

Observations sur la Biologie de *Stenasellus virei*

(Crustacea Isopoda Asellota des eaux souterraines)

par

Guy MAGNIEZ*

Observations on the Biology of *Stenasellus virei* (Crustacea Isopoda Asellota of Subterranean Waters)

SUMMARY

St. virei has been bred in the laboratory for many years (1960-1974). Most of the *St. v. hussoni* were captured in karstic waters, near the Moulis subterranean laboratory. Some *St. v. virei* from the Padirac sink-hole; *St. v. buchneri* from Cantabrian caves; *St. v. boui* and *St. v. virei* from phreatic waters; and *St. bulli* and *St. breuili* have also been bred. Since Stenasellids are unable to swim, very low aquariums are used, with a bed of cave clay, some calcareous stones, dead wood and dead elm tree leaves. Little depth of water is necessary.

Stenasellus was originally carnivorous, being able to capture and devour living prey, such as Chironomid larvae, but the populations of cave waters have developed a different diet: silt, guano, plant remains..., because they have been often insulated from their original phreatic biocenosis. Nevertheless, the existence of cannibalism among them points out that the predatory behaviour has not completely disappeared.

Adult *St. virei* can be fed with Cerophyl.

Some observations on the burrowing activity and on the reactions to light, temperature and salt water have been made.

All postmarsupial molts of *Stenasellus* occur in two steps (isopodan molts). The intramolt is extremely long (from 83 h 30 min. for the first molt of the free young), to 8-12 days, for the adult ♂ and ♀, 14 days for ♀ reproductive molts and 16-21 days for the molts of aged or senile individuals). The intermolts last from 2 1/2 months (first intermolt of the free young), to 9-12 months (non-reproductive ones of the adult) and 12-18 months (average: 15-16), for reproductive ♀ intermolts. The normal lifespan of karstic subspecies of *St. virei* and related species must be estimated as 12 years (♂) and 15 years (♀). All these values are 10-20 times longer than those of an epigeic Asellid of the same size (*Asellus aquaticus*).

The reproductive cycle has been studied. The adult ♀ is larger than the ♂. There is no precopulatory pairing ("nuptial ride"), contrary to epigeic Isopods and Amphipods. It seems due to the fact that this group lived originally among interstices or burrows in alluvial deposits, where long coupling would be impossible. The successive bilateral copulation is very short (one hour) and takes place during the ♀ reproductive molt. The ♀ lays her eggs some 4-5 days after her anterior molt removal and laying may take 24 hours. The number of eggs (15-60, average 32, in *St. v. hussoni*) increases with the size of the ♀. The eggs of the Stenasellids are significantly larger than those of epigeic *Asellota*.

* Laboratoire de Biologie Animale et Générale, Université de Dijon, 6, Bd. Gabriel, 21000 DIJON, FRANCE.

Intramarsupial development of *St. virei* takes 9-10 months at 9-11°C. As the reproductive ♀ intermolt lasts 12-18 months, the ♀ keeps her empty pouch for 2-8 months, after the young leave it. In some caves, the laying season is the end of winter and beginning of spring: the liberation of the young occurs on autumn. A ♀ reproductive intermolt is always followed by one or several genital-rest intermolts (each being 9-11 months long), so, a ♀ cannot lay eggs in each year: the minimal interval between successive reproductions of a single ♀ is 2 years. It can reach 5 years or more, according to the scarcity of food-coming in the biotope.

Intramarsupial life includes embryonic (5-5 1/2 months), then larval (4-4 1/2 months) stages. There are 2 intramarsupial larval molts (in one step, i.e. non-isopodian ecdysis).

The liberation of the brood is very slow: average 28 days between the departure of the first and last young. Newly released young are 1,5 mm (*St. virei*), or 2,1 mm (*St. bulli*) long.

Postmarsupial larval stages include 3 intermolts and last some 11 months after birth. On the first intermolt, the young have no VII pereopods (= manca I + II stages); on the second, the VII pereopods are rudimentary (= manca III); on the third, the VII pereopods are normal, but shorter than VI pereopods.

Juvenile development is very long. Size and age of puberty, in *St. virei hissoni* are: 4,5 mm and 4-5 years; for the ♂ and 6,5-7 mm and 6-7 years or more, for the ♀. In the juvenile ♂, the morphogenesis of I and II pleopods takes place normally on intermolts 4-9 and lasts 3 years or more. On intermolt 10, it seems that the ♂ is able to mate.

SOMMAIRES

SUMMARY	79
GENERALITES	83

PREMIER CHAPITRE

METHODES DE RECOLTE — REALISATION DES ELEVAGES — OBSERVATIONS SOMMAIRES SUR STENASELLUS VIREI:

I	RECOLTE DES INDIVIDUS	84 - 90
	A) Stations utilisables	84
	B) Méthodes de capture	86
	C) Transport et tri des Sténaselles	87
II	ELEVAGES EXPERIMENTAUX	90 - 94
	A) Historique et données bibliographiques	90
	B) Méthodes d'élevage	90
	C) Elevages à la grotte-laboratoire de Moulis	91
	D) Elevages de Dijon et d'Antheuil	93
III	OBSERVATIONS SOMMAIRES SUR LE COMPORTEMENT DE ST. VIREI	94 - 102
	A) Nutrition et régimes alimentaires des Sténaselles	94
	B) Activité motrice générale	99
	C) Influence de la lumière sur les Sténaselles	100
	D) Influence de la température sur <i>St. virei</i>	100
	E) Possibilités de vie hors de l'eau des Sténaselles	101
	F) Euryhalinité des Sténasellides	102

IV – CONCLUSIONS	102 - 103
------------------	-----------

DEUXIEME CHAPITRE

ETUDE DE LA MUE DE STENASELLUS VIREI – DUREE DES INTERMUES – LONGEVITE DE L'ESPECE

I – GENERALITES	104
II – MUE DES ISOPODES: CAS GENERAL	104
III – DEROULEMENT DE LA MUE CHEZ LES STENASELLES ETUDIÉS	104 - 113
A) Données bibliographiques	104
B) Observations personnelles dans le milieu naturel	105
C) Observations personnelles dans les élevages	106
D) Discussion	107
E) Evaluation de la durée du phénomène	108
F) Comparaison avec d'autres Isopodes	110
G) Comportement des Sténaselles en cours de mue	111
H) Mue et régénération naturelle des appendices	112
IV – DUREE DES INTERMUES DES STENASELLES	113 - 118
A) Données bibliographiques	113
B) Observations personnelles sur les Sténaselles	114
C) Comparaisons avec d'autres Crustacés	115
D) Données sommaires sur le cycle d'intermue de <i>St. virei</i>	116
E) Mues, intermues et formes épizoïques des Sténaselles	117
V – LONGEVITE DES STENASELLES	118 - 120
A) Généralités	118
B) Observations	118
C) Comparaisons avec d'autres cavernicoles	120
VI – CONCLUSIONS	120 - 121

TROISIEME CHAPITRE

OBSERVATIONS SUR LE CYCLE BIOLOGIQUE DE STENASELLUS VIREI

I – CYCLE GENITAL ET PERIODICITE DE LA REPRODUCTION	122 - 162
A) Appareil génital, dimorphisme sexuel et intersexualité	122
B) Mue parturielle et accouplement chez <i>St. virei</i>	131
C) Intermue de reproduction de la femelle	141
1) Ponte	141
2) Nombre et taille des oeufs, comparaisons et discussion	142
3) Intermue de reproduction et gestation	147
D) Périodicité de la reproduction chez les Sténaselles	149
E) Conclusion	161

II – DEVELOPPEMENT DE STENASELLUS VIREI ET SA CHRONOLOGIE	203
A) Généralités	163
B) Développement intramarsupial	163
1) Durée du développement intramarsupial	163
2) Période embryonnaire	165
3) Passage du stade embryonnaire au stade larvaire: éclosion	169
4) Période larvaire intramarsupiale	170
C) Libération des larves	176
D) Développement larvaire postmarsupial	177
E) Période juvénile: croissance et différenciation sexuelle externe	188
1) Futures femelles	188
2) Futurs mâles	190
F) Conclusions	201
RESUME	203 - 205
RESUME ET CONCLUSIONS	205 - 212
BIBLIOGRAPHIE	213 - 228

GENERALITES

Dans les deux premières parties de ce travail, il a été fait mention, d'une part des observations réalisées directement dans la nature, d'autre part des observations concernant, soit l'anatomie ou la morphologie des *Stenasellidae*, soit la structure démographique des populations de *Stenasellus virei*. Ces dernières ont été faites à partir de matériel fixé provenant, soit de collectes antérieures à 1960 (matériel de Biospeologica, que Monsieur le Professeur Vandel m'avait très aimablement confié, matériel récolté par Monsieur le Professeur Husson, en 1955, dans les grottes pyrénéennes), soit de captures effectuées, depuis 1960, par des chercheurs ou des collaborateurs du laboratoire souterrain, ou par moi-même.

Quant aux Sténaselles vivants placés en élevages, ils proviennent de multiples captures effectuées chaque année, au cours de mes nombreux séjours dans les Pyrénées, mais aussi de dons de Monsieur le Professeur Vandel, de Madame R. Lattinger-Penko, de Mesdemoiselles N. Gourbault et F. Lescher-Moutoué et de Messieurs J.-Y. Bertrand, Cl. Bou et R. Rouch, à qui je reste particulièrement reconnaissant.

Cette troisième partie sera consacrée à l'exposé des observations d'ordre biologique réalisées, pour la plupart, à la suite d'élevages suivis durant de longues années. Ceux-ci ont porté, non seulement sur les sous-espèces de *St. virei* les moins rares, mais également sur quelques espèces voisines, comme *St. breulli* et *St. hulli*.

Nous la fractionnerons en trois chapitres d'importance inégale. Le premier comporte d'abord une partie technique, consacrée aux problèmes posés par la récolte, la mise en élevage et le maintien en vie durant de longues périodes de ces animaux souterrains, suivie d'une partie intitulée: "Observations sommaires sur le comportement de *Stenasellus virei* et des espèces voisines", qui rassemble les constatations faites au cours de plus de 10 ans. Elle constitue une contribution à la connaissance de plusieurs questions, comme le mode de nutrition, l'activité motrice générale, l'influence de la lumière, celle de la température du milieu, les possibilités de vie hors de l'eau, la tolérance aux sels dissous, qui se posent pour *St. virei* et les autres *Stenasellidae*.

Le second chapitre, consacré à une étude détaillée de la mue chez *St. virei*, comporte des données précises sur la durée des différentes intermues et, corrélativement, sur celle de la longévité de ce Crustacé.

Le troisième chapitre, le plus important, a trait aux observations faites sur le cycle vital de *St. virei*: cycle génital de la femelle adulte (mue parturielle et accouplement, ponte et gestation, périodicité de la reproduction à l'échelon individuel et à celui de la population), puis observations sur le développement (développement intra-marsupial, comprenant une phase embryonnaire, suivie d'une phase post-embryonnaire; développement larvaire postmarsupial; croissance et différenciation sexuelle externe au cours de la phase juvénile). Comme dans le second chapitre, j'insiste sur les données chronologiques, dont l'importance est primordiale pour la biospéléologie.

PREMIER CHAPITRE

METHODES DE RECOLTE – REALISATION DES ELEVAGES –

OBSERVATIONS SOMMAIRES SUR STENASELLUS VIREI

I – RECOLTE DES INDIVIDUS:

J'ai réalisé mes premières récoltes de Sténaselles vivants à l'automne 1960, sur les indications données par Monsieur le Professeur Husson. Les stations connues étaient encore peu nombreuses à cette date (Racovitza 1960; Husson 1957, 1959; Ginet 1959; Magniez 1967/1968). Pour assurer cette première prise de contact avec les grottes pyrénéennes abritant *Stenasellus virei*, l'aide de M. Bouillon, Biologiste-adjoint au laboratoire de Moulis, à qui le Professeur Husson avait enseigné, en 1955, les méthodes de capture des Crustacés Péracarides, m'a été particulièrement précieuse. Les captures, en vue des élevages expérimentaux, s'amplifièrent par la suite, au fur et à mesure que les prospections, très actives durant la décennie 1960-70, se multipliaient.

A. Stations utilisables:

1. *Stenasellus virei hussoni*: Pendant longtemps, cette forme a été la seule étudiée, bien que non encore subséparément désignée, puis que mes conclusions sur les subdivisions de l'espèce polytypique *St. virei* n'ont pris corps qu'à la fin de 1967.

a. Grotte du Mont-de-Chac: La troisième station historiquement connue reste un véritable modèle de celles de la zone dénoyée des massifs karstiques. Elle offre de surcroît plusieurs avantages pour le prospecteur: faible distance (30 km environ) du laboratoire de Moulis, accès commode toute l'année (faible altitude, proximité d'un hameau), cavité courte et à faible déclivité, ne nécessitant pas d'agrs, cavité sèche dans son ensemble, le pour à Sténaselles étant bien délimité et permettant des observations et des captures faciles (cf. deuxième partie, p.125 et suiv. et Magniez 1973a), la population s'étant maintenue relativement stable au cours des temps. Les captures s'y répartissent ainsi:

Septembre 1960: 79; juillet 1961: 35; septembre 1961: 51; septembre 1963: 62; juillet 1964: 108; août 1965: 70; avril 1966: 20; septembre 1966: 66; avril 1967: 7; août 1967: 102; avril 1969: 14; août 1969: 20; juillet 1970: 42; avril 1972: 33; août 1972: 102; décembre 1972: 10.

Bien que la station soit accessible en toutes saisons, le nombre des captures en période de hautes eaux est toujours faible. Le meilleur rendement est obtenu à la fin de l'été, alors que la profondeur est de moins de 10 cm. Les meilleures récoltes dépassent à peine la centaine et il est impossible de les répéter d'une année à l'autre, par suite du faible effectif global de cette population (cf. p.168). C'est cette grotte qui a fourni au Professeur Husson la plupart des lots mis en élevage à l'Institut de Biologie de l'Université de la Sarre (1955-57) et qui furent utilisés pour le premier film de long métrage réalisé sur des Crustacés cavernicoles.

b. Grotte de l'Estelas (n° 6): Située en altitude (900 m), mais accessible durant une grande partie de l'année, les captures n'y sont commodes qu'en période de basses eaux dans le lac souterrain (de juillet à la fin de l'automne). Elles s'y répartissent ainsi:

Septembre 1960: 21; août 1964: 157; mars 1965: 11; août 1965: 240; juillet 1966: 93; avril 1967: 24; août 1967: 239; août 1969: 160; juillet 1970: 23; août 1972: 325; décembre 1972: 23.

Bien que sa visite nécessite une longue et pénible marche en forêt, cette cavité, située à quelques 15 km seulement du laboratoire de Moulis, a été souvent mise à contribution. La population de Sténaselles est plus importante qu'au Mont-de-Chac, permettant en fin d'été des pêches de 200 à 300 individus, qui ne peuvent être répétées chaque année, comme le montre

l'analyse des effectifs cités ci-dessus. Néanmoins, cette grotte a fourni la plupart des lots mis en élevage à Dijon et à Antheuil.

c. Grotte du Bédât (n° 10): Bien que relativement peuplée, cette station, beaucoup trop éloignée de Moulis, n'a guère pu être utilisée. Trois visites fructueuses y ont cependant été faites:

Juin 1965: 23; juillet 1966: 58; septembre 1966: 40.

d. Grotte du Goueil-di-Her (n° 65): Cette station, dans les conditions normales, ne permet la capture que de quelques Sténaselles. Dans des circonstances hydrogéologiques exceptionnelles (désamorçage et vidange du grand siphon), d'importantes captures ont pu y être faites:

Juillet 1967: 108; janvier 1969: 88; décembre 1969: 65.

e. Gouffre du Sauvajou (n° 54): Ce gouffre-perle, d'exploration très dangereuse par mauvais temps, abrite dans ses parties profondes (à quelques 250 m de profondeur), de très importantes populations de *St. virei hussoni* (Cl. Bou, communication orale). Elles ne sont malheureusement accessibles qu'à l'occasion d'une grande expédition spéléologique sportive (août 1966: 84 individus). Cette station est l'exemple d'un biotope peuplé, mais pratiquement inutilisable par un chercheur isolé, pour la mise en route d'un élevage.

f. Autres stations. Le gouffre du Plagnol de la Plagne (n° 29) est une station qui, visitée à plusieurs reprises chaque année, m'a permis de capturer à chaque fois 10-20 *St. virei hussoni*. Le ruisseau Saint-Paul (n° 51, 124 individus capturés en mars 1964) et la grotte de Lespiougue (n° 64, 98 individus capturés en juillet 1966), m'ont permis de compléter utilement mes élevages, mais il n'est pas possible de les mettre à contribution plus fréquemment que tous les cinq ou six ans, afin de laisser à la population locale le temps de se reconstituer.

2. *St. virei virei*: Avec cette forme apparaissent les difficultés de se procurer un matériel vivant suffisant. Les premiers individus ont été capturés au Gouffre de Padirac (n° 1), en septembre 1963 (42 au total), mais il n'est pas possible de répéter souvent ces pêches, d'autant qu'elles doivent se faire hors de la saison touristique. Il a donc fallu avoir recours aux stations du milieu interstitiel, c'est-à-dire attendre que le récent procédé des sondages Bou-Rouch (1967) ait permis de découvrir et d'exploiter ces dernières, pour démarrer de nouveaux élevages de cette sous-espèce. Mais, si la répartition de celle-ci est très vaste, les individus sont très disséminés dans les nappes phréatiques (cf. deuxième partie, p. 141). Chaque pompage, même après appâtage, ne permet d'extraire qu'un faible nombre d'individus qui, souvent traumatisés ou blessés par le passage dans la pompe, peuvent mourir rapidement. Un sondage productif dans le sous-écoulement du Volp (n° 97) m'a ainsi permis de capturer 5 individus le 22-07-70, 20 le 23-07, 2 le 24-07, mais aucun au cours des pompages des jours suivants. De la même façon, un sondage dans le Tarn (n° 75) réalisé par M. Cl. Bou, a permis d'obtenir la seule ♀ ovigère de cette sous-espèce jamais trouvée jusqu'alors. La découverte des riches peuplements hyporhéiques du Dourdou (affluent du Tarn) est trop récente pour avoir pu être mise à contribution pour des élevages.

3. *St. virei houi*: Pendant longtemps, la seule station connue était la galerie de mine de Couffens-de-Betmajou (n° 41), capable de fournir épisodiquement quelques individus:

Juillet 1961: 1; juillet 1963: 4; septembre 1963: 11; août 1965: 35; avril 1966: 26; juillet 1966: 12; avril 1967: 6; août 1972: 5.

De ce fait, l'étude d'une telle forme était difficile à mener à bien. Toutefois, depuis sa découverte dans le sous-écoulement du Nert (n° 89, cf. Gourbault et Lescher-Moutoué 1968, Magniez 1971a), elle est disponible en nombre plus important. On pourra dans l'avenir, pour en reprendre l'élevage, faire appel à des pompages répétés dans ce biotope hyporhéique, malgré l'inconvénient de ce procédé qui blesse une partie des Crustacés.

4. *St. virei buchneri*: La seule station peuplée disponible était la cueva de Cullalvera (n° 34), découverte grâce aux prospections du Spéléo-Club de Dijon dans la province de Santander. Les premiers individus vivants m'ont été fournis en septembre 1965, par Monsieur le Professeur Vandel, ce dont je lui reste très reconnaissant. Par la suite, en avril 1966, j'ai pu en récolter moi-même, dans cette grotte, un lot de 130 individus qui, de retour en France, furent mis en élevage. Ces captures n'ont pu être renouvelées, la préparation d'une expédition lointaine pour collecter de la faune cavernicole vivante ne pouvant être répétée fréquemment et l'entrée dans certaines grottes étant soumise à l'autorisation des autorités provinciales.

5. *St. virei angelieri*: Comme il n'existait aucune station populeuse, cette forme n'a fait l'objet d'aucune tentative d'élevage. Toutefois, sa récente découverte dans des biotopes karstiques (n° 108, 110, 114 et 116) permettra peut-être de remédier à cet état de choses.

6. *Autres espèces*: Quelques *St. breuilii* de la Cueva Akelar ont été maintenus en vie durant plusieurs mois à Moulis. La grotte de la Guiraudasso a permis, durant des années, d'alimenter un petit élevage de *St. bulli* et les nouvelles stations découvertes par Bertrand (1973) permettront de le développer. Toutefois, l'élevage de *St. bulli* semble nécessiter des conditions différentes de celles dont se contente *St. virei*, si bien que des observations suivies sur cette grande espèce ne pourront être entreprises qu'ultérieurement.

7. *Conclusion*: Cette courte énumération montre que la collecte de Sténaselles, en quantité suffisante pour réaliser des élevages expérimentaux, présente des difficultés que l'on ne rencontre pas avec les espèces épigées. Mes publications consacrées aux stations de *St. virei* (Magniez 1967/68, 1971a et 1975) en rendent compte et expliquent la difficulté de réaliser une étude biologique de l'espèce entière, puisque la connaissance des formes interstitielles était tributaire des prospections récentes, puis du travail systématique subséquent.

B. Méthodes de capture:

1. *Généralités*: Le premier *Stenasellus* récolté à Padirac l'a été par la méthode la plus simple qui soit: la chasse à vue (Viré et Raymond en 1896). De la même manière, les prospecteurs ultérieurs mirent en évidence ce Crustacé dans une série de cavités pyrénéennes. L'espèce ayant été d'abord découverte et même considérée comme inféodée à un biotope particulier: les petites flaques et gours peu profonds, à eau calme et à fond argileux, sa capture directe n'offrait aucune difficulté. C'est encore ce procédé qui fut utilisé par le Professeur Husson, en 1955, pour la capture de *St. virei hussoni* aux grottes de Moulis, de l'Estelas, de Peyort, du Mont-de-Chac et de Gourgue (Husson 1957). Antérieurement, il avait déjà fait la preuve de son efficacité pour la capture des *Niphargus* (Husson 1936, Ginet 1960) ou des Isopodes cavernicoles *Prousellus cavaticus* et *Cæcosphaeroma burgundum* (Husson et Daum 1953a, 1953b, 1955). Pour la capture des *St. virei hussoni* au gour du Mont-de-Chac, j'ai pris l'habitude de me munir d'un matériel très simple: une grande cuillère, perforée pour faciliter l'écoulement de l'eau, un minuscule filet en nylon de 5 cm de diamètre avec un long manche rigide et deux pinceaux à aquarelle. Les pièces de bois macéré du fond du gour sont soulevées à la main avec précaution, pour éviter tout remous ou trouble argileux. Les Sténaselles restant agrippés au bois sont détachés délicatement et placés dans un récipient préalablement garni d'eau de la grotte. Quant aux individus qui se trouvent à la surface du limon, il suffit de plonger la cuillère lentement devant eux, puis de les pousser à l'aide d'un pinceau vers celle-ci et enfin de la remonter avec précaution vers la surface. Lors des hautes eaux, la cuillère est remplacée par le filet. Cette méthode offre le grand intérêt de fournir des Crustacés en parfait état. Cependant, elle n'est praticable que lorsque la profondeur de l'eau est faible (moins de 30-40 cm), ce qui est le cas, en été ou en automne, dans les quelques stations populeuses proches de Moulis (Mont-de-Chac, Estelas) ou à la grotte du Bédat. A l'Estelas, la chasse à vue du 17-03-1965 ne me permit de capturer que 11 Sténaselles (saison des hautes eaux, profondeur du lac atteignant 80 cm), tandis que le 30 août de la même année (période d'étiage, profondeur de 10 cm environ), elle permet la capture de 240 individus.

En citant cet exemple favorable, rappelons les conclusions de l'étude sur les populations naturelles accessibles de *St. virei* (cf. deuxième partie, p. 168): le fait que 240 Sténaselles aient pu être distraits simultanément de cette station (la meilleure dont j'ai disposé), ne signifie nullement qu'on peut en obtenir en quantité illimitée. De telles ponctions ne sont guère possibles qu'une fois tous les 2-3 ans, au minimum.

2. *Captures au moyen de pièges appâtés*: Lors de ma visite à Padirac le 16-09-1963, j'ai constaté que, même dans les biotopes où Fage et Jeannel avaient réussi, en 1913, à collecter 16 Sténaselles en une seule exploration, la chasse à vue ne permettait de capturer que quelques individus. Dans une telle cavité où, la plupart du temps, l'eau est trop profonde pour permettre d'apercevoir les Crustacés, il faut avoir recours au piégeage. Celui-ci est opéré au moyen de balances à mailles fines, de construction très simple (Jeannel 1926, Chappuis 1950), ici simple

cercle métallique équilibré, de 30 cm de diamètre, garni de gaze chirurgicale et lesté de 4 masses de plomb. Ces pièges, munis d'un appât carné au centre, ont déjà été utilisés (Ginet 1960), pour la pêche des *Niphargus* en eau souterraine profonde ou, munis d'appâts végétaux convenables, pour la capture d'*Asellidae* anophtalmes dans les puits maçonnés (Henry 1966b). Dans le cas des *Stenasellidae*, qui sont des Isopodes carnassiers (cf. p.97), (Magniez 1971b, 1973c), la balance doit être garnie d'un fragment de viande rouge ou de rate. A l'aide de ce dispositif, j'ai pu capturer près de 40 *St. virei* simultanément, par des fonds de 2-3 m, dans les Grands Gours de Padirac. La méthode est également utilisable pour la capture de *St. biuli* dans le karst noyé. La balance doit être remontée du fond d'un mouvement lent et continu, avec précaution, car une partie des Isopodes se trouvent toujours à la face inférieure de la gaze, agrippés aux mailles.

3. *Autres méthodes*: Les procédés cités plus haut sont valables pour les biotopes karstiques et les puits maçonnés, dans le second cas. Avec la mise en évidence de *St. virei* dans les milieux hyporhéiques et l'utilisation des sondages tubés Bou-Rouch (1967), une nouvelle possibilité de capture de faune souterraine vivante est intervenue (Gourbault et Lescher-Moutoué 1968, Gourbault 1972, Lescher-Moutoué 1973). L'appâtage des tubes, durant plusieurs heures, avant d'effectuer le pompage, accroît considérablement le rendement de la méthode. Toutefois, nombre de Crustacés, blessés par le passage dans la pompe, meurent dans les jours qui suivent la capture. Cet inconvénient se retrouve, encore amplifié, si l'on emploie la méthode des sondages Karaman-Chappuis, pour chercher *St. virei* dans les graviers de rivière ou de source, les Crustacés étant presque tous blessés ou tués par les choes. Le procédé Bou-Rouch m'a toutefois permis, à partir de 1969, de mettre en place quelques élevages de *St. virei boui* hyporhéiques et même de la forme-type *St. virei virei* qui, quoique largement répandue en milieu plérialique, ne peut être généralement capturée qu'en nombre réduit d'exemplaires.

Les procédés de filtrage continu des exutoires (Leruth 1939, Lescher-Moutoué 1968, Rouch 1972), valables pour étudier l'importance de la dérive des organismes souterrains vers les eaux épigées, aussi bien que les procédés de lavage des graviers des sources ou exurgences, ou de filtrage de limon des gours, valables pour déceler la présence de l'espèce dans le biotope considéré, ne peuvent guère être utilisés pour fournir un matériel d'élevage, par suite de leur faible rendement ou des lésions qu'ils occasionnent aux Crustacés. Ne perdons jamais de vue que la récolte des Sténaselles, comme celle de tout autre cavernicole dont on désire entreprendre l'élevage, est une opération beaucoup plus longue, parfois plus pénible et fastidieuse que celle d'un organisme épigé correspondant. Il en résulte un handicap certain pour les recherches biospéologiques.

C. Transport et tri des Sténaselles:

1. *Transport*: Au cours des premières années, j'ai utilisé comme récipients les bouteilles isolantes dites "bouteilles Thermos". La bouteille est d'abord remplie d'eau du biotope, puis les Sténaselles y sont placées à l'aide d'un pinceau ou d'une cuillère. Cette méthode n'est pas sans inconvénients; plusieurs de ces récipients se sont brisés au cours des déplacements dans la grotte ou ensuite, lors du trajet sur route. De plus, le renouvellement de l'eau est malaisé si le voyage est long, avec des risques de pertes ou de blessures au cours du transvasement ou de l'introduction de glaçons dans la bouteille. La forme haute de ces récipients est peu adaptée à ce type de Crustacés. Les Sténaselles sont entassés au fond, généralement hémisphérique et ballottés en tous sens au moindre déplacement. Si l'on introduit un support solide (touffe de Mousses, feuille morte, grille de nylon), pour leur offrir un point d'appui, leur extraction ultérieure devient difficile et de nombreux individus sont lésés. C'est pourquoi j'ai renoncé à ce type de récipient qui semble mieux convenir aux Crustacés nageurs, tels que les *Niphargus*. Pour les transports de courte durée (de la station visitée au laboratoire de Moulis), j'utilise maintenant de simples boîtes cylindriques très plates, en plastique mou incassable, du type utilisé par les pêcheurs pour leurs appâts. Pour les protéger des variations de la température extérieure, elles sont empilées dans une boîte cubique isolante en polystyrène expansé. Lorsque ces derniers récipients sont étanches et ont été soigneusement lavés à l'eau de source, on peut même les utiliser directement, avec cet avantage que les Sténaselles sont capables de se cramponner aux aspérités de la paroi interne, grâce aux griffes de leurs péripodes et ne sont pas ballottés avec l'eau.

Pour les transports de plus longue durée (Moulis-Dijon, par exemple), les Sténaselles sont répartis dans des boîtes plastiques très plates, garnies d'une pellicule d'argale onctueuse, avec éventuellement un support solide non mobile (grillage de nylon) et toujours très peu d'eau, pour limiter l'agitation du milieu. Ces récipients sont empliés et calés dans des boîtes à sorbets, comme précédemment et ces dernières disposées dans une glacière portative faite du même matériau. Pour maintenir la température convenable dans l'enceinte, il suffit d'ajouter des cubes de glace dans des sacs étanches en polyéthylène, que l'on renouvelera facilement au moment voulu, sans avoir à ouvrir les boîtes contenant les Crustacés. Ce dispositif a permis de faire subir, sans aucune perte, des voyages de plusieurs jours à des lots importants de Sténaselles, parfois même à des ♀ ovigères, qui sont plus fragiles que les individus au repos génital. Ainsi, les 325 *St. virei* husson capturés à l'Estelas le 29-08-1972, ont été ramenés vivants de Moulis à Dijon en 2 jours, sans aucune perte.

2. *Tri et examen*: Le lot capturé doit être examiné en détail, individu par individu, afin de reconnaître le sexe et l'état de chacun (immature, adulte au repos génital ou en phase reproductrice, pour les ♀). Ce travail est long et délicat, car il s'agit de Crustacés que l'on désire maintenir en vie sans les léser. Déjà à l'oeil nu, dans les biotopes naturels, et pour peu que le fond limoneux soit assez sombre, il est possible de distinguer les ♀ ovigères des autres individus, leur portion thoracique antérieure apparaissant blanchâtre par rapport au reste du corps, même en vue dorsale. Il suffit de retourner le Crustacé à l'aide d'un pinceau pour vérifier l'existence de la poche incubatrice pleine d'embryons blancs ou blanc-jaunâtres. Pourtant, l'identification certaine de l'état des ♀ non gestantes et des ♂ exige l'emploi de la loupe binoculaire. Les Isopodes capturés étant souvent accompagnés de limon argileux qui gêne l'observation doivent être transférés dans un récipient d'eau claire.

