. L'abdomen, de consistance molle, privé de pattes, appendu au thorax par une portion rétrécie, s'est adapté d'autre part à la forme spiroïde de la coquille. Courbé sur lui-même, tordu en spirale de gauche à droite, il offre un côté gauche plus long, convexe, répondant à la paroi dorso-externe, et un côté droit plus court, concave, qui, appliqué contre la columelle, en reproduit les contours. A sa base, en arrière de la portion rétrécie, se trouve un bourrelet arrondi, qui, s'appuyant contre le rebord postérieur de l'ouverture, contribue également à maintenir l'animal (2). On se convainc, en essayant de saisir le Cénobite avec une pince, qu'une fois retiré dans sa coquille, il est impossible de l'en faire sortir. On remarque, en outre, que ce ne sont pas les pattes verruqueuses qui offrent une telle résistance (3), mais que c'est le bourrelet abdominal qui gonflé par l'action des muscles s'arc-boute fortement en arrière du rebord. Il faut, pour faire sortir le crustacé, le saisir vivement avec la pince, en arrière du thorax, et le tirer dehors, avant qu'il ait eu le temps de se cramponner à l'intérieur.

(1) Une disposition analogue existe chez le *Pylopagurus discoidalis* des Antilles, habitant la coquille du Dentale, avec cette différence que l'opercule est essentiellement formé par la pince droite.

(2) Le bourrelet abdominal, relativement plus développé chez les exemplaires de petite taille, forme chez ceux-ci un prolongement asymétrique terminé en pointe mousse, proéminent fortement du côté du corps.

(3) L'usage des pattes verruqueuses est plutôt de retenir le Cénobite lorsqu'il s'avance au dehors.

Le Cénobite, qui n'a cependant pas été créé de toute pièce à l'intérieur d'une coquille, mais dérive manifestement d'une forme libre, s'est donc adapté à sa vie d'ermite, en développant quelques-unes de ses parties d'une manière asymétrique. Le Pagure Bernhard offre quelque chose d'analogue ; il a lui aussi une pince plus forte désignée sous le nom de *grosse main* et un abdomen asymétrique, tordu en spirale, avec un côté plus long et un côté plus court (1). La consistance molle de l'abdomen (partie protégée par la coquille) indique ici encore une adaptation très exacte. Toutefois la différenciation des pattes n'est, chez cette dernière espèce, pas poussée assez loin pour former, comme chez le Cénobite, un opercule protecteur.

Ces faits ont, comme on voit, une portée générale. — Les Pagures dérivent, ainsi que l'a montré Rathke (1840), de larves symétriques, vivant librement dans l'eau de mer, rappelant quelque peu de jeunes Crevettes. A une première larve, connue sous le nom de *Zoö*, succède une deuxième forme (*Métazoö*) symétrique également, puis une troisième (*Megalopa*), chez laquelle l'asymétrie commence à se montrer (2). La troisième larve, bien que rappelant déjà le Pagure définitif, offre encore un abdomen droit, composé de six segments distincts, avec cinq paires de pattes-ramés ou pléopodes, portées par les segments 2 à 6. L'asymétrie affecte seulement la première patte marcheuse droite (future grosse main) et les ramés caudales. Les genres *Galathodes* et *Lithodes*, voisins du Pagure, viennent au monde sous une forme plus avancée, répondant à la phase *métazoö*. Chez *Birgus latro* de l'Archipel malais, la métamorphose paraît être plus raccourcie.

D'après un renseignement donné par M. Hautsch, directeur

(1) La grosse main du Pagure commun est, à l'opposé de celle du Cénobite, placée d'ordinaire du côté droit. Les deuxième et troisième pattes droites sont également un peu plus fortes que les pattes correspondantes du côté gauche. Une disposition analogue s'observe chez *P. granulatus* des îles Bahama et chez *P. forceps*. Sur trente-cinq espèces de Pagures décrites par Milne Edwards, dans sa monographie (1836), treize ont la grosse main à gauche, trois la grosse main à droite, les autres les pattes des deux côtés à peu près égales (Voy., au sujet du genre *Cancellus*, A. Milne Edwards et Bouvier, 1891).

(2) Les jeunes Pagures, déjà un peu asymétriques, ont été décrits autrefois par M. Edwards sous le nom de *Glaucothoë* et rangés par cet auteur dans le groupe des *Thalassinides* à une époque où leur nature véritable était encore ignorée.

du musée de Singapore, les jeunes, qui ne vont jamais à la mer, sortent de l'œuf sous une forme déjà voisine de la forme adulte. Ce dernier type qui vit actuellement à l'état libre dans les trous des rochers, mais dont les ancêtres vivaient autrefois dans une coquille, présente aujourd'hui encore une légère asymétrie de l'abdomen. (Voyez Claus, 1884; Sars, 1889; Korschelt et Heisder, 1890; Willemoës-Suhm, Hanitsch, 1908.)

L'étude du développement des Pagures permet de tirer certaines conclusions au sujet de la question si intéressante de la transmission héréditaire de caractères acquis au cours de l'existence individuelle.

Le Cénobite, dérivant vraisemblablement d'une larve libre et symétrique, l'asymétrie des pattes, si marquée chez notre espèce, doit être considérée comme un caractère acquis au cours du développement phylogénétique, en suite d'adaptation à un genre de vie spécial. De même la torsion de l'abdomen, la formation du bourrelet abdominal, la consistance inégale des téguments, l'atrophie des pattes abdominales et la transformation des 4<sup>e</sup> et 5<sup>e</sup> paires thoraciques en organes fixateurs. Le Cénobite hérite d'une disposition qui, lorsqu'il est parvenu à une certaine phase, l'oblige d'hypertrophier ses première et troisième pattes gauches, de les ajuster l'une à l'autre et d'aplatir leur face externe de manière à former un opercule. Cette même disposition l'oblige à modifier ses autres pattes, à tordre son abdomen dans un certain sens. Je dis *une disposition qui l'oblige*, parce que, s'il en était autrement, si, par exemple, le jeune Cénobite devait à chaque génération accommoder sa forme à celle d'une coquille, il pourrait bien, en suite de ces conditions nouvelles, présenter quelques variations (hypertrophie de l'une ou de l'autre patte, décalcification des téguments de l'abdomen, etc.), mais ne saurait modifier ses première et troisième pattes gauches, de manière à former un opercule toujours identique.

Des différenciations aussi précises, aussi exactement adaptées à un certain but, indiquent une disposition héréditaire parfaitement fixée (1).

(1) Les Pagures, accidentellement entraînés vers la haute mer avant d'avoir trouvé une coquille protectrice, offrent néanmoins une asymétrie manifeste. Cette asymétrie est toutefois moins accusée que celles des individus qui mènent depuis longtemps la vie recluse.

Il y a plus. Le Cénobite hérite d'un instinct qui, lorsqu'il a atteint une certaine phase, le pousse à choisir une coquille vide pour s'y installer. Cette adaptation de l'instinct est, comme celle des organes, si exactement fixée, qu'on ne trouve jamais un Cénobite qui, passé l'état larvaire, vive volontairement à l'état libre. L'instinct qui détermine le genre de vie se transmet d'une génération à l'autre en même temps que les formes organiques qui en dépendent. On remarque encore que l'instinct se précise davantage à mesure que l'animal se rapproche de l'âge adulte. En effet, tandis que les jeunes Cénobites se contentent (pourvu que les dimensions correspondent) de coquilles à peu près quelconques, les adultes choisissent presque exclusivement des conques du genre *Purpura*.

Il y a là un bel exemple d'un ensemble de caractères qui, acquis au cours de la vie individuelle en suite de modifications successives, se transmet avec une régularité parfaite en même temps que les instincts.

Un zoologiste, auquel je soumettais les réflexions qui précèdent, m'a objecté que l'asymétrie du Cénobite s'explique par la sélection naturelle, sans qu'il soit nécessaire de faire intervenir d'autres facteurs. Les Pagures, à l'époque où quelques-uns d'entre eux ont eu l'idée de se réfugier dans une coquille, se seraient trouvés dans des conditions telles que seuls les individus doués de cet instinct auraient été à même de subsister. Les autres, moins bien armés pour la lutte, auraient disparu d'eux-mêmes. Il ne s'agirait en d'autres termes, dans le cas qui nous occupe, pas tant de la transmission héréditaire de certains caractères acquis durant la vie individuelle que de la transmission d'un certain instinct.

J'avoue ne pas bien comprendre. Je ne vois pas, pour ce qui me concerne, en quoi la transmission héréditaire d'un instinct diffère de la transmission héréditaire d'une forme organique. L'instinct qui détermine le genre de vie est nécessairement associé aux particularités anatomiques qui en dépendent. Il faut dans les deux cas (pour parler avec Weismann) des déterminants spéciaux transmis d'une génération à l'autre par les cellules sexuelles, aussi bien pour les instincts que pour les caractères visibles. Il faut, pour qu'une modification s'établisse, que l'instinct se modifie en même temps que la structure. Je ne comprends pas davantage pourquoi, dans la



iscussion qui nous occupe, les caractères acquis en suite de sélection naturelle seraient *a priori* écartés.