En 1960, Monsieur le Professeur Husson m'avait recommandé d'essayer d'utiliser la technique de Tingaud (1944), (anesthésie ménagée par l'éther des Gammariens), appliquée avec succès aux Amphipodes hypogés (Ginet 1960, p. 246) et aux Asellides épigés par Balesdent (1964, p. 19), afin d'immobiliser les Sténaselles et de permettre l'examen de la face sternale. Il s'est avéré que les Sténasellides sont beaucoup plus résistants à l'anesthésie que les Crustacés en question et que la trop longue action de l'éther, nécessaire à l'immobilisation, risque de leur être fatale. J'ai abandonné cette méthode pour les examens simples, la réservant aux individus destinés à la fixation, ce qui permet d'obtenir une relaxation générale de la musculature. Il convenait néanmoins de disposer d'une méthode rapide d'examen, pouvant être appliquée à de nombreuses reprises au même individu. Le procédé d'examen de l'Isopode placé sur le dos, hors de l'eau et sur un papier-filtre humide, utilisé avec succès par Balesdent (1964), pour *Asellus aquaticus*, ne s'est pas révélé efficace, les Sténaselles se débattant avec violence et risquant d'être blessés. Mon collègue J-P. Henry et moi-même, utilisons donc, depuis plusieurs années, une méthode plus simple et moins dangereuse pour les Crustacés: le simple examen de la face sternale de l'animal placé en goutte pendante, sous une lame de verre. Sur une lame à préparation microscopique ordinaire, bien propre, il suffit de déposer une goutte d'eau, de taille variable en fonction de celle de l'Isopode qui y est installé au moyen d'un pinceau souple. La lame est ensuite retournée et simplement tenue par la main gauche, à 2-3 cm au dessus de la platine. De faibles mouvements verticaux et horizontaux de cette main permettent de parfaire la mise au point sur la face sternale du Crustacé et de compenser ses déplacements éventuels. Avec un éclairage épiscopique suffisant (lampe de 24 V, 40-60 W, à la grotte de Moulis, lampe ponctuelle de 6 V, 30 W, au laboratoire de surface), sur fond noir et avec un grossissement de 20-30, les caractères sexuels externes sont facilement discernables. Par ce procédé, les jeunes Sténaselles (jusqu'à 3-4 mm environ), emprisonnés par la tension superficielle dans une goutte de diamètre correspondant à leur longueur, sont absolument incapables de se déplacer ou même de se retourner en position physiologique (ce que font les plus petits, de 1,5-3 mm, lorsque la goutte est trop volumineuse). Les individus plus grands (8-9 mm), arrivent à se déplacer jusqu'à la tranche de la lame, entraînant leur goutte d'eau, mais suffisamment lentement pour que l'observation de leurs caractères sexuels externes soit possible. Par contre, la tension superficielle n'est plus assez forte pour maintenir en goutte pendante un très gros adulte de *St. virei* (9-12 mm) ou des représentants de grandes espèces, comme *St. builti*, et la méthode perd de son intérêt dans ce cas.

A l'issue de ces examens individuels, la population capturée est répartie en un certain nombre de lots et le décompte exact est effectué.

Pendant longtemps, les seules populations connues vivaient en milieu cavernicole et j'ai signalé (Magniez 1973a) qu'il est pratiquement impossible, ou rarissime, d'y capturer de très jeunes Sténasselles. Dans ces conditions, l'examen ci-dessus permet de diviser la population en 5 lots seulement:

a. Les mâles, facilement reconnaissables à leur paire de longues papilles génitales portées par le dernier péronote, à leurs pléopodes I lamelleux, protégeant les pléopodes II conformés en organes copulateurs compliqués.

b. Les femelles, dont le pléonite I ne porte pas d'appendices et dont le pléonite II est muni d'une paire de petits appendices subtriangulaires unarticulés. Parmi elles, nous distinguerons:

b1. Les femelles immatures (♀⁰), dont les oostégites ne sont point encore formés. Leur taille est, très généralement, inférieure à 7 mm. (cf. p. 127).

b2. Les femelles matures au repos sexuel (♀¹), dont les oostégites sont présents (au maxillipède et aux périopodes I-IV), mais sous forme non fonctionnelle (Magniez 1968a, fig. 2F, G, H). Leur taille est généralement supérieure à 7 mm.

b3. Les femelles à poche incubatrice fonctionnelle (marsupium), qu'il est nécessaire de subdiviser en deux lots:

b3a. Les femelles gestantes ou ovigères (♀ ov.), (cf. p. 141).

b3b. Les femelles à poche incubatrice vide (♀²). (cf. p. 149). Les abréviations ♀⁰, ♀¹, ♀ ov et ♀², reprises de Racovitz (1950), seront fréquemment utilisées pour désigner les femelles appartenant à ces différentes catégories.

c. Fortuitement, dans une population, il est possible de déceler un individu anormal, ne répondant pas parfaitement à l'un de ces critères (en général ♀ anormale, présentant à un degré plus ou moins parfait des caractères mâles = pseudohermaphrodisme masculin externe, cf. p. 129).

d. Les lots provenant de biotopes interstitiels se sont révélés contenir, en proportions appréciables, des individus juvéniles, qu'il faut décompter à part des précédents (Magniez 1973a):

d1. Jeunes sans différenciation sexuelle externe (cf. p. 177).

d2. Jeunes ♂ en cours de différenciation (les jeunes ♀ de taille similaire peuvent déjà rentrer dans la catégorie b) = ♀⁰, définie ci-dessus).

e. Comme application de ces principes, envisageons les résultats de deux captures-types:

e1. *St. virei hussoni* (Mont-de-Chac, le 21-09-1961), 51 individus:

♂ adultes: 28, ♀⁰: 5, ♀¹: 11, ♀ ov: 4, ♀²: 3.

e2. *St. virei boui* (Coulens de Betmajou, le 29-08-1965), 35 individus:

♂ adultes: 20, ♀⁰: 5, ♀¹: 5, ♀ ov: 4, ♀²: 1.

Dans les multiples captures à faible ou très faible effectif, certaines catégories ne sont presque jamais représentées (♀ ov ou ♀²).

Les lots ainsi isolés sont ensuite mis en place dans des récipients d'élevage définitifs.

3. *Mesure des Sténasselles vivants*: Leur longueur (petits individus en particulier), peut être appréciée lors de l'observation en goutte pendante, en munissant simplement le microscope stéréoscopique d'un micromètre oculaire. Pour les grands, on peut aussi utiliser une boîte de Pétri dont le fond est tapissé de papier millimétré et observer le Crustacé au faible grossissement de la loupe binoculaire, en l'immobilisant grâce à un ou deux pinceaux souples. Comme pour les autres Asellotes (Balesdent 1964, Coineau 1971), la longueur du corps est décomptée entre le milieu de la marge rostrale du céphalon, (entre les insertions antennulaires) et la pointe caudale du pléotelson, l'animal étant en extension normale.

4. *Etude sur spécimens fixés*: Les exuvies, ainsi que les individus utilisés pour l'étude des pièces du squelette externe, en particulier des appendices, ont été conservés à l'alcool à 70°, additionné de 10% de glycérine. Diverses colorations ont été utilisées: fuchsine acide, lignin pink, en particulier, mais il semble que le noir chlorazol, qui nous avait été indiqué par Monsieur le Professeur Th. Monod, donne les meilleurs résultats. Après essais de plusieurs milieux de montages, il est apparu que l'alcool glycérolé à 50% est de loin préférable à tout autre. Les préparations, non lutées, sont conservées horizontalement. Certaines pièces ont subi un montage définitif au baume du Canada ou à l'eu-paral, après déshydratation totale. Des coupes histologiques sérieuses ont été réalisées (♂ et ♀ de *St. virei hussoni*, *St. virei buchmeri*, *St. boui*,

Metastenasellus congolensis) en section transversale et longitudinale. Les fixations (picroformol cuprique ou liquide de Duloseq-Brasil) sont précédées d'une anesthésie à l'éther éthylique ou au CO² et de l'ablation des appendices, pour faciliter la pénétration dans les tissus. L'utilisation de l'alcool butylique normal (butanol-1), comme solvant intermédiaire entre l'alcool éthylique hydraté et la paraffine, est une nécessité. Des colorations histologiques simples (hémalum-éosine ou trichromique de Masson, par exemple), ont été utilisées.

5. *Techniques photographiques.* De nombreuses photomacrophoties ont été faites, avec différentes émulsions noir et blanc ou couleur, tant pour les *Sténasellidae* que pour diverses espèces d'*Asellidae* oculés et anophtalmes, avec la collaboration amicale de MM F. Graf, J-P. Henry et Cl. Marvillet. Monsieur le Professeur Chaudonneret m'a initié au maniement de l'appareillage de microphotographie. Certains des clichés réalisés ont été publiés par ailleurs ou présentés antérieurement, aux Vème et VIème Congrès internationaux de Spéléologie, en particulier.

6. *Microscopie électronique à balayage:* La compréhension de l'architecture de certains organes (pléopodes II ♂ en particulier), ou l'observation des microstructures de surface de certaines pièces squelettiques, comme les exopodites des pléopodes V (photo III, 10/11), ont été grandement facilitées par cette nouvelle technique. L'examen direct, sur l'écran de l'appareil, des pièces étudiées, sous des angles très variés et à différents grossissements, est des plus utiles. Il a été complété par l'observation des clichés (Magniez et Henry 1970).

II – ELEVAGES EXPERIMENTAUX:

A. Historique et données bibliographiques:

Nous devons à Viré (1899) les premières observations sur un *Stenasellus* vivant, *in vitro*. L'unique exemplaire capturé, cette année là, à Padirac, avait été placé dans un bocal au fond garni d'argile et rempli d'eau du biotope. Ce simple dispositif avait permis à Viré de noter quelques particularités de la démarche, de l'enfouissement et même de la nutrition de *St. virei virei*, ainsi que de sa sensibilité aux vibrations.

Racovitza (1950), rapporta vivants des Sténaselles et les installa au laboratoire, dans "de petites boîtes en verre à fond garni de sable très fin et placées sous une cloche, pour éviter l'évaporation" ... Il conserva ainsi, durant 20 jours, des *St. virei hussoni* capturés à la grotte de l'Estelès et, durant 80 jours, des *St. virei virei* de Padirac. Diverses observations sur la démarche, l'utilisation des périopodes I, la nutrition et les mouvements respiratoires des pléopodes III furent ainsi faites (1950).

C'est au Professeur Husson (1957), que nous devons les premiers élevages durables de Sténaselles. Entretien durant presque deux ans, (Husson 1959, p. 225), ils donnèrent lieu à plusieurs cas de reproduction et permirent d'effectuer des observations sur la mue. Ces résultats furent obtenus grâce à la transposition aux Isopodes pyrénéens, de techniques déjà éprouvées pour les élevages d'Amphipodes hypogés (Husson 1949, 1950, 1959, Ginet 1960) et pour certains Isopodes souterrains de l'Est de la France (*Caecosphaeroma burgundum* Dollfus et *Proasellus cavatiens* (Leydig), (Husson et Daum 1953, Daum 1954, Husson et Daum 1955).

B. Méthodes d'élevage:

Il s'agit de reconstituer le mieux possible au laboratoire, le milieu de vie aquatique du troglobie, tel qu'il se présente au niveau de la zone supérieure du massif karstique. Le récipient, généralement en verre ou en matière plastique neutre, va figurer la vasque d'un gouf à parois imperméables. Le fond sera tapissé d'argile ou de limon, provenant si possible d'un biotope naturel, accompagné de cailloux calcaires ou de fragments de concrétions de même origine. On utilisera de préférence une eau de source, riche en sels dissous et on assurera le maintien de l'élevage à l'obscurité complète et à une température relativement basse et aussi constante que possible. En tenant compte de ces observations, j'ai pu reconnaître les meilleures conditions à réaliser pour mener à bien les élevages de Sténaselles.

Les observations dans les biotopes naturels montrent que *St. virei* est un Isopode marcheur (cf. p. 99), que l'on rencontre fréquemment sous de très faibles épaisseurs d'eau (moins de 1 cm). Il est tout à fait inutile d'offrir à ces Crustacés de grands volumes d'eau. Par contre, s'ils sont nombreux, il y a intérêt à leur fournir une surface maximale. On utilisera donc des aquariums de faible hauteur, mais de grande superficie, ce qui tendra plus commode l'observation et la reprise des Crustacés, pour étude. L'oxygénation sera meilleure et l'on évitera l'apparition d'un milieu réducteur au fond de la masse argileuse (se traduisant par un noircissement), qui imposerait son renouvellement fréquent.

Les Sténaselles isolés sont placés dans de petits cristallisoirs en "Pyrex" de 50, 60 ou 70 mm de diamètre sur 25 mm de hauteur. Les très jeunes individus peuvent même être temporairement installés dans des salières en verre noir de 40 mm, avec seulement quelques millimètres de hauteur d'eau (1-2 cm³). Ces récipients, couverts d'un verre de montre, sont regroupés en lots homogènes de 6, 9, 12 ou plus, dans des boîtes carrées en polystyrène transparent, garnies d'un peu d'eau et munies d'un couvercle, ce qui facilite la manipulation et permet de recueillir les individus évadés de leur récipient, tout en maintenant une ample réserve d'air à leur disposition. Pour les groupes d'adultes, j'ai, comme Husson et Daum à Sarrehrück, complètement abandonné la verrerie de laboratoire (grands cristallisoirs profonds et bacs parallélépipédiques en verre coulé, coûteux et malcommodes), pour un matériel plus courant en "Pyrex" ou en verre trempé: beurriers bas de 150x100x40 mm, seuls ou groupés par 2 dans une boîte, beurriers bas de 210x160x50 mm, plats carrés ou rectangulaires (220x220 ou 260x170 mm) de 50 mm de hauteur, etc... Les plus vastes aquariums sont des bacs à développement photographique (280x340 et même 450x550 mm) de 50 ou 80 mm de hauteur seulement, recouverts d'un verre à vitre. Ce dernier matériel avait déjà été expérimenté avec succès par Ginot, à la grotte de Moulis, pour élever *Niphargus*. Quel que soit leur type, les récipients sont soigneusement numérotés (nécessité d'une encre indélébile et hydrofuge pour l'atmosphère saturée de la grotte), (pl. VII, 22, 23, 24).

C. Elevages à la grotte-laboratoire de Moulis:

Ils débutèrent dès septembre 1960, avec les *St. virei hussoni* capturés lors de mon premier séjour au laboratoire souterrain (79 individus du Mont-de-Chac, 21 de l'Estelas, 13 de Ste-Catherine, 7 de Gourgue et 4 de Liqué inférieur (Magniez 1967/1968). Par la suite, j'ai régulièrement effectué trois ou quatre séjours par an à Moulis (période de Pâques, début juillet, septembre et fin décembre, en général), les obligations de mon service d'enseignement à la Faculté des Sciences de Dijon n'offrant pas d'autre possibilité. Malgré une interruption de 18 mois, due au service militaire (novembre 1961-avril 1963), cet élevage a été régulièrement développé jusqu'à ce jour.

Les élevages sont regroupés sur quatre grandes tables en fibrociment, dans la partie moyenne de la grotte, près des bassins à Protées. J'y utilise trois types principaux d'aquariums: les grandes cuves à développement, les plats de "Pyrex", pour les groupes d'adultes (♂ + ♀ reproducteurs en général); les petits beurriers réservés aux individus isolés (♀ gestantes, portées de jeunes en observation, individus anormaux, etc...). L'argile garnissant le fond des récipients a, pendant longtemps, été récoltée à la grotte-même. Depuis la reprise des travaux d'aménagement, j'ai utilisé celle de cavités voisines (aven de Ste-Catherine, Peyort, Estelas). Les cailloux calcaires et le bois macéré, destinés à garnir les aquariums, sont collectés au cours des prospections souterraines. Les feuilles d'Orme, préconisées par Husson (1959), à la suite de Sexton (1928), fournissant de la matière végétale, sont ramassées à l'état sec sous ces arbres, au voisinage d'une source située au flanc du Pic du Char, près de l'entrée de la grotte-laboratoire et mises à macérer avant usage. Comme pour les autres formes aquatiques étudiées à Moulis, l'eau des élevages est fournie par le captage et la distribution de la grotte (température 11^o5). Les qualités physico-chimiques de cette eau ont été étudiées depuis longtemps. L'atmosphère de la grotte étant saturée, l'évaporation est quasi nulle et il n'est pas absolument indispensable de clore les aquariums. Toutefois, pour limiter les entrées de faune étrangère et les évasions de Sténaselles, les grands bacs et les beurriers sont partiellement couverts. Les Crustacés isolés, de même que les groupes en cours d'étude, doivent être examinés à la loupe binoculaire lors de chaque visite.

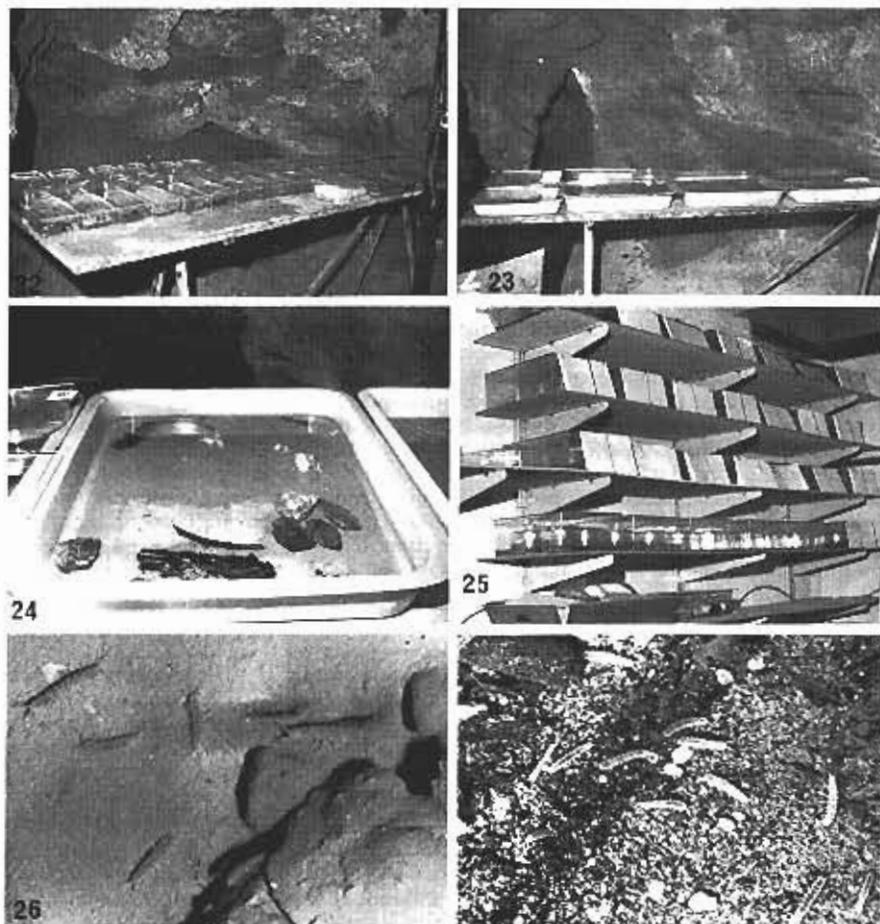


PLANCHE VII

22. Table d'élevage de *St. virei* à la grotte de Moulis: aquariums pour adultes isolés ou portées de jeunes.

23. Idem: bacs d'élevage de groupes d'adultes.

24. Un des bacs du cliché 23: argile, bois macéré, fragments de calcaire, faible hauteur d'eau.

25. Elevage de *St. virei* en pièce isotherme à Dijon.

26. Elevage de *St. virei lussoni* sur fond d'argile. Noter les empreintes des pérciopodes et des pinceaux de soies des utopodes sur l'argile ameublie du fond.

27. Idem, sur fond de sable calcitique et de débris ligneux. Longueur des individus en 26 et 27: 7 à 9 mm.

Étant donné le prodigieux allongement du cycle vital des Sténaselles (Magniez 1973c), chacun doit être conservé dans son aquarium durant plusieurs années (5ans ou plus !). Or, il n'est, ni possible, ni souhaitable, une fois que le milieu a trouvé son équilibre, de le renouveler totalement tous les trimestres. Pour chaque examen, les Sténaselles sont simplement retirés de leur récipient et placés dans une boîte de Pétri avec de l'eau claire, pour qu'ils s'y débarrassent de l'argile recouvrant leur carapace. Cette opération demande d'effectuer plusieurs visites, à quelques heures d'intervalle, car une partie des individus, réfugiés dans leurs galeries, ne sont pas visibles immédiatement. Autrement, il faudrait bouleverser, voire filtrer toute la masse argileuse du fond, avec les risques de blessures et de perte des Crustacés que cela comporterait. A cette occasion, un nettoyage sommaire et un renouvellement partiel de l'eau par siphonage est effectué. Par contre, lorsque tous les individus d'un élevage doivent être fixés, j'en profite pour changer totalement le milieu, seul moyen de s'assurer de la reprise intégrale du lot.

D. Elevages de Dijon et d'Antheuil:

1. *Premiers élevages en réfrigérateur*: Leur mise en oeuvre a été très progressive. En 1960-1961, je ne disposais, au Laboratoire de Biologie Animale et Générale de Dijon, que de quelques rayons dans un grand réfrigérateur dont le thermostat était réglé à 11°. Ils ont permis d'installer les quelques dizaines de *St. virei hussoni* capturés lors des prospections de décembre 1960 et avril 1961 (Plagnol de la Plagne, Aven de Ste-Catherine, Gouffre du Bourdal, Gouffre et Grotte Déguet, etc...). Dès cette époque, j'ai utilisé, pour préparer les aquariums, des matériaux locaux: bois macéré et cailloux calcaires provenant de ruisseaux souterrains de Côte-d'Or, ramassés par mon collègue J.-P. Henry et moi-même, au cours de recherches d'Asellidés cavernicoles. Une argile non sableuse, très onctueuse et plastique nous a été fournie par la Douix de Darcey (Côte-d'Or) et la grotte de Blanot (Saône-et-Loire). Elle convient parfaitement aux Sténaselles. L'eau servant aux élevages était prélevée, soit à une source captée à quelques kilomètres de la Faculté (hameau de Mirande), soit à une grosse exsurgence des faubourgs Ouest de Dijon (Fontaine de Larrey), dont les graviers abritent *Proasellus strouhali puteamii* et *P. walteri* (Henry 1971). En octobre 1961, devant abandonner mes élevages pour un grand nombre de mois (service militaire), la plupart furent installés dans une salle de la grotte d'Antheuil (Côte-d'Or), avec les Sténaselles capturés dans les Pyrénées en juillet et septembre 1961.

2. *Elevages à la grotte d'Antheuil*: Située à un peu plus de 40 km de Dijon, dans le haut bassin l'Ouche, cette cavité, qui abrite naturellement *Caecosphaeroma burgundum* et *Niphargus virei*, a été décrite en détail par de Loriol, Tintant et Rousset en 1959. Elle a également fait l'objet d'une étude climatologique très poussée (Rousset 1967). Munie d'une grille à l'entrée, elle a permis d'entreposer des aquariums, d'abord sur le sol d'une des salles, puis sur une table de ciment, édiflée par MM Henry et Rousset. En octobre 1961, j'y ai installé une cinquantaine de Sténaselles adultes, dans une série de cristallisoirs munis de couvercles. Les matériaux nécessaires ont pu être trouvés sur place, la grotte étant riche en argile de consistance voulue et le ruisseau souterrain fournissant en abondance l'eau karstique, ainsi que du bois macéré et des galets calcaires. Ces élevages sont restés en place durant quatre ans, dont 17 mois sans surveillance et des cas de reproduction sont intervenus (4 ♀ ov, dans un lot de 11 ♀). Les conditions générales de cette cavité sont entièrement satisfaisantes (température moyenne de 9°), variant de 8°5 à 9°5), correspondant exactement à celle des biotopes pyrénéens de *St. virei hussoni* situés à moyenne altitude, qualités de l'eau et de l'argile convenant aux Isopodes. Ces élevages auraient pu être poursuivis, à titre de comparaison si, le 1er octobre 1965, à la suite de pluies diluviennes, une montée catastrophique des eaux n'avait noyé une partie de la grotte, emportant et brisant la plupart des aquariums. Après 1965, nous n'avons pas réutilisé la grotte, par suite de son trop grand éloignement, de la difficulté d'y réaliser des observations, la cavité n'étant pas éclairée artificiellement et aussi parce que, à plusieurs reprises, la grille d'entrée avait été fracturée. De plus, un aménagement plus important que celui existant n'était point matériellement envisageable.

3. *Elevages en chambres isothermes*: Plusieurs espèces de Péracaritidés cavernicoles étant simultanément étudiées au laboratoire de Biologie Animale et Générale de Dijon, l'emploi de deux grandes armoires frigorifiques, pour en maintenir les élevages, s'est révélé insuffisant. Deux

petites pièces de quelques m² ont pu être transformées en enceintes fixes climatisées. Elles présentent beaucoup d'avantages par rapport aux appareils précédents: surface et volume utile très supérieurs; situation en sous-sol, limitant le réchauffement, en cas de panne des groupes réfrigérants; dispositif thermostatique plus précis et inertie thermique considérable (les variations de température ne dépassent guère 1° l'une des pièces étant à 9-10° et la seconde à 11-12°, alors que dans les réfrigérateurs ménagers utilisés auparavant, la température de l'air variait de plusieurs degrés au cours d'un cycle de fonctionnement); équipement comportant, outre les rayons muraux permettant d'installer de nombreuses boîtes d'élevage, des bacs fixes en ciment, de 40 cm de côté, dont l'un m'a permis de conserver les gros effectifs de *St. virei hussoni* capturés à la grotte de l'Estelas à partir de 1963.

Ces pièces froides sont munies d'éviers et d'une distribution d'eau du puits de la Faculté (eau phréatique à minéralisation calcique notable: 136 mg/l Ca⁺⁺; pII = 7; Résistivité à 20° = 1560 Ohm.cm), ce qui facilitait l'entretien des élevages. De plus, elles sont précédées d'un petit local, formant sas, muni de paillasse en ciment et d'évier, où la température, intermédiaire entre celle des pièces froides et celle du laboratoire, permet d'effectuer commodément les examens des Crustacés, de même que les lavages de verrerie à l'eau de ville, puis à l'eau phréatique et les filtrages d'argile. C'est grâce à cette installation que la plupart des observations sur *St. virei* ont pu être menées à bien.

4. *Conclusion*: Les observations biologiques sur *St. virei* ont demandé la mise au point, l'installation et l'entretien d'élevages de longue durée. Pour des raisons pratiques, la majorité des élevages ont été conservés à la grotte de Moulis où ils ne pouvaient être observés que trimestriellement, les autres l'étant journalièrement à Dijon. Cette méthode a eu des avantages (comparaison entre les deux procédés, sécurité pour les lots conservés à la grotte), mais aussi l'inconvénient de multiplier les manipulations pratiques et surtout d'allonger la durée des observations, dont certaines auraient gagné à être effectuées au cours d'un séjour de longue durée au laboratoire souterrain de Moulis.

III - OBSERVATIONS SOMMAIRES SUR LE COMPORTEMENT DE *ST. VIREI*:

Ces observations se rapportent à différentes particularités de l'activité vitale des Sténaselles. Elles ont été faites, soit lors des visites dans les biotopes naturels, soit surtout lors de l'entretien des élevages de Moulis, de Dijon ou d'Anthouil. Certains des points évoqués ci-dessous mériteraient de faire l'objet d'expériences détaillées, mais ces dernières n'ont pu être entreprises, faute de temps et de matériel.

Des données sur le mode de nutrition des Sténaselles, sur leur activité motrice, sur l'influence de la lumière et de la température, sur les possibilités de vie hors de l'eau et enfin sur la tolérance aux eaux salines de ces Crustacés, seront successivement envisagées. Elles ont d'ailleurs déjà été évoquées dans une publication antérieure (Magniez 1973c).

A. Nutrition et régimes alimentaires des Sténaselles:

1. *Généralités*: Les opinions des auteurs précédents sur cette question se révèlent assez contradictoires. Il y a lieu d'essayer d'en trouver les raisons et de faire une mise au point.

Dès 1899, Viré observa sur un *St. virei virei* de Padirac ce qu'on peut considérer comme un véritable comportement de carnassier. Il le décrit dans ces termes: "couché ou rampant pesamment au fond du vase, tant que la proie était éloignée, s'enfonçant même presque en entier dans l'argile dont nous avions garni le fond de notre bocal, dès qu'un Copépode s'approchait, on voyait les antennes s'agiter et c'est alors que l'animal partait comme une flèche, avec une sûreté, une précision que pourraient lui envier des animaux non aveugles, atteignant le Copépode et le dévorait"...

Racovitza (1950), à propos de *St. virei hussoni*, indique que les individus examinés ont l'intestin rempli de vase et d'argile, que les débris ligneux doivent également leur servir de nourriture, mais que l'Isopode est attiré par la viande et doit également se repaître des cadavres

d'animaux tombés dans les flaques où il vit. *St. virei* serait "comme tous les Isopodes" cavernicoles un "carnassier par prédilection, mais un saprophage par nécessité".

Husson (1962), confirme les observations de Racovitza, car il s'est rendu compte que, dans les haes d'élevage, les *St. virei hussoni*, comme tous les Péracarides des eaux souterraines, ne dédaignent pas les feuilles mortes d'Orme. Il note de plus le rôle des excréments de Chauves-Souris dans la nutrition des Sténaselles cavernicoles (cas de la grotte du Mont-de-Chac). Dans les élevages, *St. v. hussoni* se maintient fort longtemps, sans autre nourriture que la couche de limon argileux du fond de l'aquarium et peut même se reproduire dans ces conditions (Husson 1959). Cette observation est à relier à la richesse de ces limons souterrains en microorganismes (Husson 1962).

Par ailleurs, Leleup (1956) a noté que les *Metastenasellus* cavernicoles du Congo, dans leurs biotopes naturels, se nourrissent d'excréments de Chauves-Souris et surtout de Porcs-Epics. J'ai pu vérifier, sur des coupes transversales de *M. congolensis*, que l'intestin contenait de nombreux débris ligneux, provenant vraisemblablement des excréments de Rongeurs, ingérés par l'isopode. Cependant, selon Leleup, les deux espèces cavernicoles *M. congolensis* et *M. leleupi* sont fortement attirées par les appâts carnés.

Chodorowski (1962), ayant comparé le régime alimentaire de quelques Asellotes (*Proasellus cavaticus*, *P. spelaeus*, *Stenasellus buili* et *St. virei*), n'a pas observé de différences importantes dans le choix de la nourriture, toutes les espèces examinées "se nourrissant de bois pourri et d'autres débris végétaux", ce qui est pour le moins surprenant. Enfin, Vandel (1964) range *Stenasellus* parmi les cavernicoles mangeurs de feuilles et guanophages. Il semble donc que les observations de Viré soient incompatibles avec celles des auteurs suivants. Les résultats consignés ci-dessous vont permettre d'expliquer ces divergences.

2. Observations ultérieures:

a. *Concernant les substances minérales:* Les dissections d'individus et les études sur coupes confirment les observations de Racovitza sur l'importance du contenu argileux de l'intestin de *St. virei hussoni*: dans ses biotopes cavernicoles, il se comporte en limivore, comme bien d'autres Péracarides des eaux souterraines. Sur le vivant, la teinte générale de l'intestin est d'ailleurs du même type que celle du fond: jaunâtre pour les *St. v. hussoni* de l'Estelas, mais noirâtre pour ceux du Plagnol de la Plagne où les laisses du ruisseau souterrain sont garnies de limon de cette couleur.

Il semble que ce remplissage minéral du tube digestif corresponde à une nécessité physiologique, l'absorption des substances organiques étant normalement insuffisante pour l'assurer. Ainsi, lors de mes essais d'élevage d'un lot de *St. v. hussoni* dans un aquarium, en eau renouvelée, sur fond de sable pur et en l'absence de toute particule argileuse et de toute nourriture, j'ai constaté que l'intestin des Crustacés se vidait progressivement de son contenu et se remplissait de gaz, ce qui amenait les Sténaselles à la surface de l'eau et causait leur mort rapide. Ce phénomène de compensation semble exister également chez les Asellides: les formes épigées, comme *Proasellus meridianus*, vivant dans des milieux riches en débris végétaux (laisses de crues de la Saône, du Lot, etc...), ont l'intestin rempli de parenchyme foliaire dont ils font une grande consommation, tandis que les hypogés, comme *P. spelaeus* ou *P. vandeli*, dans leurs biotopes naturels, compensent le déficit en substances végétales par une abondante absorption du limon argileux.

b. *Concernant les substances d'origine végétale:* Il semble établi que les Sténaselles sont attirées par les débris ligneux macérés qui se trouvent dans les collections d'eau de certaines grottes, comme l'ont noté Racovitza et les auteurs suivants. Ce phénomène est même fort commode, pour la récolte des individus (*St. v. hussoni*) aux grottes du Bédar, de l'Estelas, du Mont-de-Chac, car ces Isopodes, comme les *Proasellus cavaticus* ou les *Caecosphaeroma burgundum*, ont tendance à se tenir sur les branchages immergés des eaux souterraines. Les individus de plus faible taille se logent souvent dans les interstices entre le bois et l'écorce des fragments ligneux ou parfois dans la zone médullaire axiale, qui est plus rapidement altérable. Au Mont-de-Chac, l'eau de percolation entraîne parfois des feuilles mortes (Chêne) et je n'ai pas constaté qu'elles étaient attaquées. Dans les élevages de Sténaselles, conformément au conseil donné par M. le Professeur Husson, j'ai toujours ajouté au milieu une ou plusieurs feuilles d'Orme et des fragments de bois macéré. Les feuilles sont toujours fort peu attaquées par les Sténaselles, bien que

St. bulli paraissent les entamer un peu plus que *St. virei*. Au contraire, dans les élevages d'Aselles hypogés de mon collègue J-P. Henry (*P. cavaticus*, *P. strouhali puteanus*, *P. valdensis*, *P. walteri*, etc...), ces mêmes feuilles sont rapidement broutées, dépourvues de tout leur parenchyme et réduites à une dentelle de fines nervures (Henry *in litt.*). Il en a été de même dans les élevages d'Aselles épigés (*Asellus aquaticus*, *P. meridianus*, *P. coxalis banyulensis*), que nous avons entretenus en commun.