Des diverses modifications qui peuvent affecter l'individu pendant sa vie, les unes, inutiles ou franchement nuisibles, ne s'héritent pas. Telles sont, par exemple, les mutilations. Les amputés n'ont pas des enfants privés de membres. De même les hommes-troncs (1). J'ai vu moi-même un homme-tronc, originaire de Sibérie, qui, s'étant marié, avait sept enfants bien conformés. — Un autre exemple, souvent cité, est celui des enfants juifs qui, malgré la circoncision pratiquée depuis des siècles, naissent avec un prépuce de longueur ordinaire. Les Chiens *fox-terriers* chez lesquels on a coutume d'amputer la queue au premier tiers engendrent des petits à queue normale (2).

Une deuxième classe comprend des modifications qui, bien que nuisibles, ont une tendance à s'hériter. Telles sont certaines malformations (bec-de-lièvre, syndactylie, brachydactylie, polydactylie), la luxation congénitale de la hanche, la myopie (en suite d'allongement du bulbe oculaire), la disposition à la calvitie, la surdi-mutité, l'imbécillité. Il s'agit ici, contrairement à la catégorie précédente, d'altérations remontant le plus souvent à l'époque fœtale et par là-même profondément enracinées dans l'organisme.

Certaines diathèses plus ou moins héréditaires (lymphatisme, scrofuleuse, arthritisme, disposition au cancer, à la carie dentaire) pourraient encore être rangées dans la même classe. Les tares de cette nature seraient, par le fait qu'elles se trans-

(1) On appelle hommes-troncs ceux qui ont subi une quadruple amputation intra-utérine (peut-être par l'effet de filaments amniotiques enroulés autour des membres à l'état de bourgeons).

(2) Pour ce qui est de l'hérédité des déformations artificielles, la question n'est pas encore résolue. Divers anthropologistes, Gosse entre autres, soutiennent que les déformations du crâne, pratiquées sur les deux sexes pendant plusieurs générations, deviennent héréditaires. (Voy. Ledouble, *Variations du système musculaire de l'Homme*, t. II, p. 491.) Il semble également que certaines atrophies, provenant de défaut d'usage, aient une tendance à s'hériter; telles sont l'atrophie partielle des muscles des orteils (en suite de compression), l'ankylose partielle d'un ou de deux orteils, l'ankylose du coccyx. C'est à peine si les modifications indiquées sous cette rubrique peuvent être données comme des exemples de transmission de caractères acquis, et pourtant il faut bien que lesdites modifications aient, au cours de la vie individuelle, une fois commencé.

mettent, désastreuses pour notre race, si elles ne se corrigaient d'ordinaire en suite du croisement des sexes, par l'influence prépondérante du parent le plus normal.

Une troisième classe, enfin, comprend les modifications acquises au cours de la vie individuelle, en suite d'adaptation à des conditions nouvelles, à un genre de vie nouveau. Ces dernières, utiles à la conservation de l'espèce, ont, d'après les lois si sages de la nature, une tendance manifeste à s'hériter. Agissant dans le même sens que les phénomènes de sélection, elles jouent dans l'évolution des êtres un rôle essentiel.

Le cas du Cénobite rentre précisément dans cette classe. L'asymétrie des Pagures est particulièrement instructive, par le fait que ces animaux dérivent primitivement de formes libres. On peut, en suivant leurs transformations, toucher du doigt, pour ainsi dire, les modifications, organiques résultées de la vie recluse à l'intérieur d'une coquille.

Ma conclusion est que les caractères acquis au cours de l'existence individuelle en suite d'adaptation peuvent, si les circonstances sont favorables, se transmettre d'une génération à l'autre par hérédité.

Cette transmission des caractères *adaptatifs* est, pour que l'évolution puisse se produire, une condition *sine qua non*.

N'est-ce pas dans cette transmission héréditaire que se trouve la clé du transformisme ?

#### OUVRAGES CITÉS

**1810.** — LATREILLE (P.-A.). *Considérations générales sur l'ordre naturel des animaux*. Paris.

**1825.** — LATREILLE (P.-A.). *Familles du règne animal, genre Cénobite (Pagurus clypeatus)*. Paris, p. 277.

**1831.** — LATREILLE (P.-A.). *Cours d'Entomologie*. Paris, 1<sup>re</sup> année, p. 372.

**1836.** — MILNE-EDWARDS. *Observations zoologiques sur les Pagures*. Ann. d. Sc. nat., 2<sup>e</sup> série, VI, Zoologie.

**1837.** — MILNE-EDWARDS. *Histoire naturelle des Crustacés*. Paris, t. II, p. 241 (genre *Cenobita*).

**1840.** — RATHKE. *Zur Entwicklungsgeschichte der Decapoden*. Archiv für Naturgeschichte, Bd VI.

**1854.** → LUCAS. *Note relative au Cenobita Biogenes* de Catesby. Ann. Soc. entom. de France, 3<sup>e</sup> s., t. II, p. LIV.

**1863.** — GERSTAECKER. *Handbuch der Zoologie*. t. II, p. 374.

1884. — CLAUS. *Traité de Zoologie*, 2<sup>e</sup> éd. fr., p. 747.
1889. — SARRS. *Bidrag til Kundskaben om Decapodernes Forandlinger*. Archiv f. Mathem. og Naturvid. Bd XIII.
1890. — KORSCHÉLT et HEIDER. *Lehrb. der vergl. Entwicklungsgeschichte*, t. I, p. 473.
1890. — BOUVIER (E.-L.) *Variations progressives de l'appareil circulatoire artériel chez les Crustacés anomoures. — Sur la respiration et quelques dispositions organiques des Pagures terrestres du genre Cénobite*. Bull. de la Soc. philomatique de Paris, 8<sup>e</sup> sér., t. II.
1891. — MILNE-EDWARDS (A.) et BOUVIER (E.-L.). *Sur les Paguriens du genre Cancellus*. Bull. de la Soc. philomatique de Paris, 8<sup>e</sup> sér., t. III.
1893. — PERRIER (Ed.). *Traité de Zoologie*. III, p. 1936.
1900. — HOUSSAY. — *La forme et la vie*, p. 693.
1908. — HANITSCH (R.). *Guide to the zoological Collections of the Raffles Museum Singapore*, p. 73, pl. XVIII (*Birgus latro*).

#### EXPLICATION DES FIGURES

FIG. 1. — Le Pagure cénobite de Ceylan retiré dans sa coquille (*Purpura persica*).

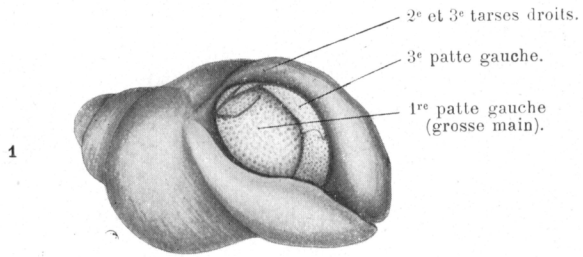
On voit, dans l'orifice, le bouclier protecteur formé par les première et troisième pattes gauches et, au-dessus, l'extrémité des deuxième et troisième pattes droites. Les flèches tracées sur la figure indiquent, en suivant de haut en bas : le premier, les 2<sup>e</sup> et 3<sup>e</sup> tarsi droits, le second, la 3<sup>e</sup> patte gauche, le troisième, la première patte gauche (grosse main).

FIG. 2. — Le Pagure cénobite, à moitié sorti de sa coquille.

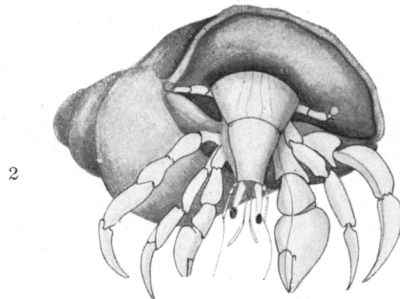
FIG. 3. — La quatrième patte, transformée en patte verruqueuse.

FIG. 4. — La même. Coupe longitudinale, faite par le Dr Popoff  $\times 31$ .

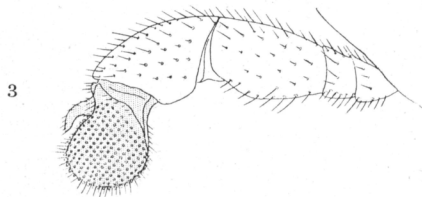
La coupe colorée (après décalcification), à l'hématine et au liquide de Van Gieson, montre les aspérités du tégument (nervures) colorées en jaune vif, la cuticule teintée en lilas, et en dessous de celle-ci, dans la région des verrucosités, un tissu compact, jaune, semé de noyaux violets, avec de petits groupes de cellules glandulaires (violottes). Les aspérités perforées d'un petit canal sont implantées dans des alvéoles ménagés dans l'épaisseur de la cuticule et permettant une communication du canal avec la couche sous-jacente.



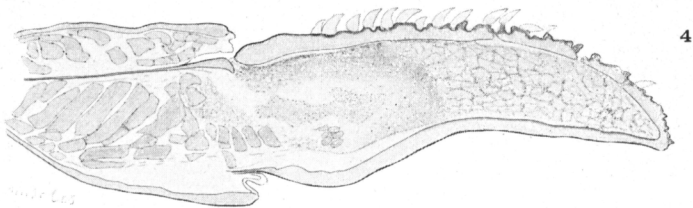
Le Pagure cénobite de Ceylan retiré dans sa coquille (*Purpura persica*).



*Coenobita rugosa* (Ceylon).



Quatrième patte gauche avec sa plaque verruqueuse.



Coupe de la plaque verruqueuse de la quatrième patte.

N. POPOFF, del.

COENOBITA RUGOSA.