Dans les élevages de Sténaselles de la grotte de Moulis, les fragments de bois macéré se sont progressivement recouverts d'un fin réseau de filaments mycéliens verdâtres dont se nourrissent les Sténaselles, surtout les jeunes. Aussi, lors de la préparation des nouveaux milieux d'élevage, j'installe toujours une petite touffe de ce mycélium sur les fragments de bois nouvellement utilisés. Il semble donc que les feuilles d'arbres et le bois macéré soient plutôt à considérer, tant dans les biotopes naturels que dans les élevages, comme des supports organiques non polluants, sur lesquels les Sténaselles aiment à se tenir, supports qui assurent de plus le développement secondaire de mycéliums et de microorganismes divers (Bactéries, Ciliés libres ou Pédonculés, etc...), plutôt que comme une nourriture directe des Isopodes.

Dans les élevages, après de nombreux essais peu concluants de divers végétaux à l'état naturel, une nourriture d'appoint extrêmement utile a pu être utilisée. Il s'agit d'un extrait déshydraté de feuilles de Graminées (marque commerciale "Cerophyl", fabriqué par "The Cerophyl Laboratories Inc.", Kansas-City, Mo, USA). Cet aliment, prévu pour l'usage humain, est riche en chlorophylles, carotène et vitamines (riboflavine, acide ascorbique, alpha-tocophérol, phylloquinone, etc...). Sous sa présentation pulvérulente, il a d'abord été utilisé en Protistologie, au laboratoire de M. le Professeur Fauré-Frémiet, puis par de Lépiney (1962), pour nourrir en élevage des Copépodes épigés *Cyclops vicinus* et enfin à Dijon par mon collègue C. Palévody (1966), pour la nourriture de Collemboles cavernicoles épineustoniques. Sur le conseil de M. le Professeur Husson, j'ai fait des essais, qui se sont révélés rapidement positifs. Toutefois, pour la nourriture des Isopodes aquatiques, il convient d'utiliser la substance présentée sous forme de comprimés de 0,5 g. Ceux-ci ont l'avantage de pouvoir être fragmentés en petits blocs relativement cohérents, ne se dispersant pas dans l'eau, comme le fait la présentation pulvérulente. Le Cerophyl possède cet autre avantage de ne pas trop polluer l'eau des élevages, évitant ainsi les renouvellements trop fréquents de celle-ci et de l'argile. Cette substance, par suite de son odeur caractéristique et de sa coloration verte intense, a permis d'effectuer une série d'observations sur la prise de nourriture.

— Un fragment de Cerophyl étant placé avec précaution sur le fond d'un aquarium, à distance des Sténaselles, la substance s'hydrate rapidement et au bout de quelques minutes, les Crustacés, qui étaient auparavant, soit au repos, soit en mouvement lent, sont mis en éveil. Leur démarche devient rapide, entrecoupée d'arrêts brusques, au cours desquels les Sténaselles semblent exploiter l'espace environnant par des battements des antennes et des antennules. Peu à peu, les Crustacés se rapprochent de la nourriture. Arrivés à 1 cm environ, ils se dirigent en droite ligne sur le fragment et l'enserment de leurs péripodes I, qui jouent le rôle de gnathopodes préhensiles. Il est donc manifeste que les Sténaselles (*St. virei*, *St. bulli*, *St. brevili*, *St. skopljensis thermalis* l'ont montré), sont sensibles aux substances diffusibles nutritives placées dans l'eau et, dans une certaine mesure, à leur gradient de concentration.

— Un fragment de Cerophyl ayant été placé dans l'aquarium et détecté, les Sténaselles sont capables de l'ingérer très rapidement. Des ♀ de *St. virei boui* sont capables, en une dizaine de minutes seulement, de se gorgier du produit, à tel point que leur intestin prend la teinte verte caractéristique jusqu'au niveau du sphincter rectal. L'observation montre que, si les Sténaselles peuvent subsister en élevage, durant de longs mois, en ingérant seulement le limon argileux du fond, ils peuvent aussi se gaver de nourriture dans un temps très court.

— L'ingestion de Cerophyl a pu être notée, aussi bien sur les adultes que sur les jeunes dès le second stade. Par contre, je n'ai pas observé cette prise de nourriture exogène chez les jeunes au stade I. Il se pourrait d'ailleurs que ces derniers ne se nourrissent pas encore, car ils semblent posséder un résidu vitellin au niveau des deux caecums entériques (cf. p. 180).

— Les ♀ ovigères ne semblent jamais très attirées par cette nourriture, au moins durant les premiers mois de la gestation. Par contre, 1-2 mois avant la libération des pulli, tout comme après celle-ci, elles paraissent aptes à se nourrir et acceptent le Cerophyl.

— L'utilisation de cette nourriture m'a permis d'observer, sur des jeunes de 16 mois et plus et sur des adultes, le phénomène suivant: Après une ingestion massive et rapide, l'intestin est totalement rempli, entre l'insertion pylorique (à peu près à la limite capsale céphalique-premier péronite libre) et une constriction située au niveau de la moitié postérieure du péronite VI (en arrière de ce sphincter, bien visible sur coupes, se trouve la partie distale de l'intestin postérieur, où sont stockés les résidus digestifs, avant leur évacuation périodique, sous forme de boudins allongés). La dilatation de l'intestin, à la suite de l'ingestion, est maximale au niveau des péronites III, IV et V. Au bout d'une semaine environ, la teinte verte de la nourriture reflue de l'intestin vers les deux caecums entériques, de l'arrière vers l'avant. Chez un individu observé 7 jours après le repas, seul le quart antérieur de l'intestin postérieur est encore coloré par le Cerophyl; par contre, les caecums sont entièrement vert-noirâtres. 10-14 jours après le repas, l'intestin est totalement incolore, tandis que les caecums restent colorés. Cette coloration subsiste fort longtemps, puisque je la retrouve, chez les Sténaselles élevés à Moulis, d'une visite trimestrielle à la suivante.

— Dans la pratique, j'ai pu maintenir de tels élevages en parfait état, avec 3-4 apports annuels de nourriture, chacun étant suffisamment limité pour que les Crustacés absorbent toute la substance. Ainsi, les adultes de *St. virei hussoni* peuvent subsister avec une ration d'entretien d'origine uniquement végétale. Les prises de nourriture par *St. virei* et les espèces voisines peuvent être pondéralement importantes, mais extrêmement espacées et il n'est pas étonnant que ces Crustacés aient pu être considérés comme très résistants à l'inanition.

c. *Concernant les substances d'origine animale*: Outre le régime largement granophage signalé pour *St. virei hussoni* ou d'autres Sténasellides, dans leurs stations cavernicoles abritant des Chauves-Souris (Mont-de-Chac), la présence de restes d'Arthropodes aériens dans le gour de cette grotte, ou la chute épisodique d'un cadavre de petit Mammifère dans les eaux (Mont-de-Chac, Estelas), cadavre qui se retrouve peu à peu décharné, laissent à penser qu'ils constituent également un apport pour ces populations de Sténaselles, si l'on en juge par l'attraction qu'ils exercent sur eux. Dans les aquariums partiellement fermés de Moulis, la chute de jeunes *Typhloblattulus*, *Speonomus*, Chironomides, entre autres, constitue un apport alimentaire non négligeable. Par ailleurs, de nombreuses substances animales: chair de Vertébrés, d'Ecrevisse, fragments d'Oligochètes, de larves de Chironomes, etc., peuvent être utilisées pour nourrir les Sténaselles et les attirent vivement. Mais toutes présentent l'inconvénient de corrompre rapidement l'eau de l'aquarium et l'argile avoisinante, aussi leur emploi est-il à déconseiller.

3. *Comportement prédateur des Sténaselles*: Toutes ces observations confirment l'opinion de Racovitz, selon laquelle *St. virei* est carnassier par prédilection, mais saprophyte par nécessité. C'est un organisme, à la fois très résistant à l'inanition ou à l'insuffisance de nourriture et très polyphage. Il reste à expliquer comment l'observation de Viré, qui décrit *St. virei virei* de Padirac comme une forme capable de capturer des proies vivantes, est compatible avec celle des autres auteurs.

a. *Observations fortuites*: J'ai évoqué (cf. deuxième partie, p. 170) la plus importante d'entre-elles lors de l'étude de la population karstique de *St. virei hussoni* du Mont-de-Chac. Il s'agit du cannibalisme des grands individus, qui dévorent leurs propres jeunes, limitant ainsi l'effectif des populations confinées, ce qui a été constaté dans les élevages lorsque la mère reste trop longtemps en contact avec sa progéniture. Par ailleurs, il m'est arrivé, à diverses reprises, de trouver dans certains bacs d'élevage, les débris d'une carapace tergale de Sténaselle. Le décompte ultérieur du lot a montré qu'il s'agissait des restes d'un individu disparu et non de fragments d'une exuvie. On pouvait penser à la mort naturelle de celui-ci, mais, dans un aquarium de Moulis, renfermant des adultes (*St. virei virei* ♂ + *St. virei boui* ♀), j'ai pu assister à une manifestation de cannibalisme entre eux. Une ♀ venant de perdre sa demi-exuvie postérieure était attaquée par un groupe de congénères, tant ♀ que ♂, qui l'entouraient complètement. Ayant écarté les assaillants avec des pinceaux, j'ai constaté que la partie postérieure de la victime, dont la cuticule était molle (stade A d'intermue), avait été complètement déchiquetée par les mandibules des agresseurs. Ces cas confirment des observations exposées plus loin, dans le chapitre consacré à la mue de *St. virei* (cf. p. 113). Lors de la réunion dans le même aquarium d'une ♀ de 9,5 mm de *St. virei hussoni* et d'un ♂ de 7,5 mm de *St. breuli*, ce dernier a été

rapidement dévoré. Enfin, dans une boîte de Pétri où était installé un grand *St. virei hussoni*, sous une très faible épaisseur d'eau, j'ai observé celui-ci, tentant de capturer, avec acharnement mais sans succès, des Collemboles épineustoniques (*Folsomia candida*) à l'aide de ses pério-podes I. L'insecte n'étant pas mouillable (Palévody 1966), l'émergence des gnathopodes l'éloignait du Crustacé à chaque tentative de ce dernier.

b. *Résultats expérimentaux*: A la suite de ces observations, j'ai utilisé certains lots de Sténaselles, momentanément disponibles, pour les mettre en présence d'autres organismes vivants et observer leurs réactions. Ce sont en particulier de petits Oligochètes phréatiques, des Ostracodes et de gros Copépodes oculés, de jeunes Gammare et *Niphargus*, des *Ingolfiella thibaudi*, des *Microcharon rouchi*, capturés au moyen de l'appareillage Bou-Rouch, des Cladocères (*Daphnia pulex*), de jeunes Aselles (*A. aquaticus*, *P. meridianus*, *P. coxalis*), capturés dans les eaux de surface, ou même de jeunes Sténaselles. Dans la plupart des cas, ces organismes sont pourchassés activement et finissent par être capturés et dévorés par les *Stenasellus* adultes, bien que cette capture soit lente et aléatoire dans le cas de proies nageuses comme les Daphnies, si la hauteur d'eau de l'aquarium est trop importante. Si l'on dispose dans une boîte de Pétri 6 ♀ adultes de *St. virei boui* de 7-8 mm et autant de jeunes Sténaselles de 1,5-2 mm (ou autant de jeunes Aselles de taille identique), au bout de 5-10 minutes, tous les jeunes sont dévorés. En une nuit, un groupe de 16 *St. v. boui* ♂ adultes capturent et vidant totalement de ses tissus et de ses sucs une grosse larve de Chironomide, ne laissant que la cuticule transparente. Dans un bac abritant 20 *St. v. boui* ♀ adultes du sous-écoulement du Nert et 10 *St. v. hussoni* ♂ du Mont-de-Chac, tous au repos, j'ai introduit une grosse larve de Chironome non blessée et fait les observations suivantes:

Libérée dans l'eau, la larve se met à nager. Ses ondulations alertent un Sténaselle ♀ qui déambulait nonchalamment à quelques centimètres. Cette ♀ s'arrête et palpe l'eau environnante à l'aide de ses antennes. Elle reprend son mouvement en se rapprochant peu à peu (durée: 5 mn environ). Les antennes entrent en contact avec le ver. La ♀ se précipite en avant, gnathopodes largement ouverts. Ceux-ci enserrant la partie postérieure de la larve et la plaquent contre les pièces buccales. Aussitôt capturée, la larve se contorsionne et fouette l'eau avec violence. Le Sténaselle, dont la masse n'est pas plus élevée que celle de sa proie, est incapable de s'agripper au substratum à l'aide de ses pério-podes (II-VII), avec suffisamment de solidité. Il est entraîné en tous sens, mais ne lâche pas prise. Ses mandibules entament la cuticule de la larve (début d'hémorragie visible). Au cours de cette scène, les autres Sténaselles du bac se montrent violemment excités à distance, sans doute à la fois par les vibrations et par la diffusion progressive du sang et des sucs tissulaires de la larve. Ils courent en tous sens, s'arrêtent et explorent l'eau avec leurs antennes. Les pério-podes I sont écartés, en position de préhension. Lorsque l'un d'eux arrive au contact de la proie, il s'y fixe, comme le premier agresseur. Au bout de dix nouvelles minutes, il y a 10 Sténaselles qui s'acharnent sur la larve, dans une grande agitation, formant une véritable mêlée. Les ♀ semblent plus furieusement attirées (8 ♀ pour 2 ♂ seulement). Environ 15 mn plus tard, la larve de Chironome, dont la résistance avait cessé depuis longtemps, est réduite à sa cuticule et les Sténaselles la quittent peu à peu. Avec un tel lot, on peut obtenir la répétition de la scène avec une nouvelle larve, les Sténaselles encore affamés poursuivant leurs recherches de nouvelles proies avec une grande fébrilité. Lorsque tous sont rassasiés, ils deviennent beaucoup plus passifs.

4. *Conclusions*: Les divers essais effectués montrent que les sous-espèces phréatiques de *St. virei* (*St. v. virei*, *St. v. boui*) sont des organismes carnassiers, manifestant, en présence de proies vivantes, une réaction de prédation typique (attitude de chasse et de capture), même avec des proies de taille importante, comparable à la leur propre. Ces observations vont dans le même sens que celles de Viré réalisées sur *St. v. virei* de Padirac. Par contre, chez les adultes des formes karstiques *St. v. hussoni* et *St. v. buchneri*, les réactions prédatrices sont nettement atténuées. On les retrouve surtout chez les grandes ♀ en cours de vitellogenèse. Elles sont moins intenses chez les mâles et dans tous les cas, les ♀ ovigères se montrent extrêmement passives. En élevages, même pour les souches cavernicoles, il est bon de compléter le régime végétarien (Cerophyl), par des apports périodiques de proies vivantes (larves de Chironomes), qui sont rapidement utilisés par les Sténaselles. La moindre agressivité des individus provenant de grottes explique que les auteurs postérieurs à Viré, qui avaient tous observé des *St. v. hussoni* du Mont-de-Chac

ou de l'Estelas, aient pu considérer l'espèce entière comme végétarienne ou limivore ou à tendance polyphage. En réalité, les formes qui ont émigré dans les réseaux karstiques supérieurs doivent y avoir donné des populations dont le régime alimentaire originel de l'espèce a subi des déviations plus ou moins profondes, avec une réduction concomitante du comportement prédateur correspondant. Rappelons que les péripodes I des *Stenasellidae* sont en général courts et très puissants (propodite très renflé, avec une forte armature de tiges ensiformes) et que leur port sous la capsule céphalique indique que leur rôle essentiel n'est pas ambulateur, mais de capture et de préhension.

On doit donc considérer *St. virei* comme un carnassier, prédateur actif lorsqu'il se trouve dans son milieu originel (interstices des nappes phréatiques alluviales), où il est en contact avec de nombreuses espèces pouvant lui servir de proies (Magniez 1973a, p. 45). Cependant, les lignées karstiques de l'espèce, qui ont colonisé la zone de percolation, sont devenues, selon l'expression de Racovitza, des *saprophages par nécessité*, car la biocénose phréatique ne les y a pas suivis. *St. v. huxsoni* ou *St. v. buchneri* sont donc, dans les grottes dénoyées où on peut les observer, limivores-microphages, végétariens ou gamophages, selon les disponibilités du biotope. Mais, même dans ces biotopes, la subsistance du comportement prédateur, comme l'existence du cannibalisme, sont des indices du régime originel. Par ailleurs, ce changement de régime s'est peut-être accompagné d'un ralentissement du rythme des prises de nourritures, celles-ci pouvant être, en milieu cavernicole, abondantes, mais extrêmement espacées, ce qui se traduit par l'existence d'une extraordinaire résistance à l'inanition.

B. Activité motrice générale:

Nous devons à Viré (1899, p. 60-61), les premières observations sur le déplacement de l'unique *St. virei virei* capturé cette année-là à Padirac. Elles sont restées très sommaires, le Crustacé ayant été fixé rapidement. Grâce à Racovitza (1950, p. 52-53) et aux auteurs suivants, des précisions intéressantes ont été apportées:

1. *St. virei* est incapable de nager. J'ai pu vérifier le fait, non seulement sur les diverses sous-espèces, mais aussi sur des espèces voisines, capturées vivantes. Il est fort probable qu'il en est de même pour tous les Sténasellides. A la suite d'un trouble dans leur milieu naturel, et surtout s'ils se trouvent sur une paroi verticale, il leur arrive de se mettre rapidement en mouvement et de décoller accidentellement du substratum. Dans ce cas, ils se laissent tomber lentement vers un fond plus important, se contentant de se redresser en position normale, péripodes tournés vers le bas, si cela est nécessaire. Expérimentalement, le Crustacé, lâché en surface de l'eau, réagit de la même manière, se bornant à maintenir son équilibre tout au long de sa chute.

2. *St. virei* est, comme l'indique Racovitza (1950), un Isopode exclusivement marcheur. Sa démarche a été décrite en détail par ce même auteur et je ne puis que confirmer ses observations. Retenons en particulier le fait que les péripodes I ne participent pas à l'activité ambulateur. Repliés sous la carapace céphalique, ils occupent la position et jouent le rôle de gnathopodes préhensiles (cf. p. 98 et photo III/9). Observés dans leurs biotopes les plus accessibles (petites plaques argileuses où ils sont souvent isolés, individu par individu), ou dans des élevages sur argile dans lesquels l'aménagement des terriers est déjà très avancé, les Sténaselles montrent une activité ambulateur extrêmement réduite. La plupart du temps, ils ne se mettent en mouvement qu'à la suite d'une excitation extérieure: bruit ou vibration produit par l'observateur, déplacement d'un Collembole épineustonique, chute d'un Insecte ou passage d'un faisceau lumineux trop intense. Il est donc difficile d'envisager l'étude de l'activité en eau libre d'un tel Isopode, telle qu'elle a été entreprise sur des Amphipodes cavernicoles nageurs, comme *Niphargus virei* (Ginet 1960). Les Sténaselles, placés dans des conditions inhabituelles, ont une activité ambulateur beaucoup plus importante: installés dans un aquarium circulaire, sans aucun substratum ni obstacle, ils y déambulent interminablement, l'antenne externe en contact avec la paroi verticale; en élevage dans une armoire frigorifique, ils sont périodiquement mis en mouvement par le fonctionnement du groupe compresseur, mais ce comportement exploratoire et cette activité ambulateur sont parfaitement anormaux.

3. *St. virei* est, avant tout, un Crustacé fouisseur, comme beaucoup de limivores et ce type d'activité est de loin le plus intéressant, du point de vue de l'écologie et même de l'évolution du

groupe (cf. première partie, p. 59-67, fig. 14, 15, 16, 17, pl. V). Rappelons que Racovitz (1950) ne s'était pas aperçu de cette particularité, car elle ne se traduit pas, à l'évidence, par des adaptations morphologiques. Parlant des terriers où l'on voit les Sténaselles s'abriter, il écrivait: "... Je ne crois pas qu'ils soient le résultat de l'activité de l'Isopode" ..., car, ... "ses organes ne montrent aucune adaptation spéciale qui indiquerait que cette habitude est un trait habituel de ses mœurs" ... C'est seulement grâce aux observations directes en élevage que le Professeur Husson (1957) a pu montrer, au contraire, l'extrême développement de l'activité fouisseuse de *St. virei*.

Compte tenu des développements précédents, il faut lier cette activité au fait que les Sténaselles sont des formes originellement interstitielles, dont l'installation en eau libre (grottes), doit être considérée comme secondaire. Le creusement de galeries dans l'argile d'un gour apparaît donc comme un comportement atavique d'organisme phréatique: les *Stenasellidae* ne sont pas des Crustacés d'eau libre, même si certaines populations s'y sont adaptées.

C. Influence de la lumière sur les Sténaselles:

1. *Dans la nature*, il ne semble pas exister de véritables populations vivant à la lumière du jour. Toutefois, au Solencio de Morrano (n° 5), courte grotte aboutissant à une voûte mouillante, Jeannel et Racovitz (1911) signalent que l'obscurité est incomplète au point où se trouve *St. virei virei*. Dans le ruisseau souterrain de Couflens de Betmajou (n° 41), *St. v. boui* ne peut subsister que dans la portion profonde, obscure, la portion aval, située dans la pénombre, étant colonisée par des larves d'Insectes et de Salamandre. Par ailleurs, il arrive que les Sténaselles, rejetés au dehors par un exutoire, puissent subsister un certain temps en pleine lumière. Ainsi, à la source du Bousquet (n° 88), près de St-Gérons, j'ai découvert un adulte (*St. v. hussoni*), agrippé à des filaments de Spirogyres, exposé à la lumière solaire directe. La pigmentation du Crustacé, normalement rose à l'obscurité, était devenue jaunâtre, sans doute par suite de la destruction partielle des pigments sanguins et il semble que sa survie, dans de telles conditions, n'était que très provisoire.

2. *Dans les conditions expérimentales*: Cette question est déjà évoquée par ailleurs (Magniez 1971b et p.117 du présent travail). Des élevages de longue durée (14 mois en lumière orangée de 90/95 lux et 18 mois en lumière blanche de 130/140 lux) ont été tentés avec de petits lots de ♂ et ♀ adultes de *St. virei hussoni*. Bien que creusant des terriers dans l'argile du fond, ou se réfugiant périodiquement sous des pierres de l'aquarium, les Crustacés ne semblent pas être incommodés par la lumière elle-même. En effet, ils ne s'abritent pas davantage qu'à l'obscurité, le seul résultat étant, comme je l'ai indiqué, la prolifération, au bout de quelques mois d'exposition à la lumière continue, d'Algues vertes unicellulaires sur leur carapace. On peut conclure que le comportement fouisseur des Sténaselles ne semble pas lié à la recherche de l'obscurité. Dans les élevages, tout comme dans les biotopes cavernicoles, j'avais d'ailleurs remarqué depuis longtemps que les Sténaselles ne se mettaient nullement en mouvement lorsqu'ils sont frappés par le pinceau lumineux d'une lampe électrique portative, pour peu que l'on évite de provoquer des vibrations. Toutefois, j'ai pu constater que les *St. v. buchneri* de la Cueva de Cullalvera semblent sensibles au passage d'un rayon lumineux et se mettent en mouvement lorsqu'ils sont éclairés. Mais, cette forme n'a été disponible qu'en trop faible nombre pour permettre d'étudier plus longuement sa différence de comportement avec les sous-espèces pyrénéennes.

D. Influence de la température sur *St. virei*:

Les différentes espèces de *Stenasellidae* vivent dans des biotopes souterrains dont les températures sont très différentes. Les formes européennes les plus connues se trouvent dans des eaux karstiques ou phréatiques dont la température est souvent voisine de 10°, parfois moins (6°, pour *St. virei* dans certaines cavités pyrénéennes). Les formes tropicales vivent normalement à des températures comprises entre 20° et 30°. *Mexistenasellus coahuila* se trouve dans des eaux thermales à 30-34°C.

La seule forme qui ait fait l'objet d'études détaillées en ce qui concerne les limites de sa température de vie est *Stenasellus hungaricus thermalis* (Lattinger-Penko 1970). Cette petite forme interstitielle est inféodée à un groupe de sources thermales à 18°2-23°5. Lattinger-Penko a montré que la température optimale de vie de cette sous-espèce est comprise entre 18 et 23°.

les limites d'activité normales 14-26° et les limites létales après 24 heures: 10° et 32°. L'auteur a conclu, à juste titre, de ces résultats, que *St. h. thermalis* est écologiquement confiné dans son biotope thermal et ne peut se répandre dans le domaine phréatique et karstique, dont la température moyenne est, en Europe, trop basse.

En ce qui concerne *St. virei*, Racovitza (1950) a pu écrire que ... "C'est plus probablement sa sténothermie qui le retient dans les eaux souterraines". En effet, à cette époque, le nombre de stations connues était faible et l'éventail des températures des biotopes ne dépassait pas environ 5° (7°8 à la grotte de l'Estelas à 12°6 à la grotte du Mont-de-Chac). Aujourd'hui, les stations recensées sont beaucoup plus nombreuses et l'éventail de leurs températures va de 6° à plus de 23°. Les choses sont compliquées par le fait que, dans certains cas, l'espèce vit dans des conditions de température annuelle pratiquement constante (variations ne dépassant jamais 0°5, pour *St. virei huxsoni* dans le lac de la grotte de l'Estelas), tandis que pour les populations hyporhéiques, qui sont également prospères, les variations annuelles atteignent et dépassent couramment 10° (8°5-18°5 à la source de la Mouline du Gô à Albi; 6°3-14°9 dans le sous-écoulement du Sour à Moulis; 8° environ à 23°5 dans le sous-écoulement du Dourdou, pour *St. virei virei*). Dans de telles conditions, il est fort difficile de considérer *St. virei* comme une espèce sténotherme. L'étude de la tolérance thermique et de ses limites vitales sera intéressante, mais elle demandera à être effectuée à la fois sur des prélèvements d'origine différente, provenant de biotopes aux conditions thermiques variées, et aussi sur les différentes sous-espèces. Des essais préliminaires semblent montrer que l'élevage de *St. virei huxsoni* serait possible à des températures constantes de 14-18°, au lieu de 8-12° dans les biotopes karstiques naturels courants. De la même façon que Racovitza, j'ai pu conserver, durant de longs mois, des lots d'adultes de cette même forme, en sous-sol, à des températures de 13-19°, avec des oscillations diurnes atteignant 4°; d'autres lots ont été soumis accidentellement à des températures positives voisines de 0°, durant de courtes périodes, sans dommages apparents, ou bien à de brusques variations de température, dépassant 10°. Les expériences à réaliser dans ce domaine devront l'être dans plusieurs directions: limite thermique inférieure, limite thermique supérieure, limites vitales des variations diurne et annuelle pour les différentes sous-espèces, ce qui constituera donc une étude longue et délicate.

E. Possibilités de vie hors de l'eau des Sténaselles:

Au sens strict du terme, *St. virei* n'est pas un animal aérien. J'ai signalé antérieurement que les individus qui s'échappaient d'un aquarium mourraient très rapidement par dessiccation. Même en atmosphère saturée, l'absence d'eau libre leur est rapidement fatale. Mais j'ai indiqué par ailleurs leur aptitude à subsister dans des quantités infimes d'eau (montée sur les parois du récipient d'élevage en entraînant sous eux un ménisque liquide; déplacement, en milieu naturel, dans des suintements infimes, leur face dorsale étant émergée). Dans certains biotopes cavernicoles, les gours à fond argileux qui abritent l'Isopode s'assèchent superficiellement en fin de saison (Magniez 1967/68, 1971c), ce qui n'empêche pas le Crustacé de s'y perpétuer. Ainsi, le gour du Mont-de-Chac, souvent cité dans ce travail, pour sa population permanente, était totalement à sec en décembre 1972. Les Sténaselles étaient invisibles, mais, en creusant avec précaution le limon du fond, on pouvait observer que le fond des galeries était plus humide et que d'infimes quantités de liquide y subsistaient. Les Isopodes s'y tenaient, au repos complet, presque entièrement exondés. En avril 1973, le gour étant largement en eau, les individus avaient retrouvé leur activité et nombre d'entre eux se promenaient, en eau libre sur le fond. Expérimentalement, il est possible d'installer ces organismes dans un récipient préparé de telle sorte que le fond soit garni d'une très épaisse couche d'argile plastique (5-10 cm) surmontée d'une très faible quantité d'eau (quelques millimètres). Les Crustacés aménagent alors des terriers de plus en plus longs et profonds (cf première partie, p. 59-63). On retire alors peu à peu l'eau libre de surface, jusqu'à ce que le liquide ne soit plus visible qu'au niveau des ménisques des entrées de terriers. Si le système est placé en atmosphère saturée, pour éviter la dessiccation superficielle du limon, il peut assurer la survie pratiquement indéfinie des Sténaselles.

Dans un récipient d'élevage sur argile de grotte, tout comme dans la plupart des biotopes cavernicoles, nous avons vu que les Sténaselles passaient une partie de leur temps en eau libre, sur le fond, mais le reste dans l'intimité du réseau de galeries qu'ils creusent profondément. Ce

fait a été utilisé dans les deux premières parties de ce travail, pour expliquer la nature de l'habitat des populations phréatiques de l'espèce, dont des schémas interprétatifs (fig. 14, 16, 22), ont été donnés. Or, si nous examinons le contenu des galeries, nous constatons qu'il s'agit, non pas d'eau claire, comme en surface de l'aquarium, mais d'une boue fluide, totalement opaque, résultant du délayage de l'argile cohérente par le travail des Crustacés (pour rendre visible le parcours de ces galeries, au contact du fond de verre d'un aquarium, il est nécessaire d'y faire circuler de l'eau claire sous pression, pour les nettoyer, voir la pl. IV/14). J'ai auparavant indiqué que le milieu de vie le plus typique, pour les Sténasellides, n'est sans doute pas l'eau des grottes, mais la nappe phréatique imbibant les arènes argileuses des formations d'altération superficielle des boucliers africains. Dans un tel milieu, les systèmes de galeries de ces formes tropicales doivent se développer considérablement, mais le milieu occupé par les Crustacés doit être encore cette boue fluide dont leurs travaux de fouissement engendrent la formation. A nouveau, on voit donc que les Sténaselles ne sont pas fondamentalement des organismes d'eau libre et que le terme d'aquatiques ne suffit pas à les caractériser avec précision: ce sont des fouisseurs.

F. Euryhalinité des Sténasellides:

Tous les représentants de la famille vivent dans les eaux continentales. *St. virei* se trouve dans des eaux douces, souvent plus ou moins chargées en calcium et en magnésium, comme l'ont montré les analyses faites à Moulis (Gourbault 1972, Lescher-Moutoué 1973). Toutefois, certaines espèces tropicales (*St. costai* de Somalie, par exemple), vivaient dans des eaux fortement minéralisées (4,4 g/l de chlorures, selon Lanza, 1970). Compte tenu de l'origine marine quasi certaine des Sténasellides et de leur parenté vraisemblable avec des groupes d'Ascellotes marins (*Stenetroides*, *Parastenetroides*), et avec les *Microcerberidae*, j'ai tenté d'élever, dès 1966, des *St. virei* *hussoni* de l'Ariège en eau de mer diluée (eau de mer 1/4 + eau de source 3/4, soit environ 9 g/l de sels). Cette forme d'eau douce karstique s'est parfaitement maintenue, durant 42 mois, dans une telle solution, sans que la mortalité dépasse la normale. A plusieurs reprises, des ♀ sont devenues ovigères dans ce milieu et le développement intramarsupial des jeunes s'est opéré normalement jusqu'à son terme naturel. Le phénomène demanderait à être étudié expérimentalement d'une manière plus précise, bien que la nutrition des Sténaselles soit plus aléatoire dans une telle solution, puisque l'élevage doit être entrepris en l'absence d'argile. Il est toutefois évident que les Sténaselles conservent une tolérance importante envers les eaux salines. Il se pourrait même qu'ils soient capables de vivre dans les nappes phréatiques côtières, où les eaux continentales se mélangent aux eaux marines (Delamare-Deboutteville 1960). C'est un argument en faveur de l'origine marine du groupe, comme c'est aussi le cas pour un autre Isopode souterrain: *Caecosphaeroma burgundum* (Dresco-Derouet 1959). Cela permet d'imaginer aussi qu'il pourrait exister, en France même, des formes confinées dans des sources thermales chlorurées.

En relation avec ces observations, rappelons qu'un travail, réalisé au laboratoire de Biologie Animale et Générale de Dijon (Lagoutte 1966), sur plusieurs espèces d'*Asellidae* épigés et hypogés (*A. aquaticus*, *P. coxalis*, *P. meridanus*, *P. albigenis*, *P. cavaticus*, *P. strouhali*, *P. valdensis* et *P. vandelli*), ainsi que sur *St. virei* *hussoni*, avait permis de mettre en évidence les surfaces d'échanges d'ions et de gaz dissous chez tous ces Aselloïdes. Les techniques utilisées dérivait de celle de Dejdjar (1930) et Hrabé (1949), (immersion des Crustacés dans des solutions diluées de nitrate d'argent, suivie d'une réduction du chlorure formé), et de Remy (1925), (injection de leucodérivés de colorants vitaux). Ce travail a montré que les Sténasellides ne possèdent d'aires perméables, ni sur la face sternale du pléotelson, ni sur les exopodites des pléopodes IV et V, comme c'est le cas chez tous les Aselloïdes, ce qui offre un caractère anatomo-physiologique important pour différencier les deux familles. Leurs seules surfaces d'échanges sont les endopodites charnus des pléopodes III, IV et V.

IV - CONCLUSIONS:

La nécessité de réaliser des observations continues sur *St. virei* a conduit à entreprendre de nombreux élevages. En raison de l'extrême dilatation des processus

biologiques chez les Sténaselles, ces élevages doivent se poursuivre durant de longues années et certains sont encore en cours. Ils ont été répartis à la grotte-laboratoire de Moulis (1960-1974), à la grotte d'Antheuil (1961-1965) et dans les chambres isothermes du laboratoire de Biologie Animale et Générale de l'Université de Dijon (1963-1974). Ces élevages ont porté principalement sur les sous-espèces cavernicoles *St. v. hussoni* et *St. v. buchneri* et accessoirement sur les sous-espèces interstitielles, ainsi que sur quelques espèces voisines de *St. virei*. Le nombre des stations accessibles suffisamment populeuses reste très restreint: *St. virei* ne peut être considéré comme un animal de laboratoire, de capture facile et en nombre illimité.

Dans la réalisation matérielle des milieux d'élevage, on doit tenir compte du fait que les Sténaselles sont des Isopodes marcheurs et fouisseurs, incapables de nager. Un substratum minéral argileux est donc indispensable. Par contre, une grande épaisseur d'eau est inutile et même nuisible, ce qui impose l'emploi d'aquariums de faible hauteur, mais de surface maximale. Par ailleurs, il faut se prémunir contre la fuite des Crustacés, capables de s'évader du milieu liquide.

Ces élevages ont donné lieu à un certain nombre d'observations sur le comportement des Sténaselles:

— Par analogie avec les Asellides, dont on les rapprochait abusivement, les Sténaselles ont été considérés, à tort, comme végétariens et détritivores. Il s'agit, en fait, d'organismes carnassiers, montrant un comportement de prédateurs et capables de capturer des proies vivantes, même agiles, de taille importante. Toutefois, les lignées adaptées au milieu cavernicole ont subi une déviation du régime alimentaire originel, devenant guanophages, végétariennes ou limivores. Il en est résulté une diminution de leur comportement prédateur, dont on retrouve toutefois la manifestation dans le cannibalisme à l'égard des jeunes, tant dans les biotopes naturels confinés qu'en élevages. Cette constatation confirme l'opinion selon laquelle, en milieu cavernicole, dans les grottes dénoyées, *St. virei* est bien souvent isolé de sa biocénose phréatique naturelle.

— *St. virei hussoni* est insensible aux éclaircissements faibles. Par contre, *St. v. buchneri* semble manifester une légère photophobie.

— L'activité motrice en eau libre est normalement extrêmement faible. Cette activité est surtout représentée par le comportement fouisseur, qui le conduit à creuser des systèmes de galeries dont le développement est fonction de la masse argileuse disponible et du temps. Ce comportement peut être interprété, non comme caractéristique d'un cavernicole, mais comme l'activité atavique d'un organisme originellement phréatique, vivant au sein des dépôts alluviaux imbibés d'eau.

— La tolérance thermique de *St. virei* est telle qu'elle le rend apte à vivre dans des eaux souterraines de température supérieure à 5-6° (biotopes karstiques les plus froids) et pouvant atteindre plus de 23° (cas de certains biotopes hyporhéiques à la belle saison). L'espèce, dans les conditions climatiques actuelles, pourrait donc avoir en France une aire de répartition beaucoup plus vaste. Son confinement au bassin aquitain serait donc d'ordre hydrographique et non climatique.

— L'euryhalinité de *St. virei*, à tous les stades de sa vie, est considérable, ce qui peut passer pour un argument en faveur de l'origine marine des lignées de *Stenasellidae*, comme c'est le cas pour les Sphéromiens cavernicoles.

DEUXIEME CHAPITRE

ETUDE DE LA MUE DE STENASELLUS VIREI

DUREE DES INTERMUES — LONGEVITE DE L'ESPECE

I — GENERALITES:

Comme tous les Crustacés, les Sténaselles rejettent périodiquement la partie externe, plus ou moins calcifiée et inextensible de leur cuticule: ils muent.

Les mues peuvent être l'occasion d'un accroissement sensible des dimensions générales, surtout pour les jeunes en cours de croissance. Elles peuvent s'accompagner de processus de morphogenèse, portant sur certains des appendices, avant la puberté. Elles permettent aussi à la régénération de s'effectuer à la suite d'amputation de portions plus ou moins importantes des appendices. Elles peuvent être liées à des phases particulières du cycle reproducteur, telles que la fécondation et la ponte, dans le cas des femelles adultes. Elles continuent enfin d'affecter les adultes très âgés, dont le taux de croissance est devenu très faible, en dehors même de tout cycle de reproduction.

II — MUE DES ISOPODES: CAS GENERAL:

En règle générale, le rejet de l'exuvie des Isopodes s'effectue **en deux temps**. Une ligne de rupture transversale apparaît dans la membrane articulaire qui sépare les péréionites IV et V (morphologiquement parlant V et VI, en tenant compte du segment maxillipédien céphalisé) et l'animal quitte son exuvie postérieure, comme un doigt de gant, en quelques instants. La **mue postérieure** correspond donc aux trois segments postérieurs du péréion et au pléon complet, comme l'a montré Tait (1917) sur les Oniscoïdes du genre *Ligia.*, après avoir confronté ses propres observations avec celles d'une quinzaine d'autres auteurs, réalisées entre 1880 et 1914.

La mue **antérieure** libère de leur ancienne cuticule la région céphalique avec le segment des maxillipèdes, les quatre péréionites libres antérieurs et tous les appendices correspondants. L'animal s'en débarrasse également d'une seule pièce. Cette deuxième phase d'exuviation survient en général quelques heures après la précédente, mais la durée de la période de repos intermédiaire est fonction de la température ambiante (Unwin 1920, sur *Asellus aquaticus*), (Macreks 1930, sur *A. aquaticus*), (Vandel 1947, sur *A. aquaticus*, *Proasellus meridianus* et de nombreux Oniscoïdes). Elle dépend aussi de la taille des individus dans une espèce donnée, tendant à s'accroître pour des spécimens âgés (Balesdent 1964, sur *A. aquaticus*).

III — DÉROULEMENT DE LA MUE CHEZ LES STENASELLES ETUDIÉES:

A. Données bibliographiques:

Dans sa monographie de *Stenasellus*, Racovitza (1950) cite l'observation d'un unique individu qui venait de subir sa mue antérieure et ajoute: "La région postérieure était encore contenue dans l'ancienne carapace". Il eût été nécessaire, pour appuyer cette observation, de conserver l'animal en vie jusqu'à ce que se produise la mue postérieure elle-même, ce qui ne fût pas le cas. L'apport de Racovitza est donc ici assez fragmentaire. L'auteur poursuit: "Cette observation démontre que *Stenasellus* mue de la même façon qu'*Asellus aquaticus*". Or, toutes les observations relatives à cet Aselle, de même qu'à d'autres espèces du genre, sont concordantes: la mue des Aselles se produit en deux temps. La portion postérieure du corps, comprenant les trois derniers péréionites libres et le pléon, mue en premier lieu, puis la région antérieure. Cette seconde phase du phénomène est retardée par rapport à la première de quelques heures à deux jours, mais le retard dépend de plusieurs facteurs, en particulier de la

température des eaux, de l'âge des Aselles (Balesdent 1964, sur *A. aquaticus*), du sexe de ceux-ci et aussi de l'espèce en cause. Ce dernier auteur a effectué des observations très détaillées: sur plusieurs centaines de ♂ ayant mué, certains ont d'abord perdu l'exuvie antérieure, sans que le départ de l'exuvie postérieure ait paru avoir été retardé par des difficultés uniquement mécaniques de déhiscence. Il s'agit donc d'une véritable inversion, par ailleurs sans conséquences sur la biologie de l'Aselle, puisque la mue des ♂ adultes est une simple crise de croissance et n'interfère pas avec les processus de reproduction.

Aucune inversion n'a encore été signalée en ce qui concerne les ♀ adultes. Pour celles-ci, nombre de mues, dites mues parturielles, présentent une grande importance, car elles sont bées à l'accouplement, à la fécondation et à la ponte. la mue parturielle se produit alors que la chevauchée nuptiale est déjà commencée. Le départ de l'exuvie postérieure libère les orifices génitaux fonctionnels sur les précoxosternites des péréiopodes V. La fécondation interne peut seulement s'effectuer après la chute de cette demi-mue postérieure. L'exuvie antérieure étant rejetée ensuite libère les oostégites fonctionnels qui forment le marsupium. La partie postérieure de celui-ci masque les orifices génitaux, si bien que les œufs, pondus progressivement, tombent directement dans la cavité incubatrice. Le mécanisme de la mue doit être ici étroitement synchronisé avec les processus physiologiques de la fécondation et de la ponte, ainsi qu'avec les phases du comportement des deux partenaires accouplés. Une inversion des mues postérieure et antérieure, en particulier, rendrait la fécondation impossible, au moment voulu, faute d'orifices génitaux ♀ fonctionnels.

C'est à Husson (1957) que sont dues les premières observations suivies sur la biologie et en particulier sur le phénomène de mue de *St. virei* (sous-espèce *hussoni* des grottes du Mont-de-Chac et de l'Estelas). Elles furent réalisées, cette fois, sur des animaux en élevage, tant à Moulis qu'au laboratoire où les Crustacés furent observés pendant près de deux ans (de septembre 1955 à juillet 1957). L'auteur put alors mettre en évidence que l'accouplement et la ponte des Asellotes hypogés, aussi bien *Proasellus cavaticus* que *St. virei*, peuvent se faire normalement dans les conditions d'élevage au laboratoire, alors qu'il est assez difficile de les obtenir avec les Amphipodes du genre *Niphargus*. Pour *St. virei*, trois ♀ devinrent ovigères au bout d'un an d'installation dans un bac d'élevage. La première difficulté dans l'étude du phénomène de mue, note l'auteur, résulte de la présence dans le récipient du limon argileux qui constitue le substratum habituel de l'animal. Il est nécessaire, pour rendre possibles des observations précises, de réaliser des élevages en aquarium sans argile. Les exuvies peuvent alors être recueillies et observées facilement puisque, dans ce cas, aucune particule limoneuse ne peut se coller à leur surface.

Dans ces conditions, les Sténaselles élevés au laboratoire souterrain ont fourni à l'auteur des mues en deux temps dans la plupart des cas. Cependant, le déroulement du phénomène pendant la nuit a empêché de vérifier la succession réelle des deux temps. Husson, ayant relevé l'anomalie de la référence de Racovitza (1950) à la mue d'*A. aquaticus*, souligne le caractère exceptionnel de la perte de l'exuvie antérieure en premier lieu chez cet Isopode.

Dans les élevages réalisés au laboratoire de Sarrebrück, une série d'observations ont, par contre, prouvé que *St. virei* pouvait muer à la manière citée par Racovitza, la partie antérieure du corps perdant d'abord son exuvie. Une planche photographique illustre ainsi cette première phase du phénomène.

De plus, l'auteur décrit trois cas particuliers, observés à Moulis, au cours desquels l'exuviation s'est faite en un seul temps, comme le montre une série de clichés. Dans ces cas particuliers, la mue d'une seule pièce pourrait rappeler celle des Amphipodes. Pourtant, ceux-ci quittent leur ancienne carapace par une ligne de déhiscence dorsale, à la limite entre prosome et métasome, alors que les exuvies entières de *Stenaseillus* étudiées par l'auteur avaient été quittées ventralement par les Isopodes. A la suite de ses observations répétées, l'auteur est amené à conclure que, si *St. virei*, subit, dans la plupart des cas, une mue en deux temps (l'exuviation antérieure précédant la postérieure), il peut parfois abandonner son exuvie en une seule fois.

B. Observations personnelles dans le milieu naturel:

A plusieurs reprises, j'ai remarqué, dans les stations les plus populeuses de *St. virei hussoni*, telles que le Mont-de-Chac et l'Estelas, un individu présentant une différence d'intensité de la coloration rose entre la moitié postérieure et l'antérieure. C'est vraisemblablement un tel cas qui

fut observé en premier lieu par Raevitzka. Je n'ai jamais pu encore trouver les exuvies abandonnées par ces Crustacés dans les flaques argileuses où ils peuvent vivre, soit parce qu'elles sont indiscernables du substrat, en raison des particules de limon qui s'y collent, soit parce que la plupart restent dans les galeries, soit enfin parce qu'elles seraient dévorées par les Isopodes après la mue. Les quelques individus capturés dans le milieu naturel et qui montraient une différence de pigmentation entre la moitié antérieure et la moitié postérieure ont donné lieu aux observations suivantes:

1. Certains ont été conservés vivants dans des récipients individuels à Moulis et observés régulièrement au cours des jours suivants:

a. Lorsqu'il s'agissait d'un Crustacé montrant une moitié antérieure rose-vif et une moitié postérieure souillée d'argile, l'observation, au cours des jours et des semaines suivant la capture se révélait purement négative.

b. Lorsqu'il s'agissait d'un Crustacé montrant une moitié antérieure souillée d'argile et une moitié postérieure rose-vif, on observait au bout de une à deux semaines le rejet d'une demi-exuvie antérieure.

2. D'autres individus "bicolores" furent fixés dès leur capture et une série de leurs appendices thoraciques (péréiopodes I à VII) fut prélevée pour réaliser une observation microscopique: a. Lorsqu'il s'agissait d'un Crustacé montrant une moitié antérieure rose-vif et une moitié postérieure souillée d'argile, aucun des péréiopodes ne possédait de duplication de la cuticule, ce qui correspond aux stades B+C de l'intermue, définis par Drach, dès 1939 et 1944, sur les Décapodes.

b. Lorsqu'il s'agissait d'un Crustacé montrant une moitié antérieure souillée d'argile et une moitié postérieure rose-vif, les péréiopodes postérieurs V, VI et VII semblaient être au stade B, aucune exuviation prochaine n'étant prévisible pour eux. Par contre, les péréiopodes I-IV montraient, sous leur cuticule externe, l'épiderme rétracté et déjà revêtu d'un nouvel exosquelette (stade D de Drach), ce qui indique une mue prochaine de la région antérieure. Il en résulte donc que, si la mue des Sténaselles se produisait effectivement en deux temps, comme pour les autres Isopodes, l'exuviation de la moitié postérieure précédant celle de la moitié antérieure, les deux phases du phénomène étaient relativement espacées. Ce sont les élevages expérimentaux entretenus durant une dizaine d'années qui ont permis d'élucider le déroulement de l'exuviation chez *St. virei* et les formes voisines.

C. Observations personnelles dans les élevages:

De nombreux *St. virei* adultes ont été élevés, isolés dans des cristallisoirs individuels. Les Isopodes peuvent subsister durant des mois et même des années, pourvu que l'eau soit renouvelée et qu'un apport périodique de nourriture intervienne. Pour faciliter l'observation de l'exuviation, le fond est garni de sable et d'une feuille d'Orme, à l'exception de toute trace d'argile, conformément à la technique indiquée par Husson (1957). Un fond noir, obtenu facilement par peinture extérieure du récipient permet de repérer plus commodément les exuvies. Les élevages sont examinés chaque jour. Dans un premier temps, il a surtout été utilisé des ♀ à poche incubatrice, venant de libérer leur progéniture (♀2) puisque, dans leur cas, on pouvait présumer une mue proche (cas de nombreux Isopodes étudiés antérieurement et particulièrement de *Jaera marina*, par Bocquet, 1953). Ultérieurement, les ♀ immatures (♀⁰), des ♀ au repos génital (♀1) et des ♂ adultes ont été isolés dans les mêmes conditions.

Avant la mue, le Crustacé montre une teinte rose délavée uniforme, caractéristique de *St. virei hussonii*. La coloration rose est fournie par les pigments rouges dissous dans l'hémolymphe (Magniez 1968a). Cette coloration évoque quelque peu, comme l'a signalé Husson en 1957, celle de certains Isopodes terrestres, comme *Androniscus dentiger*.

Le phénomène de mue se déroule de la manière suivante:

1. *Exuviation de la moitié postérieure du corps*: L'isopode qui se prépare à muer manifeste une activité motrice particulière, marquée par de violentes contractions musculaires. Il apparaît une rupture de la cuticule au niveau de la membrane articulaire entre les péréionites IV et V et la partie antérieure du péréionite V se dégage très vite, par rétraction de l'exuvie postérieure. Dans cet état, l'animal reste capable de déambuler sur le substratum, grâce à la traction des quatre paires antérieures de péréiopodes, qui ne sont pas atteintes par l'exuviation. L'exuvie

postérieure glisse peu à peu vers l'arrière. Le dégagement des péréiopodes V, VI et VII de leur fourreau paraît aisé, mais, dans certains cas, celui des pléopodes IV et V, ainsi que des uropodes, semble plus délicat. Il peut alors y avoir amputation d'une partie de ces appendices, surtout pour les deux premiers. Cette phase dure quelques dizaines de minutes, en général. Le Crustacé qui abandonne son exuvie postérieure apparaît revêtu d'une nouvelle cuticule absolument transparente. La teinte rose des pigments sanguins est alors beaucoup mieux visible de l'extérieur et semble d'autant plus intense qu'aucune particule étrangère ne s'est encore fixée sur le tégument qui vient de muer. L'exuvie postérieure, qui comprend les trois péréionites postérieures et le pléon, avec leurs appendices et leurs armatures de soies, conserve généralement sa cohésion (Magniez 1971b, fig. 1/1), même si des déchirures latérales sont fréquentes, de part et d'autre de la ligne de débiscence. Elle est relativement solide, quoique souple, et son observation microscopique permet d'étudier les fins détails cuticulaires, en particulier ceux du pléopode II ♂ (organe copulateur). Elle n'est pas parfaitement transparente et sa teinte blanchâtre explique comment la coloration rose des animaux en période d'intermue se trouve comme diluée par la présence du tégument normal, plus ou moins laiteux. L'exuvie de l'intestin postérieur de *Stenasellus* fait partie intégrante de la mue postérieure et peut-être observée, à l'intérieur de celle-ci, dans les cas favorables. Rappelons à ce sujet que l'intestin postérieur de *St. virei*, comme il semble que ce soit le cas chez tous les Isopodes (Vandel 1943, p. 101), s'étend très loin vers l'avant, puisque le point d'insertion des deux grands caecums entériques (Guieysse 1907) se trouve au niveau antérieur du premier péréionite. *St. virei*, comme tous les autres Sténasellides étudiés, ne possède qu'une seule paire de caecums entériques, représentant la totalité de l'intestin moyen, ce qui les distingue des *Asellidae* qui en ont deux paires.

Pendant 24-48 heures, le Sténaselle montre cet aspect "bicolore" dont il a été question plus haut: moitié postérieure rose-vif et moitié antérieure rose-blanchâtre normale. L'état bicolore par lequel passent les Isopodes en cours de mue avait été noté par Vandel (1925), sur les Oniscoides, et le qualificatif utilisé par l'auteur s'applique remarquablement aux Sténaselles. Cette période, de durée variable, correspond aux phases de consolidation de la nouvelle cuticule de la région postérieure (stades A et B, cf. p. 116). Le Sténaselle retrouve ensuite son aspect rose-blanchâtre uniforme et, macroscopiquement, on ne peut se rendre compte qu'il n'a encore subi que la moitié de son exuviation.

2. *Exuviation de la moitié antérieure du corps*: Comme pour la première phase, elle est précédée d'une période de mouvements désordonnés, entrecoupés de séquences d'immobilité absolue. L'exuvie de la moitié antérieure quitte également le corps à la façon d'un doigt de gant. Toutefois, les déplacements naturels vers l'avant du Crustacé n'aident pas au départ de l'ancienne cuticule et on observe souvent des mouvements de recul, provoqués par les trois paires de péréiopodes postérieurs. Lorsque l'Isopode dispose d'un support végétal (feuille ou bois macéré), il est fréquent de le voir implanter les ongles des péréiopodes I, II, III et IV dans ce substratum. L'exuvie antérieure est ainsi ancrée au support et des tractions vers l'arrière l'en libèrent peu à peu. Le dégagement des péréionites I-IV et de leurs appendices semble aisé, mais la libération des antennes et des pièces buccales semble souvent plus laborieuse. Si la plupart des individus s'en acquittent en quelques dizaines de minutes, elle demande parfois jusqu'à 48 heures à d'autres, surtout les très âgés, que l'on peut alors observer, déambulant avec des lambeaux de mue antérieure adhérents encore aux antennes et aux antennules. L'exuvie antérieure est, de ce fait, généralement plus chiffonnée que la postérieure et souvent déchirée sur sa face sternale. Elle est également plus mince et plus transparente que cette dernière, ayant sans doute subi une résorption plus intense (cf. fig. 1/2, Magniez 1971b). Elle comporte la cuticule de toute la portion du tube digestif correspondant à l'intestin antérieur. Le Sténaselle qui vient de quitter son exuvie antérieure montre un aspect bicolore inversé, par rapport à ce qui était observable au départ de l'exuvie postérieure: la moitié antérieure, rose-vif, est très transparente, ce qui permet d'observer plus facilement, chez le ♂ les 6 ampoules testiculaires et les canaux déférents et, chez la ♀, les ovaires et l'état de développement des oocytes. Mais, 24-48 heures plus tard, l'animal retrouve sa coloration uniforme, qui se maintiendra jusqu'à la mue suivante.

D. Discussion:

Ces observations semblent marquer une certaine discordance avec celles réalisées par les

auteurs précédents. En fait, celle-ci est plus apparente que réelle.

En ce qui concerne les observations de Husson (1957), fondées, non pas sur l'examen d'un individu unique, comme ce fut le cas pour Racovitz (1950), mais sur des groupes d'adultes élevés au laboratoire, une série de clichés montre la réalité du phénomène décrit. Les individus étudiés par l'un et l'autre auteur semblent pourtant avoir été des ♂. Dans les élevages expérimentaux, il est de pratique courante de disposer d'un nombre de ♂ adultes supérieur à celui des ♀, afin d'accroître les chances de fécondation de chacune. Comme les mues successives des ♂ seraient un peu plus rapprochées que celles des ♀ adultes (cf p.147), on peut supposer que les observations relatées porteraient vraisemblablement sur les premiers et non sur les secondes. Or, Balesdent (1964), a montré que les *A. aquaticus* ♂, dans un certain pourcentage des cas, étaient sujets à une inversion des phases de la mue. La succession mue postérieure-mue antérieure n'est donc qu'une réalité statistique et non un impératif absolu pour le ♂ de cette espèce. Il en est vraisemblablement de même pour *St. virei* ♂, et nous pouvons admettre, qu'au moins dans certaines conditions, le phénomène atteint une fréquence particulière, ce qui justifierait les observations des auteurs précédents.

Les cas des ♀ est différent. La succession précise des phases de leurs mues parturielles, en liaison avec les processus reproducteurs, revêt une importance considérable (cf. p.134). Nous nous devons de constater que, pas plus les centaines d'Aselles ♀, observées par Balesdent (1964), que les quelques 200 Sténaselles ♀ que j'ai pu suivre, n'ont montré de cas d'inversion de leurs deux demi-exuvies. *St. virei* et les espèces voisines obéissent donc à la règle générale de la mue en deux temps, caractéristique des Isopodes.

E. Evaluation de la durée du phénomène:

Les données n'ont pu être réunies que progressivement, en raison de la rareté de certaines catégories d'individus dans les biotopes accessibles. Les résultats énoncés ci-dessous reprennent, en les précisant, ceux qui ont été publiés dans un travail préliminaire, rédigé en 1967 et paru ultérieurement (Magniez 1971b).

La durée de la mue a toujours été comptée entre le départ de la demi-exuvie postérieure et celui de l'antérieure. Cette période de la vie, propre aux Isopodes, par suite du caractère exceptionnel de leur mue, avait été dénommée "intra-moult" par George et Sheard (1954), lors de l'étude de la mue de *Porcellio scaber*. On pourrait traduire ce terme par "intra-mue", par opposition à la période d'intermue, qui sépare deux mues successives.

1. *Mâles*: Toutes les mues sont identiques. La durée du phénomène est en général de 12 à 14 jours, pour des *St. virei hussoni* de 6,5-7 mm. provenant du Mont-de-Chaue ou de l'Estelas, les Crustacés étant maintenus à 11°. Cette durée n'est que de 9-10 jours, pour des ♂ de la même sous-espèce, mesurant seulement 6 mm. Elle peut s'élever à 15 jours ou plus, pour des *St. v. hussoni* de 8-9 mm, du Goueil-di-Her. Elle paraît au moins aussi longue chez les *St. v. buchneri* de la Cueva de Cullalvera. Contrairement à ce que l'on pourrait penser a priori, la mue dure à peine moins longtemps pour les ♂ des sous-espèces interstitielles. 11 jours environ pour des *St. v. virei* du sous-écoulement du Volp et 10-11 jours pour des *St. v. boui* du Nert, tous de taille identique aux précédents (6,5-7 mm environ). Aucune observation n'a pu être faite sur *St. v. angelieri*, mais rien n'indique que cette forme diffère des autres sur ce point.

2. Femelles:

a. Les ♀ subissent, lorsqu'elles atteignent une taille de 6,5 à 7,5 mm (longueurs valables pour les sous-espèces *buchneri* et *hussoni*, mais très variables selon les stations d'origine), une mue particulière, au cours de laquelle apparaissent les oostégites, dont elles étaient précédemment démunies (cf. chapitre suivant). Cette mue offre un intérêt particulier, car elle peut être l'occasion de la formation directe d'une poche incubatrice. Elle marque donc, chez certaines ♀ (cf. p.132), le début de l'aptitude à la reproduction, c'est-à-dire de la phase adulte. Chez les autres ♀, elle amène la formation de petits oostégites de repos génital (Magniez 1868a, fig. 2 F, G, H), qui caractérisent néanmoins l'aspect adulte de la femelle ♀. La durée de cette mue était, en général, de 8-11 jours, chez les ♀ formant seulement des oostégites réduits, mais pouvait atteindre 12-13 jours lorsqu'il se formait directement un marsupium ou lorsque la taille de la ♀ la subissant était plus importante (certaines ♀ de *St. v. hussoni* du Goueil-di-Her deviennent seulement pubères pour une taille de 8 mm ou plus).

b. Les ♀ peuvent subir des mues dont elles sortent identiques à elles-mêmes, mis à part un léger accroissement de taille. Les oostégites restent alors non fonctionnels. On peut qualifier ces mues de *mues de repos sexuel*. Une dizaine de cas, portant sur des ♀ de 7-9 mm, appartenant aux sous-espèces *hussoni* et *buchneri*, ont montré que leur durée minimale est de 8 jours, mais avoisine en général 11 jours et peut s'élever à 13-14 jours chez les grands exemplaires.

c. *Mues parturielles*: Périodiquement, les ♀ subissent une mue dite parturielle, car liée à la reproduction (fécondation, formation d'un marsupium, ponte). Les observations ont été particulièrement nombreuses pour cette raison: 190 *St. v. hussoni*, 6 *St. v. virei*, 6 *St. v. houi* et 2 *St. v. buchneri*. Cette mue est remarquablement longue, puisqu'il s'écoule en moyenne 14 jours entre le départ de l'exuvie postérieure et celui de l'antérieure. Dans un cas particulier (♀ de 8,5 mm, du Mont-de-Chac), la mue a duré exactement 14 jours et 23 heures (♀ ov. n° 57: mue postérieure le 24-10-1963 à 9 h, mue antérieure le 8-11 à 8 h !). Exceptionnellement, cette mue ne dure que 10 jours (petite ♀ de 6 mm environ). Les durées habituelles sont de 12-16 jours, cette dernière valeur se trouvant chez les grandes ♀ de 9-10 mm.

d. *Mues intermédiaires*: Les ♀ adultes, en intermue parturielle, incubent une portée (♀ ov.), puis, les jeunes sont libérés et ces ♀ conservent encore leur marsupium vide durant quelques temps (cf. p.149). Elles subissent alors une mue dite "intermédiaire" (Balesdent 1964), au cours de laquelle les oostégites reprennent leur aspect de petites lamelles non fonctionnelles (♀). Plus de 200 ex-femelles ovigères, isolées en vue de recueillir leur descendance, ont permis ensuite d'observer cette mue régressive, dont la durée est en moyenne de 10-11 jours, pour des ♀ de 8 mm (*St. v. hussoni*, *St. v. virei*, *St. v. houi* et *St. v. buchneri*). Dans un seul cas, la mue n'a duré que 24 h (♀ de 7 mm de *St. v. hussoni*). Dans tous les autres, cette durée était supérieure à 8 jours. Chez les très grands individus (♀ de 10,5 à 12 mm), comme il s'en trouve au Goueil-d'Her, la durée de cette mue peut s'accroître encore: respectivement 16, 17 et 21 jours + 18 heures (valeurs connues à 6 h près), pour trois exemplaires suivis.

3. *Jeunes*: Les mues larvaires et juvéniles de *Stenasellus* n'ont pu être étudiées que plus tard que celles des adultes. Nous les envisagerons dans le chapitre suivant, car elles donnent lieu à des phénomènes de morphogenèse très importants. Donnons cependant, à titre de comparaison, une indication précise sur leur durée. La première survenant au cours de la vie libre est la plus commode à mettre en évidence, car elle peut être observée, dans un temps acceptable, sur une portée entière de jeunes. Cette mue, comme toutes les exuviations postmarsupiales, se déroule en deux temps (cf. p.182), l'exuviation postérieure précédant l'antérieure. Sur des lots homogènes de jeunes *St. v. hussoni*, élevés à 11°, sa durée est, en moyenne, de 83 heures 30 minutes, les durées extrêmes relevées étant 48 et 120 heures. Cette mue est la plus courte de toutes (3 jours ½ en moyenne) et la durée des suivantes s'accroît progressivement, pour rejoindre les valeurs citées pour les adultes. Dans une publication préliminaire, la durée moyenne de cette première mue postmarsupiale de *St. virei* n'avait pu être donnée avec précision et je m'étais contenté de lui attribuer une valeur minimale de 48 heures (Magniez 1973c).

4. *Autres espèces*: Les données restent extrêmement fragmentaires:

a. *St. huiii*: Lorsque la grotte du presbytère de Soulatgé était la seule station connue, je n'avais pu me procurer qu'une quinzaine d'individus. Deux cas de mue, intéressant 2 adultes différents, conduisent à admettre que le phénomène se produit selon les mêmes modalités que chez *St. virei*. L'exuviation postérieure précédant largement l'antérieure. Ces deux observations sont malheureusement incomplètes, la date des mues postérieures n'ayant pas été relevée. Il est néanmoins possible de constater que la durée de la mue est supérieure à 10 jours.

b. *St. breudii*: Cette espèce n'était connue que par 3 individus, fixés dès leur capture, mais, en 1966, R. Rouch et moi-même avons capturé 5 ♂ et 2 ♀ adultes qui furent mis en élevage. Un seul cas de mue (♂ de 9 mm) est à noter. Le trop grand espacement des observations a seulement permis d'affirmer qu'il s'est écoulé de 10 à 15 jours entre le départ de l'exuvie postérieure et celui de l'antérieure.

c. *St. skopljensis thermalis*: Madame Lattinger-Penko ayant eu l'amabilité de m'en apporter 3 individus, lorsqu'elle vint faire un stage au laboratoire de Biologie Animale et Générale de Dijon, ceux-ci furent mis en élevage à 16°. La mue d'un ♂ de 4,7 mm a pu être observée. Le départ de l'exuvie antérieure a eu lieu 5 jours ½ (132 heures) après celui de la postérieure. Cette valeur est énorme, compte tenu du fait que *St. s. thermalis* est un Sténaselle de très petite taille qui, de plus, est inféodé à des eaux à température élevée (cf. première partie, p. 47).

F. Comparaisons avec d'autres Isopodes:

Depuis Lereboullet (1853), de très nombreux auteurs se sont intéressés au mécanisme de la mue en deux temps des Isopodes libres. Il est cependant rare de trouver des données précises sur la durée de l'intramue, en fonction de l'âge ou de l'état physiologique du Crustacé. Le plus souvent, les chiffres publiés ont trait uniquement à la mue parturielle de la ♀, par suite de son rôle dans la reproduction.

1. Comparaison avec des formes épigées:

a. *Asellidae*: Les principales données sont fournies par Maercks (1930), Vandel (1947) et Balesdent (1964), pour *A. aquaticus*. Elles ont été retrouvées par Henry, sur des élevages personnels. La mue en deux temps de la ♀ adulte d'*A. aquaticus* durerait seulement une demi-journée, pour une taille de 4-5 mm, une journée, pour les exemplaires de 8 mm et, au maximum, 1 jour $\frac{1}{2}$, pour les plus grandes, à la température de 18° (Balesdent 1964). Les observations réalisées sur de grands *Asellides* américains de surface confirment les précédentes: la mue parturielle de *Conasellus intermedius* ♀ ne dure que quelques heures (Ellis 1961); celle de *Lirceus fontinalis* Raf. (= *Mancasellus macrourus* Garman) varierait de 6 heures à 3 jours, pour des ♀ de 8 à 16 mm.

b. *Parasellidae*: Selon Staiger et Bocquet (1956), il s'écoule seulement quelques heures entre le départ de l'exuvie postérieure et de l'antérieure, lors de la mue parturielle de *Janira maculosa*, *Janiropsis breviremis* et des représentants de la super-espèce *Jaera marina*.

c. *Isopodes terrestres*: Selon George et Sheard (1953), les mues normales de *Porcellio scaber* durent de 17 à 24 heures. Dès 1925, Vandel avait indiqué que la mue parturielle pouvait atteindre plusieurs jours chez les Oniscoides et Mead (1963) observe que celle de la grande espèce *Helleria brevicornis* demande 2 jours environ.

d. *Conclusions*: De ces diverses données, en particulier de celles qui ont trait aux *Asellotes* marins ou d'eau douce, il ressort que la mue en deux temps est un phénomène relativement rapide. Il ne s'écoule en général que quelques heures entre les deux demi-exuviations, même dans le cas de la mue parturielle, au cours de laquelle doit s'effectuer la fécondation. Ce n'est que chez les individus très âgés que la durée excède une journée. Cette durée se trouve également sous la dépendance de la température (Maercks 1930, Vandel 1947). La durée de la mue des *Sténaselles* est donc incomparablement plus longue que celle des *Isopodes* épigés de mêmes dimensions.

Dans les mêmes conditions, la mue parturielle d'une ♀ de 8-9 mm dure un jour, pour *A. aquaticus*, mais 14 jours pour *St. virei hussoni*. Les autres mues (stades jeunes, ♂, ♀ au repos sexuel, ♀2) du Crustacé hypogé ont, d'une façon analogue, une durée considérablement supérieure à celle des mêmes mues, chez les espèces épigées. Dans une publication préliminaire (Magniez 1973c), j'avais indiqué que la mue, chez *St. virei*, durait quelques 10 fois plus longtemps que chez les *A. aquaticus* de même taille. Toutes les observations réalisées depuis n'ont fait que confirmer cette valeur minimale. On remarquera que cette dilatation du temps nécessaire à la mue atteint les *Sténaselles* dès leur naissance, puisque la première mue postmarsupiale dure déjà plus de deux fois plus (83 h 30 mn) que les mues des *A. aquaticus* les plus âgés (36 h).

2. Comparaison avec les formes souterraines:

a. *Asellidae*: Dans un élevage de l'espèce américaine *Conasellus tridentatus*, Hoffmann (1953) observe 17 cas de mue en deux temps, dont la durée est, à chaque fois, de quelques heures seulement et note l'aspect bicolore pris par les Crustacés, immédiatement après le rejet de l'une ou l'autre des demi-exuvies. Des observations nombreuses et précises, publiées très partiellement (Henry 1965, 1969b), ont été faites sur l'*Aselle* troglodyte européen *Proasellus cavaticus*: la mue intermédiaire des grandes ♀ dure de 1 à 4 jours. Cette espèce constitue donc un cas où la mue, quoique nettement plus longue que chez les *Asellidae* épigés, montre une durée bien inférieure à celle des *Sténasellidae*.

b. *Autres Isopodes*: Il convient de citer le Sphéromien cavernicole *Caecosphaeroma burgundum*, qui a fait l'objet de multiples observations (Husson et Daum 1953, Daum 1954). Le délai qui s'écoule entre exuviations postérieure et antérieure est de 3-4 jours chez l'adulte. Bien qu'élevées, ces valeurs restent très inférieures à celles de *St. virei* (12-16 jours, pour des mues homologues). Les *Sténaselles* détiendraient donc, parmi les *Isopodes* libres, un véritable record pour la durée de la mue en deux temps. Des intramues de longues durées étaient déjà connues chez

Paragnathia formica, mais le plénonème semble lié au mode de vie parasitaire (Juchault-Stoll 1964).

G. Comportement des Sténaselles en cours de mue:

1. *Pendant les deux phases d'exuviation*: Lorsqu'il se débarrasse de l'une ou l'autre des demi-exuvies, l'individu manifeste, pendant quelques dizaines de minutes, une grande activité musculaire. Il utilise les péréopodes non mis en cause par la mue pour s'arc-bouter au substratum, ou même s'ancrer littéralement à lui, si sa consistance le permet (bois, feuille, fragment de roche), ce qui aide au dégagement de l'exuvie. L'installation des Crustacés dans un récipient de verre très propre, sans aucun support solide, est un obstacle au déroulement normal de la mue et peut entraîner la mort des sujets. Il suffit d'utiliser des cristallisoirs ayant longuement baigné dans une eau de source et recouverts d'une mince pellicule de calcite pour éliminer cet inconvénient. Dans le milieu cavernicole ou dans les élevages sur argile, les passages répétés du Crustacé dans les terriers facilitent, généralement, le glissement vers l'arrière de l'exuvie postérieure. Dans tous les cas, le départ des demi-exuvies est activé par des déplacements latéraux ou longitudinaux des péréonites les uns par rapport aux autres.

2. *Entre les deux phases d'exuviation*: Durant l'intramue (2 à 15 jours et plus, selon l'âge), les jeunes, de même que les ♂ adultes, ont tendance à s'isoler de leurs congénères et à s'immobiliser. Les jeunes élevés individuellement restent en permanence immobiles, sur la face inférieure de leur feuille d'Orme. Dans les élevages en groupe, les individus en cours de mue, périodiquement heurtés ou pourchassés par les autres, quittent régulièrement l'eau de l'aquarium, montent sur les parois émergées, puis peuvent, soit s'immobiliser dans un ménisque liquide, soit s'échapper. C'est pourquoi il est prudent de placer le récipient d'élevage dans une boîte garnie d'un peu d'eau: les fuyitifs y sont recueillis et peuvent y effectuer éventuellement leur exuviation antérieure en toute tranquillité.

Les ♀ adultes, subissant une mue parturitielle, ne semblent pas réagir de cette manière. Elles restent immobiles sur le fond de l'aquarium, même dans un élevage de groupe. Ce comportement est vraisemblablement en rapport avec les nécessités de la reproduction (cf. p. 134).

3. Fragilité des Sténaselles en cours de mue:

a. *Cas de cannibalisme*: Dans les récipients où sont groupés ♂ et ♀ adultes, la densité des individus est très supérieure à celle du milieu d'origine. La fréquence des rencontres y est donc élevée. Dans ces conditions, j'ai constaté, à plusieurs reprises, des cas de cannibalisme (cf. § consacré à la nutrition). En général, ce sont les ♀, plus robustes, puisque leur taille dépasse de 2 mm celle des ♂, qui s'attaquent à un ♂ venant de perdre l'une de ses demi-exuvies, mais les ♀ peuvent aussi être victimes de la voracité des autres adultes (cf. p. 97). Lorsque le Sténaselle agressé ne peut se mettre à l'abri dans un terrier, sous une pierre, ou en montant rapidement le long de la paroi verticale jusqu'à émerger, il risque d'être dévoré. Il m'a été donné d'assister aux premières phases de cette attaque. Dans un bac de Moulis, renfermant des *St. v. boui* adultes du sous-écoulement du Nerf, un ♂ de 6 mm venait de perdre son exuvie postérieure. Quelques dix minutes après, il était attaqué par une ♀ de 8 mm environ, qui l'immobilisait à l'aide de ses péréopodes I et déchirait, avec ses mandibules, la paroi du corps, sur la partie gauche du péréonite VI. La ♀ s'acharnant sur sa proie, les autres individus étaient mis en alerte, sans doute par la diffusion de l'hémolymphe. Leurs antennes explorant activement l'environnement, ils se rapprochaient par paliers de l'individu blessé, puis se précipitaient, péréopodes I largement écartés, sur lui et s'y fixaient. Une demi-heure plus tard, le ♂ blessé était complètement entouré par une dizaine de congénères (♀ pour la plupart), qui s'agrippaient à lui, cherchant à mordre et masquant totalement la proie. D'autres individus, qui n'avaient pas trouvé place au festin, se déplaçaient en tous sens au voisinage de la mêlée. Ayant éloigné les carnassiers, j'ai constaté que la moitié antérieure de la victime, jusqu'au péréonite IV, était presque intacte et effectuait encore de faibles mouvements. Par contre, la moitié postérieure était largement déchiquetée, le tégument mou était incisé en plusieurs points et les organes internes (cæcums entériques, muscles) fortement entamés.

Dans d'autres cas, il m'est arrivé de constater que l'effectif d'un élevage avait diminué d'une unité, puis de retrouver sur le fond la moitié antérieure d'un individu, débarrassé de ses tissus

mous. Il est probable qu'il s'agit d'événements similaires au précédent, mais qui, non interrompus expérimentalement, se sont poursuivis jusqu'à ce que la partie postérieure de la victime ait été totalement ingérée par ses congénères. Les Protozoaires et Nématodes, souvent présents dans le milieu, terminent le nettoyage et il ne subsiste plus que la carapace de la partie antérieure, qui simule alors une demi-exuvie antérieure.

Du point de vue chronologique, j'avais remarqué très tôt que les tendances carnassières des *St. virei* adultes se manifestent avec une intensité très variable, selon la population d'origine (cf. § consacré à la nutrition), avant même d'avoir montré qu'il s'agissait de différences subsécifiques (Magniez 1968a). Dans les lignées interstitielles, les individus en cours de mue sont donc menacés, non seulement par leurs congénères de grande taille, mais aussi par les espèces carnassières de la riche bioécénose à laquelle ils appartiennent (Amphipodes et Planaires, en particulier). Dans les sous-espèces karstiques (*buchneri* et *lussoni*), les Sténaselles muant seraient moins en danger (comportement moins agressif des congénères, pauvreté de la bioécénose en grands prédateurs).

b. *Fragilité intrinsèque*: Pour les Sténaselles, l'intramue correspond à une période de fragilité générale de l'organisme, d'autant plus remarquable que cette crise physiologique est beaucoup plus longue que celle des espèces épigées. En élevage, la mortalité naturelle des individus survient plus particulièrement à cette occasion. Il est fréquent que la mort des Crustacés très âgés se produise, sans que la mue antérieure ait pu s'effectuer. Les exuvies des adultes âgés semblent s'éliminer avec difficulté, emportant avec elles des portions d'appendices (uropode, pléopodes III, IV ou V, pièces buccales, antennes). Le maintien total ou partiel de l'ancienne cuticule sur les endopodites des pléopodes respiratoires semble amener une nécrose plus ou moins marquée de ces organes et peut-être une véritable asphyxie. Le blocage de l'exuvie antérieure au niveau des appendices céphaliques est sans doute aussi une cause de mortalité des Sténaselles séniles.

H. Mue et régénération naturelle des appendices:

1. *Découvertes de Sténaselles amputées*: Les individus capturés dans leur biotope sont parfois amputés naturellement d'une partie ou de la totalité d'un ou plusieurs appendices: portion distale du fouet d'une antenne, ou plus souvent d'une antenne, un ou plusieurs articles d'un péréiopode (même le péréiopode I qui, pourtant, est très robuste), ou encore d'un uropode. On peut penser qu'ils ont subi une agression de la part d'un congénère plus puissant ou d'un prédateur, lors de l'une ou de l'autre phase de leur dernière mue, mais qu'ils ont réussi à leur échapper. Si l'amputation est très récente, elle a pu être causée par le mode de capture (pompages, en particulier). Les péréiopodes et les uropodes se rompent souvent au niveau de la partie proximale du basipodite ou du protopodite, correspondant à une ligne privilégiée d'autotomie pour les appendices. Lorsque de tels animaux sont placés en élevage individuel, la régénération des portions manquantes d'appendices s'effectue normalement.

2. Régénération dans les élevages:

a. *Régénération normale*: Le Crustacé amputé présente un cal cicatriciel brun au niveau de la section de l'appendice. On peut penser que l'accident se produit lors des heures qui suivent le départ des demi-exuvies de la dernière mue. Dès la mue suivante (9-12 mois plus tard, pour un adulte), l'appendice retrouve une structure normale. Dans le cas du fouet d'une antenne, le nombre d'articles est réduit, mais se complète à la mue suivante, par l'adjonction d'articles intermédiaires. Le péréiopode régénère directement, en présentant d'emblée le nombre définitif d'articles, cependant, sa taille est inférieure à celle de son symétrique et la régénération totale n'est atteinte qu'après une seconde mue. Les uropodes retrouvent directement une structure biramée, mais avec une taille inférieure de moitié à la normale et la seconde mue après l'accident rétablit leurs dimensions normales. La régénération appendiculaire demande donc 18 à 24 mois chez le *Stenasellus* adulte.

J'ai observé jusqu'à 5 appendices mis en cause simultanément sur un *St. virei virei* ♂ de Padirac: 3 péréiopodes manquants, 1 péréiopode amputé au carpopodite et la moitié distale du fouet de l'antenne gauche absente sans que la vitalité de l'animal soit trop diminuée. La mue a donné des péréiopodes plus courts que les normaux. Les dactylopodites, de petite taille, ne portaient encore que l'épine distale sternale. La seconde épine (proximale), caractéristique de

cette sous-espèce, mais absente chez *St. v. hussoni*, n'apparaît donc qu'à la seconde mue suivant l'amputation et cet ordre d'apparition des 2 épines est conforme à celui de l'organogenèse normale.

b. *Hétéromorphose*: Deux cas sont à citer:

b1. Un *St. virei virei* ♂ de 7 mm environ, récolté par Viré à Padirac, en janvier 1913 (Coll. Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris), possédait le péripode VII droit sectionné au niveau du tiers distal du basipodite. La section était obturée par un cal cicatriciel. La partie basale du basipodite avait bourgeonné, en direction caudale, un régénérat hétérotypique comprenant, d'une part, l'ébauche d'un appendice ambulateur à 4 articles, dont le troisième laisse à deviner une structure de méropodite (cette ébauche est donc démunie de propodite et de dactylopodite) et, d'autre part, une lamelle subquadrangulaire, orientée vers l'arrière, garnie de tiges marginales lisses, qui présente l'aspect d'une rame exopodiale de pléopode I ♂, appendice du segment immédiatement postérieur (Magniez 1971b, fig. 2A).

b2. Un *St. virei bout* ♀ de 5,5 mm, récolté en 1965 à Couffens de Betmajou (Ariège), possédait un pléopode II droit qui, au lieu d'avoir l'aspect d'une lamelle triangulaire uniaarticulée, était formé de deux lamelles identiques, à la taille près, l'antérieure étant la plus petite, unies par la ligne d'insertion et formant entre elles un dièdre de 45° environ (Magniez 1971b, fig. 2C).

3. *Pseudohermaphroditisme masculin externe*: Rappelons que, dans les populations cavernicoles, quelques *St. virei hussoni* ♀ adultes, à l'aspect intersexué, ont été observées (Racovitza 1920, Chappuis 1951, Magniez 1963). Sur ces ♀, généralement âgées (cf. p. 130), il apparaît, bilatéralement ou non, des bourgeons d'appendices sur le sternite du pléonite I. Ces bourgeons se développent peu à peu au cours des mues successives et peuvent prendre finalement l'aspect de pléopodes I de type ♂. Cette morphogenèse mime celle que l'on observe chez les ♂ impubères, mais n'exclut pas l'aptitude à la reproduction de la ♀.

IV - DUREE DES INTERMUES DES STENASELLES:

A. Données bibliographiques:

Elles sont à peu près inexistantes. Viré (1899) a réalisé quelques observations sur un *St. virei virei* vivant, mais pendant une durée trop courte. Racovitza (1950), qui observa une demi-mue de *St. virei hussoni* et conserva quelques individus durant 80 jours au laboratoire, n'envisage pas cette question. Husson (1957) décrit plusieurs cas de mue et de reproduction de la même sous-espèce, mais sans donner d'évaluation numérique de la durée de l'intermue. Des valeurs précises ont par contre été publiées sur la durée des intermues de certains *Asellidae* épigés européens ou américains. Elles pourront nous servir comme termes de comparaison.

1. *Premières intermues juvéniles*: Des portées entières de *Conasellus intermedius* ont été élevées par Ellis (1961), à des températures variant de 8° à 24°. La première intermue du jeune, après sa libération, dure 2-9 jours (moyenne 4,8), la seconde 2-7 jours (moyenne 3,7), la troisième 3-9 jours (moyenne 5,7), la quatrième 3-14 jours (moyenne 5,2), la cinquième 3-8 jours (moyenne 6,6) et la sixième 6-10 jours (moyenne 6,8). Au total, le jeune de *C. intermedius* arrive à accomplir ses 6 premières intermues en à peine plus d'un mois. Chez la grande espèce *Lirceus fontinalis* Raf. (= *Mancasellus macrourus* Garman), qui dépasse 20 mm, les mêmes intermues juvéniles durent respectivement 6-7, 14-15, 10-12, 12-13, 20-21, et 30-31 jours, selon Markus (1930), si bien que le jeune accomplit ses 6 premières intermues en à peine plus de 3 mois.

2. *Intermues de repos sexuel des femelles adultes*: Pour un lot de 7 *Asellus aquaticus* ♀ de 7-8 mm, élevées à 10°, Balesdent (1964) trouve une durée moyenne de 16,08 jours, tandis que l'élevage de ♀ identiques à 23° donne une moyenne de 10,43 jours. Chez une ♀ adulte élevée à 18°, la durée des intermues passe de 5 à 10 jours, lorsque la taille croît de 5,5 à 7 mm. La durée de ces intermues est donc fonction directe de l'âge des individus et fonction inverse de la température d'élevage.

3. *Intermues de reproduction des femelles*: Les intermues parturielles durent de 20 jours (♀ ov. de 5 mm) à 27 jours (♀ ov. de 11 mm) chez *A. aquaticus*, selon Balesdent (1964). Chez *C. intermedius*, elles dureraient 16-32 jours, et une quinzaine de jours chez *C. militaris* (Hay)

(= *C. communis* Say), selon Ellis (1961). Chez un Aselle épigé, l'intermue de reproduction, qui inclut la période d'incubation, serait, à température et âge égaux, environ 2 fois plus longue que l'intermue de repos sexuel (Balesdent 1964), mais, en valeur absolue, elle n'excède presque jamais un mois.

B. Observations personnelles sur les Sténaselles:

Dans une population naturelle, il est rare de rencontrer un *Stenasellus* en cours de mue. L'unique observation de Racovitza en fait foi. Lorsqu'une ponction d'adultes a été faite dans une station, les individus sont généralement en cours d'intermue. Nous ignorons à quand remonte leur dernière mue et la première évaluation minimale possible de l'intermue est celle de la durée qui sépare la capture de la première exuviation survenant en élevage. Par la suite, les dates des mues suivantes pourront être notées avec précision.

1. Résultats préliminaires:

a. Sur un groupe de 35 *St. virei hussoni* (♀1 de 8-10 mm), 8 ont mué après 6 mois environ, 13, après 9 mois et les 14 autres après 10 mois d'élevage. A ce moment, aucune n'avait encore subi de seconde mue. Ceci indique qu'en aucun cas, l'intermue de repos sexuel ♀ n'est inférieure à 6 mois. Sa durée doit même être égale ou supérieure à 10 mois, pour l'ensemble des grandes ♀ considérées.

b. En avril 1966, j'ai pu capturer un lot homogène de 31 ♀2 de 8,5-10,5 mm à la Cneva de Cullalvera (*St. v. buchneri*). Leurs jeunes ayant déjà quitté le marsupium (cf. p. 147), leur précédente mue (parturielle), remontait donc au minimum à 9-10 mois (cf. p. 163). Au bout de 6 mois d'élevage, aucune de ces ♀ n'avait encore perdu sa poche incubatrice. Grâce à ce second exemple, la durée de l'intermue de reproduction des grandes ♀ de *St. v. buchneri* peut être évaluée à la valeur minimale de 15-16 mois. Il apparaît dès maintenant que les intermuees des Sténaselles sont considérablement plus longues que celles d'Asellides épigés de même taille. Les conditions étant semblables, l'intermue de repos sexuel ♀ vaudra 16 jours, pour *A. aquaticus*, mais 10 mois, au minimum, pour *St. v. hussoni*; l'intermue parturielle vaudra moins de 1 mois pour l'*Asellidae* épigé, mais plus de 15 mois pour le *Stenasellidae*.

2. Résultats globaux: Les observations ont été essentiellement réalisées sur *St. virei hussoni*, mais aussi sur quelques *St. v. virei*, *St. v. buchneri*, *St. v. boui*, *St. hultii*, *St. breuili* et *St. skopljensis thermalis*.

a. *Jeunes*: La durée comprise entre la sortie du marsupium maternel et la première mue en deux temps ("intermue" dont la valeur et la signification seront envisagées p. 177 et suiv.), est de beaucoup la plus courte. Chez *St. v. hussoni*, elle dure néanmoins déjà 40-60 jours. La durée de la seconde intermue est de l'ordre de 4 mois, celle de la troisième atteint 4 mois½ à 5 mois et celles des intermuees juvéniles suivantes sont de 6 mois environ. Chez les Sténaselles impubères de 4,5-6,5 mm (♀), les valeurs s'élèvent progressivement de 6 à 8 mois.

b. *Mâles*: Leur intermue dure couramment 9 mois chez les ♂ de 7 mm. Elle atteint jusqu'à 12 mois chez les grands *St. v. hussoni*, comme il en existe au Goueil-di-Her.

c. *Femelles au repos sexuel*: La durée de l'intermue est, en général, voisine de celle du ♂ de même taille. Les grandes ♀1, qui atteignent 10 ou 11 mm, ont des intermuees de repos sexuel qui dépassent parfois 12 mois.

d. *Femelles ovigères*: L'intermue parturielle est celle qui est connue avec le plus de précision, car plus de 200 ♀ ov. ont été observées individuellement. La durée minimale est de 12 mois, pour une petite ♀ ov. de *St. v. hussoni*, de moins de 7 mm. La durée moyenne, pour 190 ♀ ov. de cette sous-espèce est de 15-16 mois. Elle atteint normalement 18 mois pour des ♀ ov. de 10-11 mm.

L'intermue parturielle a duré environ 18 mois pour des ♀ ov. de *St. v. buchneri* (2 cas).

Chez les sous-espèces interstitielles, cette intermue serait du même ordre de grandeur, à taille égale, que chez les formes karstiques. Ainsi, une ♀ de *St. v. virei*, de moins de 7 mm (capturée par pompage, le 5-03-1967, dans le sous-écoulement du Tarn), s'est révélée être ovigère, la ponte étant extrêmement récente. Mise en élevage à 11° au laboratoire, elle n'a subi sa mue intermédiaire (suppression du marsupium) que le 30-06-1968 (intermue de 15 mois, environ).

e. *Individus présumés très âgés*: Certains des très grands *St. v. hussoni* récoltés au Goueil-di-Her (♂ dépassant 9 mm et ♀ de 10-12 mm), ont été conservés individuellement durant 16 à 19 mois, sans muer. Par ailleurs, une ♀ de *St. v. virei*, récoltée à Padrae le 16-09-1963, était déjà adulte (♀) et de bonne taille (8 mm environ), lors de la capture. Elle a subi une mue parturielle durant des derniers jours de 1965 et la ponte s'est produite de 14-01-1966. Faute de ♂, les oeufs, non fécondés, s'éliminèrent peu à peu du marsupium. La ♀ fut mise en élevage individuel et observée régulièrement par la suite, dans l'attente de la mue réductrice des oostégites. Les observations ont duré jusqu'à sa mort naturelle, le 16-08-1969, sans qu'il y ait eu mue. Elle avait pris peu à peu un aspect sénile, par disparition progressive des pigments hémolympatiques, fonte des cellules et atrophie des caecums digestifs. Cette période correspond donc à une intermue inachevée de 43 mois (3 ans et 7 mois), marquant la fin de la vie du Crustacé. Il faudra tenir compte de ce phénomène dans l'évaluation de la longévité probable des Sténaselles.

3. *Intermue des autres Sténasellides*: Les données sont assez fragmentaires:

a. *St. biulli*: Les quelques observations réalisées sur un petit nombre de grands adultes de la Guiraudasso, semblent indiquer que l'intermue serait très longue, égale à un an, pour de gros ♂ (12-14 mm) et encore supérieure pour les grandes ♀ au repos sexuel (14-16 mm). La durée de l'intermue parturielle reste inconnue, car aucune reproduction n'a encore eu lieu au laboratoire.

b. *St. brevili*: Sept adultes capturés en avril 1966 et élevés durant plus de 6 mois, n'ont permis d'observer qu'un seul cas de mue (♂ de 9 mm). On peut donc penser que l'intermue est, à taille égale, au moins aussi longue que chez *St. virei*.

c. *St. skopljensis thermalis*: Les 3 individus suivis en élevage à 16° ont permis d'observer, au bout de 7 mois, la mue d'un ♂ de 4,7 mm. L'intermue, dans cette forme, serait du même ordre que celle de *St. virei*, malgré sa plus faible taille.

d. *Mexistenasellus wilkensi*: Lors de sa description (Magniez 1972 a), j'ai signalé que le type de cette espèce tropicale géante (♀ de 18 mm), portait des incrustations calcaires en certains points de la carapace. Compte-tenu de sa grande taille et de ce que nous savons de *St. virei*, il n'est pas absurde d'en déduire que les intermues et la longévité soient considérables chez cette forme cavernicole du Mexique.

C. Comparaisons avec d'autres Crustacés:

Afin de mieux mettre en évidence le caractère exceptionnel de la durée des intermues des Sténaselles, lors des différentes phases de leur vie, il convient de faire des comparaisons avec d'autres représentants du groupe des Crustacés, soit épigés, soit hypogés.

1. *Formes de surface*:

a. *Asellotes*: Les cas de certains Asellides communs (*Asellus*, *Conasellus*) a été évoqué précédemment (cf. p. 113). Chez les *Parasellidae* littoraux (*Jaera marina*, selon Bocquet 1953), les intermues des adultes seraient également très courtes, puisque les ♀ se reproduisent toutes les 3 semaines. Par comparaison avec des Asellotes épigés de taille égale, on peut donc dire que les intermues juvéniles homologues ont une durée 8-12 fois plus longue chez *St. virei*. Les intermues des adultes au repos sexuel sont 15-20 fois supérieures (9 mois dans un cas et 15 jours environ, dans l'autre) et les intermues parturielles des ♀, environ 15 fois (1 mois au maximum, pour *A. aquaticus*, mais 15-16 mois, pour *St. v. hussoni*).

b. *Autres Isopodes*: Daguerre de Hureauux (1966) a noté des durées d'intermue variant entre 40 et 100 jours, chez *Sphaeroma serratum*. Pour les Oniscoïdes, Verhoeff (1920), puis Vandel (1925), avaient signalé que les ♀ adultes subissaient 5 mues annuelles, avec 3 intermues reproductrices. Plus récemment, Gorvett (1946), remarque que l'intermue de *Porcellio scaber* adulte, dure 2-3 mois. Celle d'*Armadillidium vulgare* dure un peu plus de 2 mois (Stevenson, 1961). Enfin, Mead (1963) montre que les adultes d'*Helleria brevicornis* ne muent que 2-3 fois par an. Dans tous les cas, ces durées restent bien inférieures à celles des Sténaselles.

c. *Autres Crustacés*: Pour trouver des Crustacés dont la durée de l'intermue soit comparable à celle de *Stenaseillus*, il faut avoir recours aux grands Décapodes marcheurs. Dans son ouvrage sur les Ecrevisses de France, André (1960), réunissant les observations de divers auteurs précédents et les siennes propres, admet que les grands *Astacus* adultes ne muent qu'une fois par an (♀), parfois deux (♂). A âge pratiquement égal, les intermues des Sténaselles cavernicoles sont donc à

peu près identiques à celles d'un Crustacé de surface, dont la masse et plus de 1000 fois plus importante.

2. Formes souterraines:

a. *Asellotes*: Selon Coineau (1971), l'intermue de reproduction des Microparasellides (*Microcharon marinus*) serait au moins de l'ordre de 2 mois. Chez l'Asellide anophtalme *Proasellus cavaticus*, Henry (1965) constate que l'intermue parturitielle dure environ 90 jours. Elle est donc 3 fois plus longue que celle d'*A. aquaticus*, mais reste néanmoins 4-5 fois plus courte que celle de *Stenasellus*. Des données très précises sur les intermues et la longévité des Aselles du groupe *cavaticus* seront fournies par J.-P. Henry, dans un travail parallèle au présent mémoire, mais, déjà en 1969, Henry a pu indiquer que le développement de *P. cavaticus* ne paraît pas être aussi ralenti que celui des véritables troglobies, comme *St. virei*.

b. *Autres Isopodes*: Retenons en particulier les très intéressantes données réunies par Husson et Daum (1953), Daum (1954), Husson (1959) et Marvillet (1970), concernant *Caecosphaeroma burgundum*. La durée des intermues de reproduction de la ♀, d'abord considérée comme dépassant 11-12 mois, serait, en moyenne, supérieure à 15 mois et pourrait atteindre 18 mois et même 2 ans, chez les individus des eaux karstiques de Lorraine. Les ♀ de *Monolistra caeca*, placées en élevage par Marvillet (1970), dans les mêmes conditions que les *C. burgundum* entées, incuberaient leurs oeufs durant 15 mois, ce qui correspond à une intermue parturitielle dépassant largement cette durée. Ces observations ont une importance particulière, car ces Sphéromiens ont été élevés dans les mêmes chambres climatiques que les Sténaselles de Dijon.

Les intermues de Sphéromiens cavernicoles seraient donc de longueur très comparable à celles de *St. virei*. En ce qui concerne les Oniscoïdes, il serait fort intéressant de réunir des données sur la durée de l'intermue chez les formes aquatiques cavernicoles, comme *Cantabraniscus primitivus* ou *Typhlotricholigioides aquaticus*.

c. *Autres Crustacés*: Le cas des Amphipodes est particulièrement intéressant, *Niphargus virei* ayant fait l'objet de nombreuses études: Husson (1950, 1953), Ginet (1960), Graf (1962, 1967), entre autres. L'intermue est toujours 5-10 fois supérieure à celle des Gammariens oculés de taille similaire. Pour reprendre des valeurs absolues récemment données (Graf 1967), elle croît de 6 mois (177 jours) à quelques 11 mois (340 jours), pour des individus de 13 à 30 mm. Ces valeurs sont très comparables à celles qui correspondraient respectivement à de jeunes adultes puis à des *St. virei* *hussoni* âgés. Toutefois, *N. virei* est une espèce plus grande et de masse plus forte que l'isopode.

Citons également les récentes observations de Juberthie-Jupeau (1969), relatives à la Crevette cavernicole de Slovénie (*Troglocaris anophtalmus planinensis*). L'intermue de reproduction de la ♀ dure 8 mois à 8 mois $\frac{1}{2}$, tandis que l'intermue de repos sexuel des adultes n'est que de 1 mois $\frac{1}{2}$ à 2 mois. Bien que très supérieures aux valeurs relatives à une Crevette épigée de taille similaire (*Atyaephyra desmaresti*), ces données numériques indiquent que les intermues homologues de *St. virei* sont nettement plus allongées que celles de ce Décapode cavernicole, pourtant plus grand que lui: près de 2 fois pour l'intermue parturitielle et 4-5 fois pour l'intermue de repos sexuel. Ce dernier exemple souligne encore les caractères exceptionnels que montrent les Sténaselles dans ce domaine.

D. Données sommaires sur le cycle d'intermue de *St. virei*:

On sait, à la suite des travaux de Drach (1939, 1944), sur les Décapodes *Natantia*, que l'intermue des Crustacés n'est pas une simple période de stabilité pour le tégument, mais un ensemble complexe de quatre étapes physiologiques. Les deux premières, qui suivent l'exuviation, sont rapides et correspondent à des phases de première consolidation de la nouvelle cuticule (périodes A et B). Les périodes C et D sont, au contraire, longues et constituent, chronologiquement, la plus grande partie de l'intermue, la période C étant une phase de stabilité, au cours de laquelle l'exosquelette poursuit toutefois son épaissement et la période D étant caractérisée par la formation progressive, sous l'ancien tégument, d'une nouvelle cuticule. La période D prépare donc la mue suivante et a été subdivisée en une série de stades morphologiques bien précis, surtout repérables au niveau des extrémités appendiculaires et de leurs plumes. Ces découvertes ont été progressivement étendues aux autres Crustacés (Charniaux-Legrand 1952, pour les Amphipodes ou Daguerra de Hureauux 1966, pour les Isopodes,

par exemple). Alors que, chez les Crustacés épigés, les durées des périodes C et D sont très voisines, Graf (1968) a montré que, chez un hypogé, comme *Niphargus virei*, la durée du stade D ne représente guère que 20% du total de l'intermue, la durée absolue de celle-ci étant, par ailleurs, beaucoup plus grande que chez des Amphipodes épigés de taille similaire.

En ce qui concerne les Sténaselles, ces Crustacés n'ont donné lieu qu'à quelques observations sommaires, par suite de l'insuffisance du matériel (qui est sacrifié) et de la durée énorme des intermues. Cependant, les quelques examens effectués (sur un petit nombre d'individus vivants et aussi sur des lots ayant été fixés antérieurement), donnent à penser que le stade D ne dure guère que 10 à 20%, au maximum, de l'intermue, au moins chez les adultes. La plus grande partie de l'intermue (au moins 80%), correspond à la période C, phase de stabilité tégumentaire, ce qui semble logique si l'on rappelle que ces intermues ont des durées totales de 9-12 mois.

Dans le cadre d'un travail de recherches parallèles à celui-ci, mon collègue J-P. Henry doit traiter de la biologie de plusieurs espèces d'Asellides souterrains (*Proasellus* du groupe *cavatius*). Un chapitre important y sera consacré à une étude précise du cycle d'intermue de ces Isopodes qui sont, comme les Sténaselles, caractérisés par un allongement important de la durée des intermues, par rapport aux épigés voisins systématiquement. Les subdivisions de la période D de l'intermue, observables chez les Asellules, sont en particulier reprises en détail. Il serait donc inopportun de développer davantage cette question ici-même, d'autant que les *Stenasellidae* ne renferment aucune espèce épigée, donc aucun terme de comparaison précise, comme ce sera le cas pour les *Proasellus*.

E. Mues, intermues et formes épizoïques des Sténaselles:

Les Sténaselles servent de support à divers organismes, tel *Choanophrya stenaselli* Matjašič, trouvé sur *St. v. hussoni* de nombreuses stations cavernicoles pyrénéennes. Les Acinétiens existent aussi sur d'autres espèces européennes. *St. hungaricus* (d'après Remy 1948) ou *St. brevilli*, de même que sur les *Metastenasellus* du Congo, comme j'ai pu le constater. Déjà Racovitza (1950) signalait que ces organismes épizoïques "Acinétiens et Bactériacées moniliformes", envahissaient le carapace de *St. virei* d'une manière extrêmement variable, selon les biotopes. En certains cas, il se produit une pullulation de Vorticellides sur le tégument d'individus élevés en eau stagnante. Il semble que l'on puisse imputer à une telle invasion la destruction d'un lot de plus de 50 *St. v. hussoni* du Bédat, mis en élevage à Moulis.

Lorsque les ovules pondus par une ♀ n'ont pas été fécondés, ils s'allèrent rapidement dans le marsupium. En une quinzaine de jours, ils sont envahis par un Champignon encore indéterminé et la cavité incubatrice finit par être occupée par un peloton dense de filaments mycéliens. Ceux-ci peuvent même déborder les oostégites et s'étendre aux régions pleurales du péréion. La mue suivante permet à la ♀ (ou à l'individu porteur, en général), de se débarrasser de ces organismes étrangers.

Lorsqu'elles sont nombreuses et se fixent, en particulier, sur les endopodites charnus, à rôle respiratoire, des pléopodes III, IV et V, ces formes épizoïques pourraient gêner les échanges avec le milieu (cf. p.102). Le développement de tels organismes demeure relativement lent à l'obscurité, dans les conditions du milieu naturel du Crustacé. Il n'en est plus de même lorsque *St. virei* est élevé en lumière intermittente ou continue. J'ai ainsi conservé, pendant 14 mois en lumière continue orangée de 90/95 lux (cf. p. 100) 5♂ + 5♀ de *St. v. hussoni*. Au cours de l'expérience, seule une ♀ est morte, ce qui est normal, compte-tenu du fait qu'il s'agissait d'adultes déjà âgés lors de la mise en élevage. La lumière par elle-même n'a pas eu d'influence néfaste sur leur vie, mais son action a eu des conséquences pour les Crustacés: au bout de quelques mois, des formes épizoïques inhabituelles (Protozoaires) et surtout des Algues vertes, ont envahi leur carapace. Ces derniers organismes s'y installent et pullulent rapidement. J'ai pu observer des Sténaselles totalement vertes, la teinte rose habituelle étant masquée par le développement de Chlorelles et d'Algues filamenteuses sur les boucliers tergaux. Les Algues semblaient se multiplier de préférence au niveau des pléopodes III, IV et V sans doute par suite du rejet continu de CO₂ respiratoire. Placés dans de telles conditions, les Asellides épigés (*A. aquaticus*, *P. coxalis*, *P. meridianus*) qui meurt tous les 20 jours environ, au lie de quelques 9-10 mois pour les Sténaselles, parviennent à se débarrasser des organismes épizoïques avant toute proliféra-

tion excessive. Mais, *St. virei*, dont le rythme des mues, extrêmement ralenti, n'est pas sensiblement modifié en milieu éclairé, se trouve gravement handicapé et incapable d'effectuer la régulation nécessaire. Dans ce domaine, comme ailleurs, on retrouve une raison du confinement de l'espèce souterraine aux biotopes obscurs: son inadaptabilité aux conditions du milieu épigé.

V - LONGEVITE DES STENASELLES:

La prodigieuse dilatation des périodes d'intermue des Sténaselles a pour conséquence directe un allongement considérable de la vie de ces Crustacés.

A. Généralités:

Les recherches faites sur le cycle vital d'Asellides paléarctiques épigés communs (*A. aquaticus* et *P. meridianus*), ont montré que ce cycle peut se dérouler au cours d'une seule année (Steel 1961). Toutefois, les générations nées en fin de saison hivernent et se reproduisent au printemps suivant. Bien que leur cycle biologique s'étende, dans ce cas, sur 2 années consécutives, leur longévité reste toujours inférieure à 24 mois. Ces observations furent confirmées par Balesdent (1964) et Andersson (1969) sur *A. aquaticus* et par Magnin et Leconte (1971) sur *Conasellus communis*. Les populations d'*A. aquaticus* et *P. meridianus* des environs de Dijon, que J-P Henry et moi-même avons pu observer pendant des années, obéissent à la même loi, avec un simple décalage de la période de reproduction, dû à la différence des climats.

B. Observations:

1. *Données bibliographiques*: Racovitza (1950) signale qu'il a conservé au laboratoire des *St. virei hussoni* de l'Estelas durant 20 jours et des *St. virei virei* de Padirac durant 80 jours. Husson (1957, 1959) a maintenu en parfait état pendant près de 2 ans des élevages de *St. virei hussoni* pyrénéens où il a pu observer la reproduction, sans qu'aucune mortalité anormale se manifeste. Compte tenu de la durée des intermue des adultes, il apparaît évident que ce temps était encore insuffisant pour évaluer la longévité des Sténaselles.

2. *Observations préliminaires*: Elles ont été consignées dans un article antérieur (Magniez 1971 b) et se résument ainsi:

a. Les premiers Sténaselles ont été mis en élevage entre l'automne 1960 et celui de 1961. A cette époque, seules des stations cavernicoles étaient connues, correspondant à la sous-espèce *St. virei hussoni*. Or, ces populations se sont révélées composées essentiellement d'adultes et de grands subadultes. Il était impossible de disposer de très jeunes Crustacés, originaires des biotopes naturels, pour étudier leur cycle vital. La durée de la première partie de ce cycle ne pouvait être estimée que sur des jeunes nés au laboratoire des premières ♀ ovigères capturées. Les adultes originaires du milieu naturel étant par ailleurs conservés en élevage, il devait être possible d'obtenir une estimation valable de la longévité de l'espèce, en juxtaposant les observations relatives à l'un et l'autre de ces deux lots.

b. Malheureusement, les obligations militaires interrompirent mes observations durant 18 mois, au cours desquels un pourcentage important des Isopodes en élevage se sont enfuis. Par la suite, celles-ci repriront régulièrement sur les individus d'origine, encore disponibles, et sur ceux capturés de mai 1963 à fin 1967.

c. Les jeunes *St. virei hussoni* nés à Moulis en automne 1961 sont les plus anciens exemplaires dont l'âge soit connu avec exactitude. Après 66 mois d'élevage (5 ans ½ d'existence, période intramarsupiale non comprise), les jeunes ♂ dépassaient de peu 4 mm et leurs pléopodes II n'avaient pas encore leur aspect adulte. Les jeunes ♀ atteignaient à peine 6 mm, pour les plus grandes. Aucune n'avait acquis d'oostégites, ce qui n'a rien d'étonnant, ces formations n'apparaissant que pour une taille de 7 mm environ, chez les ♀ du milieu naturel dans les mêmes stations (Racovitza 1950, Magniez 1968a).

d. Les *St. virei hussoni* récoltés adultes (taille minimale de 7 mm pour l'un et l'autre sexe, ♀ portant déjà des oostégites), ont été observés dans le courant de 1967. Un lot de Ste-Catherine était, à cette date, resté en élevage à Moulis durant 62 mois, sans qu'aucune mortalité anormale se soit manifestée.

Une ♀ d'un lot du Mont-de-Chac est devenue ovigère après 58 mois de captivité, ce qui représente une vie adulte de 73 mois, au minimum, (plus de 6 ans), en tenant compte de la durée totale de son intermède de reproduction en cours. D'autres ♀, mesurant 7-8 mm lors de leur capture, après avoir accompli un cycle de reproduction au laboratoire (15 mois environ), sont demeurées ensuite au repos génital pendant 3 ans. Examinées à l'occasion de leur dernière mue de repos sexuel, elles ont révélé, par transparence, une nouvelle poussée d'ovocytes dans leurs ovaires. A partir de la date d'observation, la maturation de ces ovocytes exige au moins une nouvelle intermède, au cours de laquelle doit s'achever leur croissance (9 mois minimum) et à laquelle doit succéder un second cycle de reproduction (au moins 15 mois), ce qui permet d'estimer la durée virtuelle minimale de vie adulte de ces ♀ à 75 mois. Cette valeur est donc du même ordre que celles trouvées précédemment (vie adulte d'environ 6 ans). Précisons de plus que, lors des observations de 1967, les spécimens considérés ne présentaient pas un aspect sénile et furent conservés ultérieurement.

e. En confrontant ces divers résultats, j'ai donné, à titre préliminaire (Magniez 1971b), une estimation de l'âge atteint par les *St. v. hussoni* récoltés adultes et conservés ensuite à Moulis. Les valeurs sont toutes supérieures à 10 ans pour les ♀ (atteignant 11 ans et 9 mois, dans les cas précités) et celles-ci, à l'issue de l'observation, ne dépassaient jamais 9 mm. Pour les ♂ conservés en même temps, auxquels les critères relatifs au cycle reproducteur ne peuvent s'appliquer, j'ai évalué leur âge également à 10 ans. Des ♀ géantes de *St. v. hussoni* (11-12 mm) ayant été capturées en août 1967 au Goueil-di-Her, j'ai été amené à leur attribuer au moins un cycle reproducteur supplémentaire, à la suite de l'examen de leurs oostigites (Magniez 1968a), c'est-à-dire 2-3 ans de plus qu'aux exemplaires ci-dessus (âge de 14-15 ans!).

3. *Observations ultérieures*: Poursuivies régulièrement depuis fin 1967, elles n'ont pas cessé de confirmer, de préciser et de généraliser la portée des premières observations. En effet, si au début de ces recherches, les individus des stations cavernicoles nord-pyrénéennes (*St. v. hussoni*) étaient seuls disponibles, j'ai pu, par la suite, étudier des *St. v. virei* de Padirac, puis, à partir de 1966, des *St. v. buchneri* de la Cueva de Cullalvera et enfin, à partir de 1968, les formes interstitielles *St. v. boui* et *St. v. virei*.

a. *St. virei hussoni*: Des individus-témoins, récoltés adultes, sont actuellement en élevage depuis 7,8 et même 9 ans. Une ♀ capturée ovigère au Mont-de-Chac, en septembre 1961, vit depuis 12 ans et 3 mois à Moulis (observation de décembre 1973).

Dans les élevages groupés, le recensement périodique de l'effectif donne une idée du rythme des disparitions. Les cas d'évasion mis à part, il ne semble pas que la longévité soit sensiblement écourtée dans ces conditions, pour peu que l'espace vital soit suffisant. Ainsi, sur un lot de 24 très grands individus du massif d'Arbas (♂ de plus de 8 mm et ♀ de plus de 9 mm), donc déjà très âgés lors de la capture, on note, au bout de 18 mois, la disparition d'un ♂ et de 2 ♀ seulement. Sur un lot de 16 ♂ et 67 ♀ récoltés adultes en 1966, au gouffre du Sauvageu, au bout de 36 mois, je n'avais pas encore constaté de mortalité et c'est seulement au bout de cette période que quelques ♀ ont commencé à se reproduire. Les grands élevages de ce type, provenant de stations populeuses, restent actuellement en observation. Dans ces conditions, il n'est pas absurde d'attribuer à *St. virei hussoni* une longévité de l'ordre d'une quinzaine d'années pour les ♀, et d'au moins 12 ans pour les ♂. Les données acquises sur l'évolution des populations cavernicoles confinées ayant été soumises à des prélèvements connus (Magniez 1973a) semblent en accord avec de telles durées.

b. *St. virei buchneri*: Une portée de jeunes nés au laboratoire, en décembre 1966 et l'évolution d'un élevage d'adultes, donnent à penser que la longévité de cette sous-espèce également cavernicole, est égale, sinon supérieure à celle de *St. v. hussoni*. C'est ainsi qu'un lot de 25 ♂ et 23 ♀, tous récoltés adultes le 6-4-1966, à la Cueva de Cullalvera, en comptait encore 43, après 36 mois d'élevage (2 ♂ et 3 ♀ manquaient alors, sans que l'on puisse dire si leur absence était due à la mort naturelle ou à une évasion). Durant ces 3 années, 2 ♀ seulement se sont reproduites et il a fallu attendre juillet 1971 pour découvrir une nouvelle ♀ ov. dans le lot. Un inventaire ultérieur, une dizaine d'années après la capture, sera fort intéressant à faire.

c. *Autres sous-espèces*: Mes observations sur des lots d'adultes des deux formes interstitielles *St. v. boui* et *St. v. virei* ont été faites pendant près de 6 ans (5 ans, 9 mois pour la première forme et 5 ans, 11 mois, pour la seconde). Comme les populations d'origine phréatique ne semblent

pas livrer de très grands individus, sauf peut-être au niveau des puits maçonnés, il est vraisemblable que la durée de vie normale de ces sous-espèces, au sein de leur milieu naturel, est sensiblement moins longue que celles des précédentes, tout en restant considérable.

d. *Autres espèces*: Les observations faites au sujet de la mue et de l'intermue (cf. p. 109), donnent à penser que la longévité de *St. brevili* doit être identique à celle de *St. v. hussoni*. Celle de *St. bailli*, forme géante, est certainement plus grande encore. Celle de *St. skopljensis thermalis*, forme de petite taille, est vraisemblablement inférieure à celle de *St. virei*, tout en restant de l'ordre d'une dizaine d'années.

C. Comparaison avec d'autres cavernicoles:

Ayant évoqué (cf. p. 118) la durée du cycle vital normal des *Asellidae* épigés communs en Europe (*A. aquaticus* ou *P. meridianus*), j'ai pu montrer que la longévité des *Stenasellidae*, celle de *St. virei* en particulier, est de 10 à 15 fois supérieure à celle d'un *Asellide* oculé de taille similaire (Magniez 1973 c). Cette observation est en accord avec l'affirmation de Vandel (1964), selon laquelle "d'une façon générale, la longévité des cavernicoles est supérieure à celle des épigés". Il convient pourtant de discuter ces résultats et d'en préciser la portée, afin de prévenir toute interprétation erronée. J'ai déjà indiqué (cf. première partie), que les *Stenasellidae* méritaient de constituer une famille indépendante de formes, toutes souterraines. La parenté de ce groupe avec les *Asellidae* vrais est extrêmement lâche et le choix des *Aselles* épigés cités plus haut, comme termes de comparaison, serait critiquable, s'il n'était le seul possible, dans l'état actuel de nos connaissances faunistiques (et peut-être aussi dans l'état actuel de la composition du sous-ordre des *Asellotes*!). Nous ne pouvons donc pas dire que la longévité s'est considérablement accrue chez les *Stenaselles*, lors de leur passage à la vie cavernicole, ne connaissant rien de celle de leurs ancêtres directs. D'autant que la longévité des lignées phréatiques est également très forte, mais simplement que cette longévité est exceptionnelle, pour des organismes de si petite taille, comparable à celle de grands Crustacés des eaux superficielles, de masse plus de mille fois plus importante (cas des *Ecrevisses*, cf. p. 115 et André 1960).

Les observations des prédécesseurs aboutissaient également à attribuer une longueur de vie exceptionnelle à certains cavernicoles. Citons le cas de *Caecosphaeroma burgundum* auquel Daam (1954), puis Husson (1959), attribuaient une longévité de 10 ans, durée qui doit certainement être majorée, si l'on se réfère aux observations de Marvillet (1970). De même, Ginot (1960) a pu démontrer que *Niphargus virei* vivait normalement au moins 6 ans. Quant aux Oniscoides, Verhoeff (1917, 1920), ayant montré que les grandes espèces vivaient 3 ans, Vandel (1925) ayant observé des durées de vie de 2 ans pour les petits Trichoniscides, il serait intéressant de recueillir des informations sur les grandes espèces primitives cavernicoles, possédant encore de mœurs aquatiques ou semi-aquatiques: *Cantabroniscus primitivus*, *Titanethes albus*, *Typhlotricholigioides aquaticus*, etc....

Par ailleurs, des données comparatives très précises sur l'allongement de la vie des cavernicoles par rapport aux épigés voisins, ont été ou seront fournies pour certains Crustacés. Rouch (1968) a montré que les Harpacticides hypogés vivent 2-3 ans, au lieu de quelques mois, pour les épigés (30-33 mois, pour *Antrocamptus catherinae*, contre 30-74 jours pour *Phyllognathopus viguieri*.) Mon collègue J-P. Henry, qui étudie la biologie des *Proasellus* souterrains du groupe *cavaticus* doit établir les mêmes comparaisons avec des espèces oculées de surface, appartenant au même genre (*P. coxalis*, *P. meridianus*).

VI - CONCLUSIONS:

Toutes les mues postmarsupiales des *Stenasellidae* sont, normalement, des mues isopodiennes en deux temps. L'exuviation de la partie postérieure du corps survient d'abord. Elle est suivie d'une période de latence, appelée parfois *intramue*, propre aux Isopodes. Le phénomène se termine par le rejet de l'exuvie de la partie antérieure du corps.

Si les rejets des demi-exuvies sont relativement rapides (quelques dizaines de minutes, en général), l'intramue est incomparablement plus longue que chez les Isopodes épigés. Chez les *St. virei* adultes, la mue dure au total 13-14 jours pour les ♂, 8-13 jours, en moyenne, pour les ♀ au repos sexuel. Les mues parturielles de ces dernières durent 14 jours en moyenne (12-16 jours) et leurs mues intermédiaires, postgestatives 10-11 jours. Mais, chez de grands adultes, présumés très âgés, la mue peut demander jusqu'à 16-21 jours.

La première mue postnarsupiale du jeune, qui survient environ 2 mois après sa libération, est la plus courte de toutes, mais demande néanmoins déjà 83h30 mn en moyenne.

La mue des Sténaselles (*St. virei hussoni*) demande donc environ 10 fois plus de temps que celle d'un Asellote épigé, à taille égale (*Asellus aquaticus*).

Les intermues des adultes sont extrêmement longues: 9-12 mois chez les ♂ ou les ♀ au repos sexuel, mais 15-16 mois et parfois jusqu'à 18 mois, pour les intermues de reproduction de celles-ci. Dans les mêmes conditions, les intermues homologues de l'épigé *A. aquaticus* sont 10, 15 et même 20 fois plus courtes. Des intermues très longues, annuelles ou quasi annuelles, étaient déjà connues chez le Sphéromien cavernicole *Caecosphaeroma burgundum*. La première internmue libre des jeunes *Stenasellus* dure déjà quelques 2 mois 1/2, au lieu de quelques jours seulement chez les Asellotes épigés.

En conséquence, la longévité des Sténaselles est considérable. Les observations réalisées, tant dans les biotopes cavernicoles que dans les élevages, tendent à prouver que la durée de vie des sous-espèces karstiques (*St. v. hussoni* et *St. v. buchneri*) atteint couramment une douzaine d'années pour les ♂ et au moins 15 ans pour les ♀. La longévité des espèces voisines *St. buili* et *St. breuillei* doit être au moins égale ou supérieure. On peut donc affirmer que la longévité naturelle des Sténaselles est 10-15 fois plus forte que celle d'une forme épigée de taille égale, appartenant au même sous-ordre (*A. aquaticus*). Le ralentissement des processus vitaux, qui affecte les organismes souterrains, apparaît parfaitement chez les Sténaselles, qu'ils soient d'origine karstique ou phréatique.

TROISIEME CHAPITRE

OBSERVATIONS SUR LE CYCLE BIOLOGIQUE
DE *STENASELLUS VIREI*

Ces observations ont été, pour la plupart, réalisées grâce aux élevages expérimentaux de la grotte-laboratoire de Moulis et du laboratoire de Biologie Animale et Générale de l'Université de Dijon. Nous envisagerons en premier lieu le cycle génital de la femelle adulte, avec des considérations sur sa périodicité, tant en milieu naturel qu'en élevage, puis le développement de l'organisme, où nous distinguerons les phases intramarsupiales des phases extramarsupiales ou libres.

I - CYCLE GENITAL ET PERIODICITE DE LA REPRODUCTION:

Les questions suivantes seront abordées successivement:

- Appareil génital, dimorphisme sexuel et intersexualité.
- Mue parturienne de la femelle et accouplement.
- Intermue de reproduction de la femelle.
- Périodicité de la reproduction.

A. Appareil génital, dimorphisme sexuel et intersexualité:

Une attention particulière sera apportée à certains caractères sexuels externes ♀, qui n'ont pas leur équivalent chez les Asellotes habituellement étudiés: oostégites des maxillipèdes, sutures tergaux du péréonite I, etc...

1. *Dimorphisme sexuel*: Chez la plupart des Isopodes, il est relativement facile de distinguer, de prime abord, une ♀ d'un ♂, les deux sexes différant souvent par plusieurs caractères qui portent sur le corps lui-même ou sur certains appendices.

a. *Corps*: Envisageons tout d'abord la taille. Chez de nombreux Isopodes, le ♂ est plus grand que la ♀: cas d'Asellides épigés, comme *Asellus aquaticus*. Pour cette espèce, Balesdent (1964) cite des différences de taille atteignant 3-5 mm, à l'avantage du ♂ et nous avons retrouvé ces différences dans les populations de Dijon. C'est aussi le cas des Sphéromiens. Chez *St. virei*, au contraire, le ♂ adulte est toujours plus petit que la ♀ au même stade. J'ai déjà mentionné les valeurs de 7-9 mm, pour les ♂ et de 8-11 mm, pour les ♀ (Magniez 1968a). Dans la sous-espèce *St. v. hussoni*, les tailles absolues atteintes par les adultes sont éminemment variables d'une station à l'autre, mais la différence entre les deux sexes demeure toujours présente. Dans la population naturelle du Goueil-di-Her (Magniez 1973a, fig. 1B et fig. 28B du présent travail), la moyenne pour les ♂ était de 8,04 mm (6-9,9 mm), tandis que celle des ♀ atteignait 9,66 mm (7,8-12,1 mm). Cette différence de taille se retrouve dans les quatre autres sous-espèces de *St. virei*, mais aussi chez d'autres *Stenasellus* (cf. première partie). La différence de taille existe aussi dans les genres exotiques de la famille: ainsi, chez *Mexistenasellus parzefalli* ou chez *Porostenasellus chappuisi*. Cette observation est importante, car elle est à relier aux particularités de l'accouplement et à l'écologie des Sténaselles (cf. première et seconde parties).

La ♀ adulte, en cours de gestation, montre un léger élargissement du péréon, principalement au droit des péréonites III et IV. Le phénomène est bien net chez *St. v. hussoni* (Magniez 1968a), mais beaucoup moins perceptible dans les autres sous-espèces ou chez *St. bulli*. Cette dilatation transversale du péréon de la ♀ ov. n'est toutefois jamais aussi importante que celle observée sur les *Asellidae* épigés, comme *A. aquaticus* (Balesdent 1964).

Chez *St. v. hussoni*, la teinte rose du corps, due aux pigments de l'hémolymphe (Magniez 1968a), est souvent, dans une population donnée, plus intense chez les ♂ que chez les ♀.

Parmi les différences d'aspect entre les deux sexes, une place particulière doit être accordée à un caractère découvert par Racovitza (1950), au niveau du péronite I. Chez les ♂ de tous âges, comme chez les ♀ juvéniles (♀⁰), le tergite du premier péronite libre est d'une seule venue, sans aucune suture visible. Racovitza avait observé que, chez les ♀ adultes qu'il avait à sa disposition, il existait, en surface du tergite du péronite I, deux sillons articulaires bien nets, séparant deux pièces triangulaires dans les angles antérieurs de la plaque tergale (Magniez 1968a, fig. 11) et pl. II/3 du présent travail). Lanza (1966) a représenté ces pièces sur l'habitus de la ♀ adulte de *St. partii*. J'ai pu observer cette particularité, non seulement dans les cinq sous-espèces de *St. virei* (Magniez 1968a), mais aussi chez d'autres espèces européennes (genre *Stenasellus*) et chez des espèces exotiques (*Mexistenasellus wilkensi*).

Ces pièces latérales du péronite I portant à leur face sternale le coxopodite du périopode I (pl. II/4), Racovitza leur avait attribué la valeur d'aires précoxopodiales. Sans vouloir discuter ici ce problème de morphologie, je signale qu'à ma connaissance, les *Stenasellidae* sont les seuls Isopodes à présenter une telle particularité.

Du point de vue biologique, ce caractère semble également fort intéressant. A la suite de l'examen de nombreuses ♀ de *St. v. hussoni*, j'ai pu établir que les sillons articulaires tergaux du péronite I apparaissent seulement lors de la première mue parturitive de la ♀ et qu'ils se maintiennent ensuite, sa vie durant, même pendant les intermues de repos génital. Ce caractère, si sa généralité se vérifie, permettrait donc de reconnaître une ♀ *nullipare* (mais déjà considérée comme adulte, car munie d'oostégites réduits), d'une ♀ qui s'est déjà reproduite.

b. *Appendices*: Nous envisagerons uniquement le cas des appendices autres que les pléopodes I et II ♂ (ces derniers, jouant un rôle actif dans la copulation, seront étudiés dans le paragraphe suivant). De même, l'étude des oostégites, dépendances des périopodes antérieurs et des maxillipèdes, sera faite plus loin.

Chez *St. virei*, ces appendices sont pratiquement identiques dans les deux sexes. Le périopode IV du ♂ n'est, ni raccourci, ni transformé en "crochet nuptial", comme c'est la règle chez les *Asellidae*. Cependant, dans certaines espèces exotiques, le périopode I du ♂ est, à taille égale, plus puissamment armé d'épines propodiales que celui de la ♀ (*Mexistenasellus parzefalli*), alors que chez d'autres (*Magniezia latcarpa*), ce sont les carpopodites des périopodes II à IV du ♂ qui sont plus robustes et mieux armés que ceux de la ♀ (Birstein 1972). Rappelons enfin que, chez *St. virei*, l'coxopodite du pléopode IV de la ♀ peut comporter davantage de soies plumées distales que celui du ♂ (sous-espèces *buchneri* et *hussoni* en particulier, Magniez 1968a), mais cette différence semble due simplement au fait que la ♀ atteint des tailles bien supérieures.

Chez la ♀ des *Stenasellidae*, le sternite du pléonite I est dépourvu d'appendices, sauf dans les rares cas d'intersexualité (Magniez 1963 et p. 129). Les appendices du pléonite II sont toujours des petites pièces triangulaires, sans rôle apparent, identiques, à la taille près, à celles que portent tous les jeunes quand le sexe n'est pas encore extérieurement discernable (cf. fig. 6A et 40H).

2. Caractères sexuels fonctionnels du mâle:

a. *Caractères sexuels externes*: Papilles génitales, pléopodes I et II.

a.1. Les orifices génitaux ♂ sont situés à l'extrémité d'une paire de longs processus tubulaires, à section légèrement ellipsoïdale. Comme pour les *Asellidae* (Balesdent 1964), il convient de nommer ces organes *papilles génitales* et non stylets copulateurs (Needham 1938) ou pénis (Racovitza 1920), car ils ne jouent aucun rôle dans la copulation proprement dite.

Chez les *Stenasellidae*, les papilles génitales sont plus longues que chez les *Asellidae*, car leur insertion est plus latérale. Elle se fait pratiquement sur l'angle interne du coxopodite du dernier périopode et non sur le sternite VII lui-même, comme c'est le cas des *Asellidae*, en particulier des formes américaines du genre *Lirceus* (Magniez 1968a). Celles de *St. v. hussoni* ont été décrites en détail par Racovitza (1950). Dans toutes les espèces examinées, l'extrémité de ces organes est terminée en biseau et a un diamètre tel qu'il leur permet de s'adapter à l'orifice proximal de l'organe copulateur situé du même côté du ♂ (second article de l'endopodite du pléopode II correspondant).

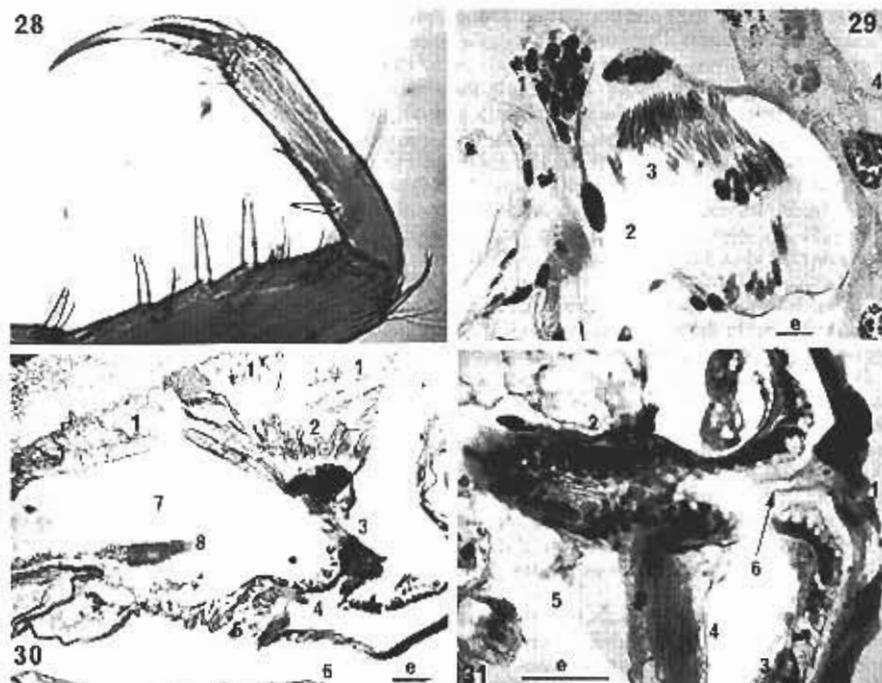


PLANCHE VIII

28. Extrémité d'un pérciopode III d'un *St. virei hussoni* ♂ de 7 mm en période d'intramue.

29. Coupe dans le pércionite VII d'un ♂ adulte de *Metastenasellus congolensis*: 1 = glande androgène; 2 = vésicule séminale (dilatation du canal déférent); 3 = faisceaux de spermatozoïdes; 4 = un caecum entérique. Face dorsale à gauche. e = 20 μ .

30. Coupe longitudinale dans le segment thoracique VI d'une ♀ de *St. virei buchneri* de 10,2 mm, en intermue parturiente: 1 = ovaire (vide); 2 = portion proximale évasée de l'oviducte, parois minces et plissées à ce stade; 3 = portion médiane de l'oviducte; 4 = portion distale ectodermique de l'oviducte; 5 = orifice génital très grand et entouré d'une plage de chitine mince et plissée; 6 = marsupium et un oostégite IV; 7 = cavité générale; 8 = muscle longitudinal sternal, e = 50 μ .

31. Coupe longitudinale dans le segment thoracique VI d'une ♀ adulte au repos génital, de 14,5 mm, de *St. huxleyi*: 1 = orifice génital en fente minuscule, non fonctionnel, entouré de cuticule épaisse; 2 = oviducte à parois épaisses et lumière très réduite; 3 = épiderme; 4 = muscle longitudinal sternal; 5 = cavité générale; 6 = invagination chitineuse dans la portion ectodermique de l'oviducte, e = 50 μ . Face ventrale à droite.

a2. *Pléopodes I*: Composés chacun d'un protopodite subquadrangulaire muni d'une forte musculature et d'une rame unique (exopodite) lamellaire, armée de tiges marginales, ils protègent au repos les pléopodes II en les recouvrant. Cette protection est totale, sauf pour le genre *Metastenasellus* (Magniez 1966a). Chez ces *Stenasellidae* d'Afrique centrale, l'endopodite des pléopodes II ♂ est très long et rigide. Au repos, il est porté contre la face sternale de l'opercule (exopodite du pléopode III), dirigé vers l'arrière et sa moitié distale reste à nu (Magniez 1966a). En érection, les pléopodes I peuvent tourner de plus de 90° autour de leur insertion. Ils sont alors pratiquement verticaux ou même un peu inclinés vers l'avant. Dans cette position, ils permettent de guider les papilles génitales vers le pléopode II correspondant. Lors de la copulation, ils semblent capables, grâce à leur forte musculature, de maintenir les périopodes IV et V de la ♀ à l'écart de l'orifice génital du côté intéressé (cf. p.135). La structure de ces appendices a été étudiée dans la description originale de chaque espèce.

a3. *Pléopodes II*: Leur structure a été étudiée en détail (Magniez 1966a, 1968a, Magniez et Henry 1969 et partie faunistique de ce travail), car c'est le plus important des critères utilisés dans les différentes diagnoses. Ces appendices biramés, fortement musclés, possèdent un endopodite biarticulé, porté replié sur lui-même au repos. Les articulations protopodite-premier article et premier-second articles, sont très mobiles (la microscopie électronique à balayage, cf. pl. III/6, rend facilement compte de l'existence, à ces niveaux, de larges plages ondulées de membrane articulaire), aussi, cette rame peut-elle s'allonger considérablement en se dépliant. En érection, l'article proximal joue le rôle d'un long manubrium pour le distal, qui est l'organe copulateur proprement dit. Il est très différent de celui des *Aselellidae* et beaucoup plus primitif. Il a la forme d'un entonnoir imparfait, construit par repliement d'un article initialement plan et foliacé, autour de sa nervure longitudinale médiale. Les stades intermédiaires de sa morphogénèse, chez le ♂ juvénile de *St. viriei* (cf. p.192), rendent bien compte de son architecture définitive. Les marges latérales se rejoignent, mais ne se soudent pas. L'orifice proximal, généralement grand, reçoit l'extrémité de la papille génitale située du même côté et collecte ainsi les faisceaux de spermatozoïdes émis par celle-ci. L'orifice distal, généralement plus petit, est diversement conformé selon les espèces, parfois armé d'épines (*St.* du groupe *brevili*) ou de denticules épicuticulaires (*St.* du groupe *viriei*), ou même d'un long pinceau de soies insérées intérieurement au conduit et dirigées distalement (*St. brevili* et *Mexistenasellus parzeffli*), (Magniez 1973b, fig. 2K,L). L'extrémité de cet organe vient s'adapter à l'orifice génital correspondant de la ♀, lors de la copulation. La face interne de l'infundibulum de l'organe copulateur est garnie, chez de nombreuses espèces, de rangées de courtes soies à direction distale (Magniez 1968a, fig. 3A,B,C). Leur rôle est peut-être de guider la progression des spermatozoïdes vers l'orifice efférent de l'organe copulateur, ou de s'opposer à leur reflux vers l'orifice afférent proximal.

b. *Appareil génital proprement dit*: Il possède, chez les Isopodes, une organisation très homogène, déjà décrite (Vandel 1925). Depuis, de nombreuses recherches ont été entreprises, sur l'anatomie de cet appareil, en vue notamment de localiser la glande androgène (Balesdent-Marquet en 1958, sur *A. aquaticus*; Juchault en 1966, sur 96 espèces d'Isopodes, entre autres). Chez *St. viriei*, dont l'appareil génital ♂ a été disséqué à de nombreuses reprises, en vue de réaliser des préparations extemporanées de plaques métaphasiques des divisions de maturation de la spermatogénèse, cet appareil est pair, comme chez les autres formes de l'ordre. De chaque côté du corps, trois utricules testiculaires très globuleux sont situés, respectivement, dans les régions tergaux des péréionites II, III et IV. Ils débouchent dans un conduit longitudinal tergal pair, dont le trajet a pu être suivi sur toute sa longueur, grâce à des coupes histologiques sérieuses (*St. viriei* et *St. hulli*). Chez *Stenasellus*, la partie antérieure de ce canal déférent, légèrement élargie, joue le rôle de vésicule séminale. Au cours de la mue, le tégument dorsal étant très transparent, les conduits génitaux des ♂ prêts à la reproduction, apparaissent très réfringents, par suite de la présence, dans leur lumière, de faisceaux de spermatozoïdes alignés parallèlement. La portion postérieure des canaux déférents se prolonge dorsalement jusqu'au niveau du péréionite VII, puis s'infléchit brusquement en direction latéro-ventrale, pour atteindre la base de la papille génitale située du même côté. La glande androgène de *St. viriei* a été observée en premier lieu par Juchault. Elle est étroitement localisée à la surface de la portion de canal déférent située dans le péréionite VII. Chez un *St. hulli* ♂ adulte de grande taille, elle se présente

sous forme de minuscules amas de quelques cellules, disséminés sur les canaux déférents, également dans le péréonite VII, mais seulement au niveau de leur partie terminale sternale, près des insertions des papilles génitales. Chez *Metastenasellus congolensis*, la portion distale des canaux déférents, au niveau du péréonite VII, est renflée en vésicule séminale (diamètre 100-150 μ au lieu de 40 μ ailleurs), où les spermatozoïdes sont stockés. La glande androgène forme un massif de 50 x 60 μ environ, situé sur la paroi dorsale de ces canaux déférents, tout près de la membrane articulaire unissant les tergites du péréonite VII et du pléonite I, en un point où chaque canal est encore dorsal par rapport au caecum entérique situé du même côté (pl. VIII, 29). Selon mon collègue F. Graf, que je remercie d'avoir bien voulu examiner ces coupes sériées, il existe aussi un amas de cellules glandulaires sur la paroi dorsale du canal déférent, au niveau du péréonite VI. Il faudrait capturer et réétudier cette très rare espèce congolaise pour savoir si, effectivement, elle possède une répartition segmentaire du tissu androgène, comme c'est le cas chez les Isopodes inférieurs aux Asellotes (Juchault 1966). Chez les σ de *St. virei* manifestant des vellétés d'accouplement, on peut voir des faisceaux de spermatozoïdes dépassant largement des orifices génitaux, au sommet des papilles génitales. Comme l'avait observé Racovitz (1950), les cellules génitales σ sont libérées par leur extrémité flagellaire.

3. Caractères sexuels fonctionnels de la femelle:

a. *Caractères externes*: Envisageons successivement l'aspect des orifices génitaux et les oostégites:

a1. *Orifices génitaux*: Il y en a toujours une paire, relativement éloignés l'un de l'autre et portés par le sternite du cinquième péréonite (sixième segment thoracique). Ils sont, en général, situés un peu en avant de la portion interne du copopodite V correspondant, mais cette position varie un peu dans les différents genres (Magniez 1972a, fig. 11 et 4G; fig. 34M du présent travail). Lors de la description des grandes espèces *Mexistenasellus parzeffii* et *M. wilkensi*, j'ai eu l'occasion de les situer pour ces formes. Ceux de *St. virei* ne sont bien visibles que lors de l'intermue de reproduction, par suite de la minceur et de la transparence de la cuticule sternale. En fixant une φ en cours de ponte, on peut avoir la chance d'observer un oeuf engagé dans l'un ou l'autre orifice. Celui-ci est alors circulaire et ses lèvres, légèrement extravasées et formées d'une cuticule souple, forment une sorte de court tube, qui s'oriente en direction de l'avant, c'est-à-dire vers la cavité incubatrice. Au cours de ce passage, l'oeuf s'allonge, car son diamètre est supérieur à celui de l'orifice génital. Sur une φ de *St. v. huysoni* de 9 mm, prête à pondre, ce sont deux fentes, orientées presque longitudinalement, d'environ 180-190 μ de long. Ces fentes sont arquées et laèvre externe est légèrement convexe, tandis que l'interne est concave. Je n'ai pas observé d'ornementation cuticulaire, comme chez *A. aquaticus* (Balesdent 1964, p. 46).

Après examen externe des Sténaselles φ , la question se pose de savoir si les orifices génitaux sont ouverts ou non, en dehors des phases de reproduction. Chez les φ subadultes, donc encore nullipares, l'orifice génital n'est pas ouvert et la cuticule est continue en ce point. Chez les adultes en repos sexuel (φ 1), la position des orifices génitaux, difficiles à repérer, se signale, de chaque côté, par un léger épaissement cuticulaire grossièrement ovale, de 50-60 μ de grand axe longitudinal. Au centre de cette zone, une fente étroite semble représenter l'orifice. Des coupes longitudinales sériées, sur une φ 1 de *St. huili*, montrent, à l'évidence, que les orifices génitaux sont totalement clos lors de cette période de repos sexuel. Une courte invagination cuticulaire, qui correspond aux lèvres de l'orifice, se termine en cul-de-sac, dans la partie distale de l'oviducte, si bien que celui-ci ne s'ouvre pas à l'extérieur. Une observation de cet ordre avait été faite sur *Porcellio*, par Vandel (1925). Le cas de *St. virei* semble identique à celui de *St. huili*. Il est donc intéressant de constater que toute fécondation serait alors impossible avant le début de la mue parturienne. Par contre, chez la φ prête à pondre, les coupes sériées montrent que l'orifice génital est grand et entouré d'une vaste plage où la cuticule est mince et fortement gauffrée, ce qui est l'indice d'une grande élasticité. Chez la φ 1, au contraire, au voisinage de la fente minuscule indiquant l'emplacement de l'orifice génital, la cuticule reste plane, d'épaisseur et d'aspect normaux (pl. VIII, 30, 31).

a2. *Oostégites*: Chez les Sténasellides, ils sont portés par les maxillipèdes et les quatre premiers péréonites libres. Il n'en existe jamais en arrière du péréonite IV, comme on le constate parfois dans d'autres groupes d'isopodes. Après leur apparition, ces organes sont permanents chez la φ adulte. Toutefois, leur aspect diffère selon l'état de la φ : forme non fonctionnelle de petites

languettes non jointives, lors des intermues de repos génital (Magniez 1968a, fig. 2F,G,H; fig. 31H du présent travail) et forme fonctionnelle, donnant la poche incubatrice, caractéristique des intermues de reproduction (fig. 32I,J,K).

Conditions de l'apparition des oostégites: On sait que les oostégites sont totalement absents chez les jeunes ♀. Chez *A. aquaticus*, ils apparaissent, sous la forme non-fonctionnelle, pour une taille de 3,5-5 mm environ (Balesdent 1964, p. 53). La constance de ce phénomène a permis à Balesdent (1964, p. 68), de définir une *période prépubérale femelle*, comprise entre le début de l'apparition de ces organes et la mue qui les rend fonctionnels pour la première fois.

Les observations relatives à *St. virei* ou aux autres Sténasellides sont quelque peu différentes: — L'apparition des oostégites est exceptionnellement tardive: sur de nombreuses ♀, capturées juvéniles et élevées au laboratoire (*St. v. hussoni* en général), ces organes apparaissent pour une taille moyenne de 6,8 mm, pour les ♀ du Mont-de-Chac, de 7,1 mm, pour celles du Lespiouge, de 7,3 mm, pour celles du Bédat et du Sauvajou. L'examen des lots capturés dans la nature confirme ces résultats. Dans ces lots, les ♀ de taille inférieure aux moyennes ci-dessus sont très généralement dépourvues d'oostégites. Dans de très rares cas, cette apparition est plus précoce. Citons notamment 3 ♀ de 4-4,5 mm, d'origine interstitielle (*St. v. hussoni* des graviers du Goueil-di-Her), déjà pourvues de leurs oostégites. Pour cette dernière station, l'apparition des oostégites est pourtant particulièrement tardive, puisque la taille moyenne d'un lot de 23 ♀ est de 7,54 mm. Les plus grandes ♀ d'aspect juvénile de ce lot atteignent 9 et 9,6 mm, alors que la taille maximale des ♀ y est de 12 mm environ (Magniez 1968a, 1973a). On peut donc faire ici deux remarques: d'une part, la taille pour laquelle se forment les oostégites paraît très constante, dans certaines populations (Mont-de-Chac), mais beaucoup plus variable dans d'autres (Goueil-di-Her) et, d'autre part, cette apparition est pratiquement toujours extrêmement tardive, les ♀ ne formant des oostégites que lorsqu'elles ont atteint une taille élevée (souvent les 2/3 de la taille maximale de l'espèce, parfois plus).

— Bien que fort peu d'individus aient pu être élevés au laboratoire depuis leur naissance jusqu'à la puberté, de nombreux ont été suivis durant plusieurs années de leur période juvénile. Il est ainsi possible d'affirmer que les oostégites n'apparaissent qu'à un âge avancé, sur des individus de quelques 7 ans, parfois plus (10 ans !). La phase juvénile est très longue, en conformité avec ce qui a été observé sur la longévité totale des Sténaselles.

— Les oostégites apparaissent avec une taille peu différente de ce qu'elle sera chez l'adulte: il n'y a pas de période de croissance progressive de leur longueur, couvrant plusieurs intermues, comme cela existe chez les Aselles.

— En corrélation avec cette observation, il faut ajouter que les oostégites peuvent apparaître d'emblée *sous leur forme fonctionnelle*, c'est-à-dire qu'une ♀ sans oostégites, d'aspect juvénile (♀⁰), mais dont la taille est élevée, peut subir une mue partielle qui forme directement une poche incubatrice. Ce phénomène sera évoqué plus loin. En élevage, il est apparu qu'environ 10% des ♀⁰ (*St. v. hussoni* du Mont-de-Chac), acquéraient directement des oostégites fonctionnels, tandis que les autres les formaient à l'état réduit. La période de prépuberté, définie chez les Aselles, peut donc ici être nulle, ce qui compense très partiellement le caractère extrêmement tardif de la puberté.

— Normalement, tous les oostégites apparaissent simultanément, au cours de la même mue. Toutefois, chez de rares individus, les oostégites non fonctionnels se forment en deux fois. Il peut y avoir une première poussée incomplète, soit symétrique (oostégites sur P₃, par exemple), soit asymétrique (oostégites sur P₂+P₃+P₄ gauches, par exemple). Dans ces cas, la mue suivante (6-8 mois plus tard), amène une régulation complète du lot d'oostégites. Je n'ai jamais observé d'absence de l'une ou l'autre de ces pièces, lorsque leur apparition se fait sous la forme fonctionnelle et la poche incubatrice est toujours complète.

Oostégites des maxillipèdes: On sait que le maxillipède des *Asellidae* est muni d'un vaste épipodite subquadrangulaire induré, armé de soies marginales (fig. 2A). Cette production coxopodiale est présente chez tous les individus, quels que soient leur âge et leur état, et pratiquement identique chez les ♂ et les ♀. Le maxillipède des *Stenasellidae* est totalement dépourvu de cette formation (fig. 2B) et son aspect rappelle plutôt celui de l'appendice de certains Cirrariens, des Sphéromiens ou des *Microcerberidae*. La constance de ce caractère a été utilisée pour distinguer les deux familles d'*Aselloidea* (cf. partie faunistique du présent travail).

Chez les Asellides, le maxillipède de la ♀ adulte porte, en plus, un petit lobe coxopodial interne qui, lors de la mue parturienne, se développe en une palette plane, munie de soies plumeuses à direction caudale ("Wasserstrudelapparat" ou "Putzapparat", des auteurs de langue allemande, cf. Gravier 1931, p. 345 et suiv., et Balesdent 1964, p. 52; fig. 2A). Chez *St. virei* et la plupart des Sténasellides, ce petit lobe charnu et muni d'un muscle moteur donne, lors de la mue de reproduction de la ♀, non pas un "Wasserstrudelapparat", mais un véritable oostégite glabre, de grande surface et identique d'aspect à ceux des périopodes I-IV, quoique de taille moindre (cf. Racovitza 1924, p. 84 et fig. 2B et 31G). J'ai même observé (Magniez 1973b, fig. 1D), que la ♀ de l'espèce américaine *Mexistenasellus parzeffali* porte, lors de l'intermue parturienne, deux lamelles à allure d'oostégite, sur chaque maxillipède: l'interne, identique et homologue de celle de *St. virei*, plus une lamelle portée par la marge externe du coxopodite, glabre comme l'interne. Ces deux formations temporaires sont très réduites sur la ♀ au repos génital (Magniez 1973b, fig. 1C). De telles formations temporaires existent chez certains Cirolanides et surtout chez les Sphéroniens cavernicoles, comme *Caecosphaeroma burgundum*, selon Husson et Daum (1953). Par ces caractères sexuels temporaires ♀, les Sténasellides se rapprochent plus des Isopodes primitifs, comme les Flabellifères, que des autres Asellotes.

b. *Appareil génital.* Chaque ovaire possède une paroi propre, en continuité avec celle de l'oviducte et s'étend sur toute la longueur du thorax, débordant même dans le pléonite I à maturité. Son diamètre est très variable, selon l'état de la ♀. Au maximum de développement, les deux caecums entériques et l'intestin sont complètement refoulés en position ventrale. Une zone germigène existe le long de la génératrice externe de l'ovaire. Peu de temps avant la ponte, les deux ovaires offrent l'aspect de cylindres volumineux. Les ovocytes mûrs, en forme de disques épais, pressés les uns contre les autres, sont disposés sur une seule rangée dans les portions antérieure et postérieure de l'ovaire, mais sur deux rangées en quinconce dans la partie médiane, de diamètre plus grand. Après la ponte, les ovaires, presque totalement vidés de leur contenu, sont refoulés dorsalement par l'intestin et les caecums entériques, leurs parois dorsale et ventrale entrant presque en contact.

Les oviductes, courts, partent de la partie latéro-externe de l'ovaire correspondant, en formant un large entonnoir proximal, aplati dorso-ventralement. Chacun contourne par l'extérieur le caecum entérique ainsi que les muscles longitudinaux sternaux du péronite V, pour arriver à l'orifice génital situé du même côté. Leur aspect est très différent chez la ♀ au repos génital et chez celle en cours de reproduction. Dans le premier cas, ce sont des conduits de faible diamètre (80 μ environ, chez *St. builti*, une cinquantaine de μ seulement chez *St. virei*), dont la lumière est très réduite (moins de 20 μ , dans la grande espèce). La paroi est alors très épaisse, formée de cellules prismatiques très hautes, aux noyaux ovoïdes volumineux. Après la ponte, l'oviducte est un conduit beaucoup plus rectiligne, par refoulement du caecum entérique. Ses parois sont minces et plissées et sa lumière est beaucoup plus grande. A ce stade, il semble qu'un bouchon cellulaire en assure l'obturation dans la région médiane. Il conserve cet aspect durant toute l'intermue de reproduction et l'on ne trouve alors que de très petits ovocytes dans l'ovaire.

4. *Intersexualité.*

a. *Généralités.* Chez les Isopodes, certains groupes montrent des cas d'hermaphroditisme fonctionnel. Suivant Juchault (1966), plusieurs modalités sont à considérer: hermaphroditisme protérandrique des Isopodes parasites, hermaphroditisme protérandrique, puis simultané des Oniscoïdes *Rhyssotidae* et enfin hermaphroditisme protérogynique des Anthurides (*Cyathura carinata*). Chez les Asellotes, les sexes sont séparés et facilement reconnaissables, les caractères sexuels externes étant très marqués. Chez les *Aselloidea* (*Asellidae* + *Stenasellidae*), en particulier, les pléopodes I et II, ayant subi une évolution et une spécialisation extrêmement poussées, ont perdu toute fonction opératoire ou branchiale. Leur taille s'est beaucoup réduite et ils ne conservent plus qu'un rôle purement sexuel, au moins chez le ♂.

b. *Rappel.* Les Sténasellides possèdent un pléon d'aspect très particulier: le pléotelson est précédé de deux segments libres (pléonites I et II) remarquablement bien développés, contrairement à ce que l'on observe chez les Asellides (fig. 3A,B). Les jeunes Sténaselles, dès leur naissance, montrent tous cet aspect. Lors de leurs premiers stades (cf. p. 179), ils sont tous semblables: le pléonite I ne porte pas d'appendices, tandis que le pléonite II porte une paire de petites pièces triangulaires qui ont exactement la forme des futurs pléopodes II de la ♀ adulte.

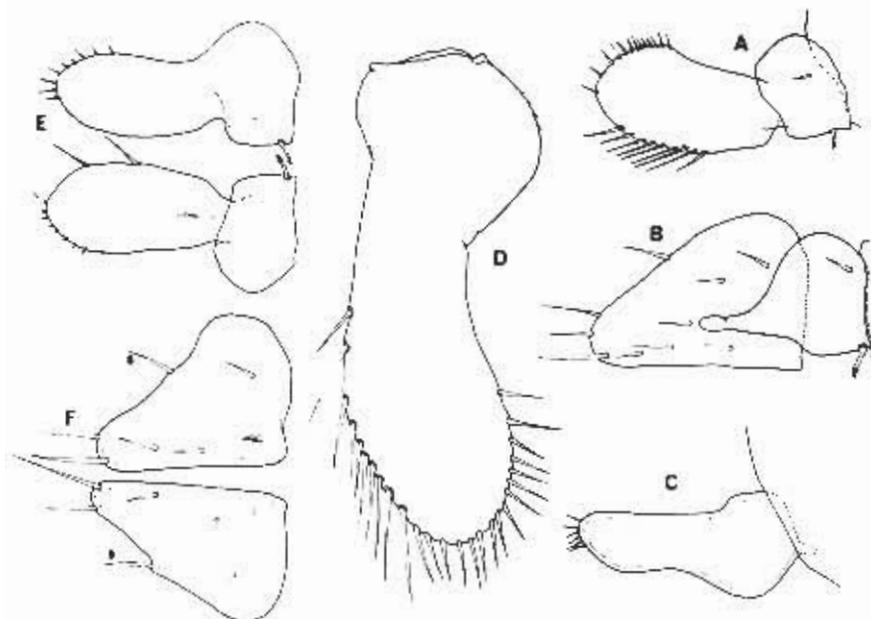


FIGURE 30
Pseudohermaphroditisme masculin externe chez *St. virei*:

A. Pléopode I droit, face sternale ($L = 780 \mu$), d'un ♂ adulte de *St. v. hussoni* de 7,5 mm, du Mont-de-Chac. La musculature n'a pas été figurée (cf. fig. 4A et Magniez 1968a, fig. 3D).

B. Cas d'une ♀ adulte de 9 mm (*St. v. hussoni* de Moulis, cf. texte § c3/3). Les pléopodes II ($L = 625 \mu$) sont normaux: seul le droit a été figuré en vue sternale. Il existe de plus un seul pléopode I, à droite, dont le protopodite porte un crochet rétinaculaire bien développé, mais sans utilité, faute de symétrie. Un minuscule exopodite distal glabre existe. ($L = 510 \mu$).

C. Cas d'une ♀ adulte de 9,85 mm (*St. v. hussoni* du Mont-de-Chac, cf. texte § c3/5 et Magniez 1963, fig. 1C et 3G). Les pléopodes II sont normaux. Le sternite du pléonite I porte un seul pléopode de type ♂ imparfait, à droite. Ni rétinacle, ni articulation protopodio-exopodiale, mais un petit groupe de soies exopodiales distales. ($L = 630 \mu$).

D. Cas d'une ♀ adulte de 9,2 mm (*St. v. hussoni* du Goueil-di-Her, cf. texte § c3/4). Les pléopodes II sont normaux. Il existe un seul pléopode I, de grande taille ($L = 720 \mu$), à gauche. dépourvu de rétinacle et d'articulation. Par contre, les muscels sont totalement développés et l'armature de soies exopodiales est encore plus importante que chez un ♂, tant sur la marge distale que sur l'interne.

E. Cas d'une ♀ adulte de 9 mm (*St. v. hussoni* de Moulis, cf. texte § c5). Les pléopodes I de type ♂ sont pratiquement symétriques et presque parfaits (l'appendice droit manque toutefois d'articulation et de soies exopodiales marginales internes). ($L = 730$ et 765μ).

F. Pléopodes II de la même ♀. On remarque une protubérance sur la marge externe, au niveau de la soie exopodiale (s), rappelant le premier stade de la morphogenèse normale du ♂ juvénile (cf. fig. 44 I.J.), ($L = 610$ et 620μ).

Comme par ailleurs, les caractères sexuels externes n'apparaissent que beaucoup plus tard (1), (torifères génitaux ♂ ou ♀, oostégites), on peut dire que les jeunes ont tous un aspect ♀, comme l'écrivait Racovitza (1950, p. 57). Lors de la croissance, la transformation d'un jeune en une ♀ adulte se fera d'une manière extrêmement simple: le pléonite I restera dépourvu d'appendices, tandis que les pléopodes II se contenteront de croître, proportionnellement à la croissance générale du corps, gardant leur aspect de petites lamelles triangulaires (cf. p. 188). Lors de la croissance du futur ♂, au contraire, des phénomènes de morphogénèse très importants vont se produire au niveau des pléonites I et II: le sternite du pléonite I (initialement nu), va bourgeonner progressivement des pléopodes I (fig. 44); les pléopodes II, initialement triangulaires, de type ♀, vont, au cours de mues successives, se modifier peu à peu, pour donner des appendices biramés, dont l'endopodite se conforme en organe copulateur (fig. 45); (dans le même temps, des papilles génitales bourgeonnent sur les coxopodites du péronite VII, cf. p. 192).

Dans tous les cas, les *St. virei* qui montrent un aspect externe intersexué plus ou moins marqué sont des ♀ subadultes ou surtout adultes, de taille importante. Le phénomène a d'abord été signalé par Racovitza (1920) sur *St. virei* et soupçonné par Chappuis (1951), sur *Aetastenasellus congolensis*. Par la suite, j'en ai cité plusieurs exemples chez *St. v. hussoni* (Magniez 1963, 1969b).

c. *Intersexués observés*: De 1961 à 1972, j'ai rencontré 14 individus présentant des signes d'intersexualité; ils sont décrits ci-dessous, en les regroupant selon leurs affinités:

c1. Une ♀ adulte de 9,2 mm, de l'Estelas, munie d'oostégites de repos génital normaux, possédant de petits ovocytes: le coxopodite du périopode VII gauche porte une papille génitale de longueur presque normale. Le coxopodite droit ne porte rien.

c2. Une ♀ adulte de 8,5 mm, de l'Estelas, munie d'un marsupium et parfaitement normale par ailleurs, porte un pléopode II droit bifurqué dont l'aspect simule un stade précoce de la morphogénèse du pléopode II biramé du ♂ (Magniez 1969b, fig. 1E).

c3. Sur 5 individus différents, parfaitement normaux par ailleurs, on voit apparaître unilatéralement, sur le sternite du pléonite I, un appendice dont l'aspect rappelle celui d'un pléopode I ♂:

c3/1. Sur une ♀⁰ de 5,5 mm, de la grotte de l'Eglise (Bas-Nistos), présence d'un petit pléopode I droit.

c3/2. Sur une ♀⁰ de 7,2 mm, du Mont-de-Chac, existence d'un pléopode I gauche, plus développé que dans le cas précédent, mais sans limite articulaire entre les aires protopodiale et exopodiale.

c3/3. Sur une ♀¹ de 9 mm, de Moulis, présence d'un pléopode I droit. Le protopodite est bien développé et porte un crochet rétinaculaire. Un sillon incomplet le sépare d'un petit exopodite distal (fig. 30B).

c3/4. Sur une ♀¹ de 9,2 mm, du Goueil-d'Her, existence d'un pléopode I gauche de grande taille, muni de muscles et de soies marginales exopodiales. Il diffère de l'appendice du ♂ par l'absence d'articulation protopodio-exopodiale (fig. 30D).

c3/5. Enfin, sur une ♀² de 9,85 mm, du Mont-de-Chac, présence d'un pléopode I droit bien conformé, muni de soies exopodiales, mais sans articulation (fig. 30C).

1. On sait que les ♀ des Asellotes portent une paire de pléopodes de moins que les ♂. Comme les quatre paires postérieures sont identiques dans les deux sexes (appendices des pléonites III, IV, V et uropodes), on a longtemps discuté pour savoir quelle paire d'appendices avait disparu chez la ♀ (pléopodes du pléonite I ou du pléonite II ?). Comme ces deux pléonites sont, chez tous les Asellotes modernes, très réduits, la réponse était difficile et les avis partagés. Hansen (*in litt.*, 1907) et Racovitza (1920) montrèrent sur le pléonite I des Aselloles ♀ est dépourvu d'appendices et que les petits pléopodes situés en avant des pléopodes III, sont bien des pléopodes II. Ce fait est, comme le remarquait Racovitza, particulièrement net chez les Sténasellides, dont les pléonites I et II sont très grands. Un simple examen microscopique permet de situer, sans erreur possible, l'insertion de ces lamelles sur le sternite du pléonite II. Cependant, dans certaines publications relativement récentes, on parle encore de "pléopodes I de la ♀", faute d'utiliser une nomenclature morphologique valable pour les deux sexes, au lieu d'une simple désignation énumérative.

c4. Sur 5 ♀ adultes, de forte taille, parfaitement normales par ailleurs, il apparaît, sur le sternite du pléonite I, une paire d'appendices symétriques ou presque, dont l'aspect est celui des pléopodes I du ♂, à différents stades de leur évolution:

c4/1. Une ♀ de 7,7 mm, du Mont-de-Chac, capturée en septembre 1961, possédait des meignons de pléopodes I. Elle s'est reproduite normalement en 1963/64. Au cours de ses mues successives, la taille des pléopodes I s'est accrue progressivement et ils ont acquis des soies et un rétinaele. De petits ovocytes étaient visibles dans les ovaires. La ♀ est morte en mai 1968, après 6 ans et 8 mois d'élevage, sans que d'autres caractères ♂ se soient manifestés.

c4/2. Une ♀ de 8 mm, à oostégites de repos génital et ovaires contenant de petits ovocytes se trouvait dans un lot de *St. v. hussoni* du Mont-de-Chac, mis en alcool dès la capture. Le sternite du pléonite I portait deux petits appendices de type ♂, semblables à ceux de la ♀ précédente.

c4/3. Une ♀ de 8,5 mm, à oostégites de repos génital, du Mont-de-Chac, était munie de deux pléopodes I de type ♂, mais dépourvus de rétinaele et sans articulation protopodio-exopodiale. Les soies marginales exopodiales étaient déjà bien développées (Magniez 1963, fig. 3D).

c4/4. Une ♀ de 8,5 mm, de même type et de même provenance que la précédente, portait également deux pléopodes I ♂ bien formés, munis de soies et d'un rétinaele unilatéral, mais ces appendices étaient unarticulés. Après fixation, les coupes ont montré de très gros ovocytes, en cours de vitellogenèse, dans les ovaires.

c4/5. Une ♀ de 10,25 mm, du Mont-de-Chac, provenant d'un lot conservé en alcool depuis une dizaine d'années, portait deux petits pléopodes I encore démunis de soies. Ce cas est intéressant, car la ♀ avait été fixée juste après la mue parturienne: la poche incubatrice venait de se former normalement et les ovaires étaient remplis d'énormes ovules, prêts à la ponte.

Ces différents cas, plus particulièrement le premier et le dernier, montrent que l'apparition des caractères sexuels externes de type ♂ chez ces *St. v. hussoni* ♀ adultes n'est, en aucune façon, incompatible avec une reproduction normale, les caractères sexuels ♀ temporaires, liés à la mue parturienne, continuant de se manifester normalement.

c5. Une ♀ de 9 mm, de Moulis, portait 2 pléopodes I de type ♂ presque parfait (présence de soies et de rétinaele bilatéralement); toutefois, l'appendice droit restait dépourvu d'articulation protopodio-exopodiale, tandis que le gauche en était muni. De plus, les pléopodes II montraient une marge latérale avec une encoche bien nette, portant la soie exopodiale (s), (fig. 30E,F), ce qui reproduit le premier stade de la morphogenèse du pléopode II ♂ à partir du pléopode II de type ♀, des jeunes à destinée mâle (comparer les fig. 30F et 44I,J).

c6. Enfin, le cas le plus évolué est celui d'une vieille ♀ de 10,75 mm, provenant du Bédat. Les oostégites sont au stade de repos génital. Les pléopodes II étant encore de conformation juvénile. Le péréionite VII porte deux papilles génitales de longueur presque normale. En coupe, on n'aperçoit pas de canaux déférents, mais les ovaires de très faible diamètre et à tunique épaisse ne contiennent plus aucun ovocyte alors que les oviductes existent normalement.

c7. *Conclusion:* Ces exemples montrent que les cas d'intersexualité atteignant les Sténasellides, *St. virei* hussoni en particulier, concernent des ♀ adultes, rarement de grandes subadultes. Le plus souvent, ce sont des individus âgés et de grande taille. Leur aptitude à se reproduire normalement, en tant que ♀, ne semble pas affectée. L'aspect intersexué se manifeste par l'apparition d'appendices de type ♂ au pléonite I, qui normalement n'existent pas chez la ♀. Il peut être plus accentué chez quelques individus (apparition de papilles génitales sur le péréionite VII, transformation des pléopodes II). Les appendices qui se forment sur ces ♀ rappellent les stades juvéniles intermédiaires que l'on observe normalement, sur les petits individus en voie de différenciation externe dans le sens ♂.

Un tel type d'anomalie, qui atteint également d'autres Isopodes, a pu être qualifié de *pseudohermaphrodisme masculin externe* (Luchault 1966).

B. Mue parturienne et accouplement chez *St. virei*:

1. Occurrence de la mue parturienne:

a. *Rappel:* J'ai indiqué précédemment que les mues observées dans la nature, lors de visites aux stations cavernicoles de *St. v. hussoni*, concernaient, soit des ♂, soit des ♀

effectuant une mue ordinaire de croissance, en période de repos génital. Pour étudier la mue parturielle, il a fallu avoir recours aux ♀ placées en élevage. Il n'est d'ailleurs pas possible, par le simple examen à l'œil nu, de prévoir qu'une ♀, qui entre en période de mue (perte de la demi-exuvie postérieure), va effectivement se reproduire. Il faut suivre l'évolution des mues subies par chaque ♀ et observer le comportement de chacune d'elles.

b. *Aptitude des femelles à subir une mue parturielle*: Les lots d'origine naturelle comprennent des Sténaselles ♀ d'aspects différents. Si l'on élimine les individus de petite taille, immatures, ainsi que les ovigères (♀ ov.), il reste (cf. p. 89) trois catégories de ♀: les ♀ de taille importante (6,5-7,5 mm, en général), encore dépourvues d'oostégites, que nous avons dénommées ♀⁰; les ♀ munies d'oostégites de petite taille, non fonctionnels (♀¹) et enfin les ♀ munies d'une poche incubatrice vide (♀²). Dès le début de ce travail, et pour tenir compte des indications données par Monsieur le Professeur Husson, j'ai pris soin de réaliser des élevages comprenant des ♂ adultes et des ♀ appartenant respectivement à chacune des trois catégories ci-dessus. Un prélèvement moyen au Mont-de-Chac (par exemple celui du 8-08-1967: 60 ♂, 8 ♀⁰, 22 ♀¹, 6 ♀²), permet d'effectuer simultanément ces trois essais. Les résultats ont été les suivants:

b1. Lots comprenant des ♂ et de grande ♀ sans oostégites (♀⁰), dont on peut présumer que la puberté est très proche: selon les cas, ces ♀⁰ effectuent, soit une mue juvénile (pas de formation d'oostégites, simple accroissement de taille), soit une mue faisant apparaître les oostégites. Dans ce dernier cas, il faut distinguer deux possibilités: dans environ 9 cas sur 10 (pour les ♀⁰ du Mont-de-Chac), les oostégites apparaissent sous la forme *non fonctionnelle* (le plus souvent en nombre complet), mais dans 1 cas sur 10, la mue qui survient forme des *oostégites fonctionnels* donnant une poche incubatrice typique. En présence des ♂, la reproduction peut effectivement avoir lieu immédiatement.

b2. Lots comprenant des ♂ et des ♀¹: selon les cas, la première mue des ♀ est, soit une mue normale, la ♀ conservant ses oostégites réduits, soit une mue parturielle, suivie de ponte. Les proportions de ces deux éventualités sont très variables, suivant l'origine des individus, mais il n'y a guère qu'un cas sur 5 de mue parturielle, parfois beaucoup moins.

b3. Lots comprenant des ♂ et des ♀²: j'y ai toujours observé que la première mue effectuée par les ♀ ramène les oostégites à l'état non fonctionnel (mue régressive, dite "intermédiaire", supprimant le marsupium). Avec de tels lots, aucune reproduction ne peut être obtenue avant une longue période de repos, pouvant durer des années, bien que des ♂ pubères soient présents.

Ainsi, dans un lot de ♀ provenant d'un biotope naturel, seules certaines d'entre elles sont aptes à se reproduire dans un délai raisonnable (dans le courant de l'année suivant la mise en élevage). Cette constatation a son importance et sera discutée par la suite.

b4. *Remarque*: La mue parturielle pouvant atteindre des ♀ dont l'aspect externe antérieur est différent (♀⁰ ou ♀¹), on peut se demander si la présence des ♂ n'est pas plus ou moins responsable de l'occurrence de ce type de mue. Dans ce but, j'ai réalisé, parallèlement aux précédents, des élevages comprenant uniquement des ♀ toutes au même stade, soit ♀⁰ soit ♀¹:

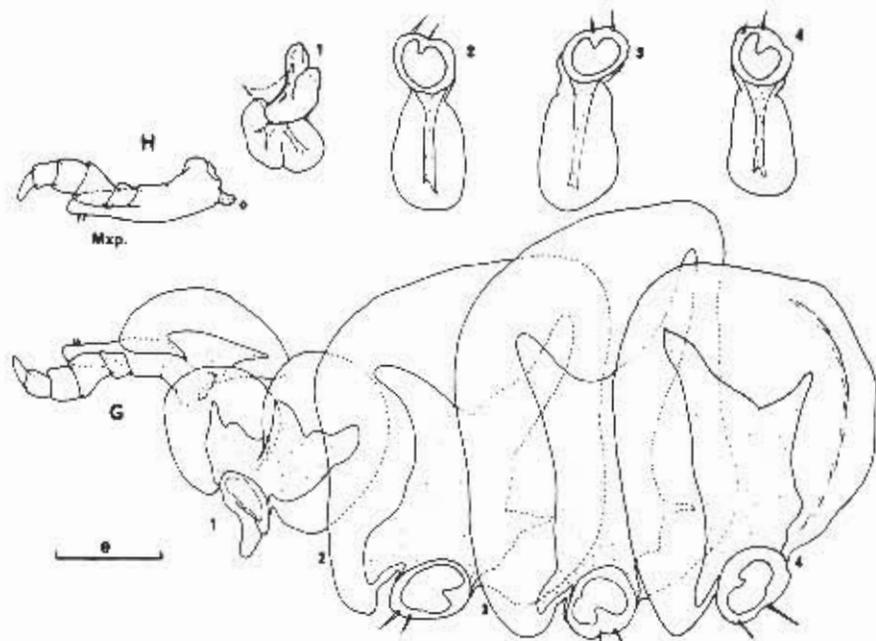


FIGURE 31
Développement des oostégites chez *St. virei*:

G. Oostégites fonctionnels portés par le maxillipède (Mxp) et les coxopodites des péréiopodes 1, 2, 3 et 4. On voit que le volume de la poche incubatrice est délimité essentiellement par les oostégites 2, 3 et 4. (*St. v. hussoni*, ♀ de 8 mm, du Mont-de-Chac).

H. Oostégites de la ♀ adulte au repos génital (♀¹). Celui des maxillipèdes est réduit à une protubérance charnue (oi); celui des péréiopodes 1 est bilobé; ceux des péréiopodes 2, 3 et 4 ont l'aspect de lamelles subquadrangulaires non jointives (Magniez 1968a), (*St. v. virei* ♀ de 7,8 mm, du sous-écoulement du Volp), (e = 500 μ).

— Les lots de grandes ♀⁰ montrent que, lorsque ces individus subissent une mue faisant apparaître les oostégites, ces derniers le font aussi bien sous la forme non fonctionnelle (environ 9 cas sur 10, comme précédemment, dans les élevages de Moulis), que sous la forme fonctionnelle (poche incubatrice, environ 1 cas sur 10).
— Les lots de ♀¹ montrent également qu'en l'absence de ♂ celles-ci peuvent néanmoins effectuer une mue parturienne.

Dans le premier cas, comme dans le second, l'examen de la ♀ effectuant une mue parturienne révèle des ovaires très développés et bourrés d'ovocytes de grande taille, bien visibles, par transparence, juste après l'exuviation. Les ♀ atteintes par cette mue de reproduction sont donc celles dont la maturité génitale est achevée, celles qui sont prêtes à la ponte. Ces observations sont conformes à celles de Verhoeff (1917, 1920, sur *Oniscus*), de Vandel (1924, 1925, sur *Trichoniscus*, *Ligidium*, *Philoscia*), de Legrand (1955, sur les Oniscoïdes en général) et de Balesdent (1964, sur *A. aquaticus*).

2. Premier temps de la mue parturielle: exuviation postérieure:

La demi-exuvie postérieure concerne les trois péréionites postérieures (V, VI et VII) et le pléon. Les orifices génitaux de la ♀ étant situés sur le sternite du péréionite V (segment thoracique VI), vont subir des modifications importantes à l'occasion de ce premier temps de l'exuviation. Dans le cas d'une ♀ nullipare, ils sont inexistant; dans le cas d'une ♀ s'étant déjà reproduite, ils sont minuscules et obturés par une invagination chitineuse sécrétée par la partie ectodermique de l'oviducte. Ils deviennent grands et fonctionnels, étant environnés d'une vaste plage de cuticule mince et plissée, très élastique. Après la perte de sa demi-exuvie postérieure, la ♀ entre dans la période d'intramue parturielle.

3. *Intramue parturielle et accouplement*: Compte-tenu des observations avant le début de la mue parturielle, la période qui suit immédiatement la première phase de celle-ci est particulièrement importante pour le rapprochement des sexes.

a. *Durée de l'intramue parturielle*: Nous savons déjà que cette durée est à la fois considérable et très stable, pour l'ensemble des ♀ observées: il s'écoule en moyenne 14 jours (10-16 jours), entre l'exuviation postérieure et l'antérieure.

b. *Comportement de la femelle en intramue parturielle*: Comme pour les autres individus, cette période est caractérisée par une absence quasi totale d'activité ambulatoire et de prise de nourriture. Toutefois, les ♀ en intramue parturielle n'ont pas tendance à s'isoler du reste de la population, comme le font les ♂, les ♀ et les jeunes subissant une mue banale. Les ♀ prêtes à la reproduction restent sur le fond argileux des bacs, ou sur les supports (pierres, bois, macéré), durant de longues heures, totalement immobiles, ne se déplaçant d'à peine quelques centimètres que lorsqu'elles sont heurtées par un autre individu.

c. *Accouplement*: Contrairement à ce qui s'observe chez de très nombreux Crustacés Pécaricides, dont l'accouplement, bien connu, est précédé d'une longue phase d'appariement (chevauchée nuptiale ou précopulation), la réunion des sexes chez *St. virei* et vraisemblablement chez les autres espèces de la famille, est extrêmement brève. Ce fait est paradoxal, si l'on considère que la principale caractéristique des divers processus biologiques de l'espèce est leur considérable allongement par rapport à ceux des Isopodes épigés. Il est aussi un grave handicap pour l'étude de la reproduction des Sténasellides. En effet, je n'ai jamais encore pu observer de Sténaselles appariés dans les biotopes naturels. Pour les Sphéromiens cavernicoles ou non, les Asellides épigés et les Valvifères, comme pour les Gammariens oculés, il est au contraire très facile d'assister à la reproduction, les populations naturelles montrant, à la saison favorable, de nombreux couples en période de chevauchée nuptiale, qu'il suffit d'observer.

e1. *Mâle*: Lorsqu'une ♀ entre en intramue parturielle (ce qui sera vérifié *a posteriori*), on peut noter que certains ♂ de l'aquarium manifestent une activité ambulatoire anormalement intense. Les déplacements ont lieu en tous sens et les mouvements exploratoires des antennes sont importants. Ce comportement rappelle celui des Crustacés alertés par la diffusion de substances nutritives dans le milieu. Au cas où l'existence d'une substance diffusible émise par la ♀ en intramue parturielle pourrait être prouvée, il faudrait peut-être en rechercher l'origine au niveau des aires "glandulaires" portées par les exopodites des pléopodes V (Racovitza 1950, p. 48:

Magniez 1968 a, p. 394), aires recouvertes d'écaillés épicuticulaires auriculées (pl. III/10,11), et dont la fonction est actuellement inconnue.

Si l'on observe ces ♂, on peut s'apercevoir que la portion distale de leurs canaux déférents est bourrée de spermatozoïdes et, bien souvent, ces derniers font saillie à l'extérieur, à l'extrémité des papilles génitales. Dès qu'ils entrent en contact avec une ♀, ces ♂ cherchent à l'aborder par l'arrière et à agripper ses uropodes au moyen de leurs péréiopodes I, à rôle préhensile. Le ♂ arrive à saisir bilatéralement, au moins les exopodites, et parfois l'ensemble exopodite-endopodite de chaque uropode de la ♀. Si celle-ci est au repos génital (et en période d'intermue, le plus souvent), elle va se mettre immédiatement en mouvement vers l'avant et l'on observera un couple de Crustacés, déambulant l'un derrière l'autre. Mais cette ♀ cherche très rapidement à se dégager, par de brusques mouvements latéraux. Elle y parvient facilement, étant plus robuste que le ♂. Celui-ci la poursuit encore durant quelque temps, les antennes au contact des uropodes. Il peut effectuer de nouvelles tentatives de rapprochement, mais le couple finit toujours par se dissocier.

c2. *Accouplement proprement dit*: Il n'a pu être observé en totalité qu'une seule fois, dans un élevage de *St. virei hussoni* du Mont-de-Chac, conservé à Moulis (Magniez 1973 c). Etant malheureusement dépourvu d'appareil optique et de montre, je me suis contenté d'étudier les deux individus à l'oeil nu, en évitant de troubler leur comportement et en notant sommairement leurs différentes attitudes et la durée approximative de celles-ci. La ♀ se tenait parfaitement immobile sur le fond argileux. La perte de sa demi-exuvie postérieure, remontant à 3-4 jours, était encore un peu visible, la teinte de la portion postérieure du corps paraissant d'un rose légèrement plus vif que l'avant. Le ♂ a saisi les uropodes de la ♀ et celle-ci ne s'est déplacée que très peu vers l'avant, lentement, pour s'immobiliser totalement ensuite. Le ♂ s'est ensuite juché sur le dos de la ♀, mais, plus petit qu'elle de 2 mm, au moins, il était alors incapable d'assurer le déplacement du couple, comme cela se passe pour *A. aquaticus*. Il s'est ensuite placé de façon telle que les têtes des deux individus arrivent pratiquement au même niveau, ses péréiopodes enserrant les parties pleurales des péréionites antérieurs de la ♀, restant tout d'abord rectiligne et parfaitement superposé à la ♀. Le ♂ a ensuite tordu la partie postérieure de son corps de presque 90°. La torsion, se faisant au niveau des péréionites VI et VII, s'est d'abord effectuée du côté gauche. Elle a conduit la face sternale du pléon du ♂ à se trouver en contact, d'abord avec les pleurons gauches des péréionites IV et V de la ♀. La torsion du ♂ s'accroissant, son pléon s'est ensuite glissé entre les coxopodites IV et V gauches de la ♀, ce qui amenait la face sternale des pléonites I et II du ♂ au voisinage de la plage sternale gauche du péréionite V de la ♀, emplacement où se trouve précisément l'orifice génital de cette dernière. Compte tenu de la position relative des deux individus et de la structure du pléopode II du ♂, je pense que la fécondation de l'orifice génital gauche de la ♀ n'a pu être effectuée que par l'endopodite du pléopode II ♂ opposé, c'est-à-dire de l'appendice droit. Ce mode de rapprochement rappellerait celui qui a été observé chez certains Isopodes terrestres (Legrand 1958, sur *Porcellio dilatatus*, Patané 1959, sur *Porcellio laevis*, Meud 1965, sur *Helleria brevicornis* et 1967, sur *Tylos latreilli*), mais il est assez différent de celui que l'on connaît chez *A. aquaticus* (Maercks 1930), le ♂ de cette dernière

espèce étant beaucoup plus grand que la ♀ dans un même couple, contrairement à ce qui s'observe chez les Sténaselles.

Cette copulation unilatérale a duré très approximativement une dizaine de minutes, puis le ♂ s'est redressé et, peu après, a recourbé sa partie postérieure vers la droite, entre les péréiopodes IV et V de la ♀. Le même processus s'est alors reproduit, l'endopodite du pléopode II ♂ gauche se trouvant, cette fois, en position favorable pour assurer l'insémination de l'orifice génital droit de la ♀.

Durant toutes ces opérations, la ♀, bien que plus robuste (environ 9 mm, contre 6,5 mm pour son partenaire), est restée totalement passive et immobile. Quant au ♂, aucun de ses péréiopodes ne touchant le sol, il n'était pas capable d'assurer un déplacement du couple.

Au total, la réunion des deux Crustacés n'a guère duré qu'une heure environ. La seconde copulation terminée, le ♂ a quitté la ♀ et a cessé de s'y intéresser. La ♀ a effectué son exuviation antérieure une dizaine de jours plus tard et a ensuite pondu normalement.

L'accouplement n'occupe donc qu'une part extrêmement brève de la durée totale de l'intramue parturienne, aussi, une question se pose-t-elle: la ♀ s'accouple-t-elle plusieurs fois, avec des ♂ différents, au cours de son intramue parturienne? La réponse ne peut encore être fournie. En effet, si la durée de l'intramue permet d'envisager cette possibilité, nous ignorons si la ♀ reste réceptive après un premier accouplement. Ce qui est certain, c'est qu'il a été possible d'obtenir quelques cas de reproduction parfaite, avec des couples de Sténaselles isolés depuis plusieurs années, donc un seul accouplement suffit à assurer une fécondation complète de toute une portée d'ovules.

c3. Remarques et conclusions:

c3|1. *Comparaison avec des Asellides épigés*: Chez les Aselles, la copulation est précédée d'un long appariement des deux conjoints. Cette "chevauchée nuptiale", au cours de laquelle le ♂ maintient en dessous de lui une ♀ de taille inférieure à la sienne, peut durer longtemps, parfois une dizaine de jours, avant le commencement de la mue parturienne de la ♀ (Vandel 1947). Par ailleurs, l'intramue parturienne est courte (24 heures, en moyenne, selon Unwin 1920) et le ♂ quitte la ♀ avant que ne débute la dernière phase de la mue (exuviation antérieure). Chez les Sténaselles, au contraire, il n'y a pas formation de couples avant le début de la mue parturienne: pas de "chevauchée nuptiale" ou précopulation. Le rapprochement des sexes ne se fait qu'une fois l'exuviation postérieure ♀ terminée et cet accouplement est très bref (de l'ordre d'une heure). Il n'occupe ainsi qu'une part infime de la période d'intramue parturienne qui, elle, est extraordinairement longue (14 jours environ), ce qui favorise la rencontre des individus et compense l'absence d'appariement précoce.

c3|2. *Comparaison avec un autre Crustacé cavernicole*: On sait que chez les Gammarins épigés, la mue parturienne de la ♀ est précédée d'une longue phase de chevauchée nuptiale avec un ♂. Or, lors de l'étude de la forme hypogée *Niphargus virei*, Ginet (1960) a montré que cette chevauchée nuptiale était absente et qu'il se produisait seulement un très bref accouplement, juste après la mue parturienne. On pourrait penser voir, dans cette "disparition" apparente de l'appariement précopulatoire, chez les Pécarides cavernicoles, un caractère d'adaptation à la vie souter-

raîne, avec simplification du comportement sexuel. Un autre exemple peut cependant nous faire douter de cette interprétation:

c3/3. *Cas des Sphéromiens*: Chez les genres oculés du littoral marin, *Sphaeroma serratum*, par exemple, il existe une chevauchée nuptiale (1-2 jours), précédant l'exuviation postérieure de la ♀ et l'accouplement. Le ♂ du couple aide même la ♀ à éliminer sa demi-exuvie (Daguerré de Hureaux 1966). Or, chez les Sphéromiens cavernicoles des eaux souterraines karstiques, comme *Caecosphaeroma burgundum*, qui dérivent des précédents, la chevauchée nuptiale s'est trouvée conservée (Daum 1954). Bien mieux, elle s'est révélée être prodigieusement allongée par rapport à celle des espèces du surface. Ainsi, Daum (1954) lui assigne une durée moyenne de 28 jours (7 à 79 jours) et Marvillet (1970), isolant des couples de *C. burgundum* de ses élevages, dès leur appariement, les voit rester en chevauchée nuptiale durant 2 à 5 mois, pour la plupart, et jusqu'à 8-10 mois, dans les cas extrêmes! Cette espèce nous montre donc que, lors du passage de la vie épigée à la vie souterraine, la chevauchée nuptiale ne disparaît pas, mais au contraire, voit sa durée augmenter, dans la mesure même où les autres phénomènes biologiques (durées de l'intermue, de la mue, de la gestation, de la vie elle-même), se dilatent considérablement.

Afin de concilier ces différentes observations, apparemment contradictoires, remarquons que les Sphéromiens, d'une part, les *Niphargus* et les Sténaselles, d'autre part, sont des lignées aux caractères écologiques actuellement et originellement différents. Les Sphéromiens sont des organismes *d'eau libre*, qui sont passés à la vie cavernicole tout en conservant ce type de biotope. Les Sténasellides, de même que les Amphipodes souterrains, sont fondamentalement des lignées *interstitielles*, formes fouisseuses vivant entre les éléments solides des alluvions ou dans des galeries forcées dans les matériaux argileux. Ce mode de vie est vraisemblablement originel pour les Sténasellides (cf. première partie). Il existe toujours pour la plupart des espèces actuelles et même exclusivement pour certaines des sous-espèces de *St. virei*. Il semble incompatible avec la formation de couples durables et avec l'existence d'une chevauchée nuptiale de quelque durée, d'autant que le ♂, plus petit que la ♀, ne pourrait à la fois se maintenir sur celle-ci, participer aux déplacements du couple, aux travaux de fouissement et se nourrir, dans cette position, durant un ou plusieurs mois. J'en déduirai que, si la chevauchée nuptiale n'existe pas chez *St. virei* et les autres espèces du groupe, ce n'est pas parce qu'elle a disparu, lors de l'adaptation aux biotopes cavernicoles, c'est parce qu'elle était déjà absente chez leurs ancêtres phréatiques. D'ailleurs, si le bref accouplement des Sténaselles cavernicoles est si difficile à observer, c'est peut-être qu'il se produit, dans la plupart des cas, dans les galeries creusées dans l'argile, comme cela doit obligatoirement avoir lieu chez les formes des milieux phréatiques, comme *St. v. virei* ou *St. v. boui*.

4. *Exuviation antérieure et formation du marsupium*: A l'issue de sa longue intramue de reproduction, qui a permis au bref accouplement décrit plus haut de s'effectuer, la ♀ va rejeter sa demi-exuvie antérieure. Le phénomène se déroule de la même manière que pour les mues normales, tout au moins jusqu'à l'élimination de l'ancienne cuticule. Par la suite survient une phase de déplissement et de mise en place des oostégites fonctionnels, qui n'existe pas lors des mues de repos sexuel.

a. *Formation des oostégites fonctionnels*: Lorsqu'une ♀ immature est sur le point de

former, pour la première fois, des oostégites, ceux-ci apparaissent, dans les coupes longitudinales sériées, comme des bourgeons hypodermiques aplatis, plaqués contre l'hypoderme sternal et situés entre celui-ci et la cuticule sternale des péréionites I-IV. Les noyaux des cellules épidermiques en constituant l'enveloppe se colorent très intensément.

Chez la ♀ adulte au repos génital, les oostégites sont des languettes subquadrangulaires non jointives (0,8 à 1,3 mm de long et 0,35 à 0,6 mm de large, selon la taille des ♀). Ces organes conservent une certaine épaisseur (15-20 μ , chez des ♀ de 7 mm de *St. v. hussoni*, mais 50-60 μ , chez des ♀ de 14-15 mm de *St. bulii*). A ce stade, toute la surface cuticulaire de l'oostégite est tapissée par de l'épiderme et, à l'intérieur de celui-ci, subsistent des lacunes sanguines importantes, surtout dans l'axe de l'organe.

Les oostégites fonctionnels sont des lamelles beaucoup plus grandes que les précédentes (1,8 mm de long sur 1,3 mm de large, pour ceux du péréionite III, chez une ♀ de 8 mm de *St. v. hussoni*). Leur partie médiane forme une nervure, dont l'épaisseur et le développement sont sensiblement identiques à ceux de l'oostégite de repos génital correspondant. Les portions périphériques, transparentes, sont au contraire très minces (7-10 μ). Elles sont formées par les deux feuilletts cuticulaires accolés et l'épiderme n'y pénètre plus. Ces oostégites fonctionnels n'apparaissent pas d'emblée sous cet aspect définitif. Juste après le rejet de la demi-exuvie antérieure, ils se déplissent rapidement et ont alors la forme d'organes relativement épais, charnus sur toute la surface et gonflés par l'hémolymphe. Leur taille est encore inférieure à ce qu'elle sera définitivement et leur teinte rose est due aux pigments sanguins, caractéristiques des Sténaselles. Ce n'est qu'au bout de 48 à 72 heures qu'ils prennent leur taille et leur aspect définitifs. Durant tout ce temps, doit se produire une rétraction progressive de l'épiderme périphérique et une résorption de l'hémolymphe. Ils ont alors la consistance et la taille nécessaires pour constituer le marsupium ou poche incubatrice close et résistante.

b. *Marsupium*: C'est un espace ovoïde environ 2 à 2.2 fois plus long que large. Il s'étend sous la face ventrale des péréionites II, III et IV. Son développement vers l'avant est arrêté par les basipodites et les ischiopodites des péréiopodes I qui, chez les Sténasellides, jouent le rôle de gnathopodes et sont, au repos, plaqués sous les maxillipèdes. Leurs articles sont courts et massifs (pl. III/9), en particulier ceux de base, qui occupent pratiquement tout l'espace disponible sous le péréionite I. Par contre, vers l'arrière, le marsupium déborde largement sous le péréionite V, bien que ce segment ne porte pas d'oostégites. Ce fait est dû au grand développement vers l'arrière des oostégites IV, qui se recourbent ensuite en direction tergale, pour limiter la poche incubatrice vers l'arrière. Ces oostégites IV, à l'état fonctionnel, recouvrant totalement les orifices génitaux, les œufs, lors de la ponte, tomberont directement dans le marsupium.

Ce sont les oostégites II, III et IV, qui jouent le rôle essentiel pour délimiter ventralement le marsupium. Ces trois paires de lamelles sont très grandes (fig. 31 G, 2,3,4), alors que les oostégites I sont bien plus réduits. Ces derniers, au lieu d'être entiers, sont profondément bilobés (fig. 32 J). Leur lamelle postérieure, subovale, forme un volet, assurant la fermeture de la poche incubatrice vers l'avant.

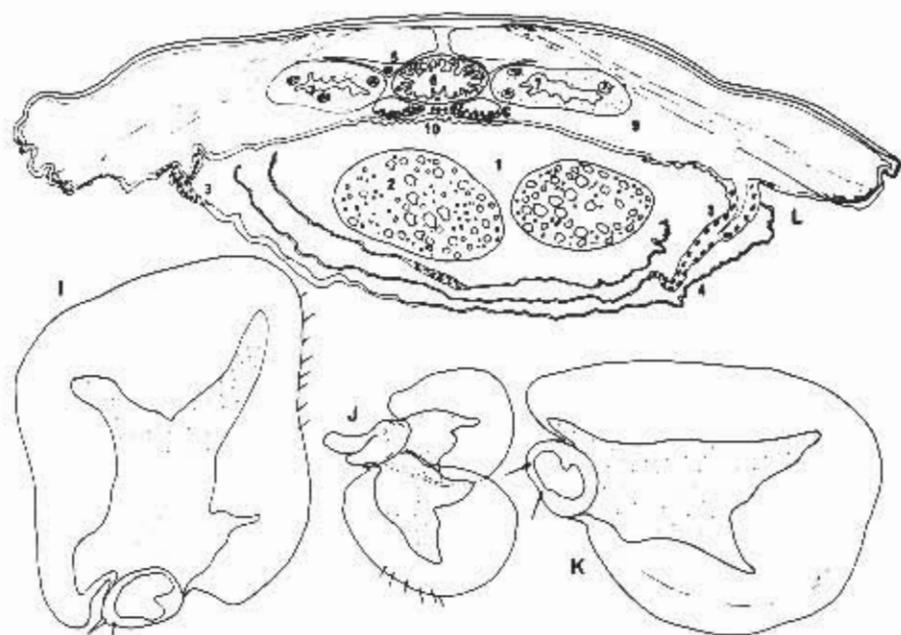


FIGURE 32

Poche incubatrice de la femelle de *St. virei*:

I. Un des deux oostégites du périonite II, (1810 x 1430 μ).

J. Un des deux oostégites du périonite I, (1100 x 840 μ).

K. Un des deux oostégites du périonite IV, (1780 x 1310 μ).

Les oostégites 1, 2 et 3 sont munis d'une série de courtes soies lisses sur leur marge postérieure, constituant un rétinacle au niveau de chacune de ces paires de lamelles et assurant la fermeture du marsupium, par contre, les oostégites 4 sont dépourvus de soies. Comme ils recouvrent tous les précédents, ils peuvent s'écarter, assurant la circulation de l'eau dans la poche incubatrice et permettant le départ des jeunes à la fin de l'incubation. *St. v. hussoni* ♀ de 8 mm. du Mont-de-Chac.

L. Coupe très schématique, à travers le périonite III, d'une ♀ ov. de 6,5 mm environ (*St. v. hussoni* du Mont-de-Chac), (largeur totale = 1315 μ). On voit que le volume du marsupium (1) résulte à la fois du développement des oostégites et du refoulement vers le haut de la paroi sternale du périon, par suite de la réduction du volume interne, après la ponte. 2 = oeufs non fécondés, la ♀ ayant été élevée isolée; 3 = oostégites de la troisième paire, dont les portions marginales (4) sont très minces et hyalines; la section d'un des oostégites 2 est visible à l'intérieur; 5 = ovaires totalement vidés après la ponte; 6 = intestin postérieur; 7 = les deux caecums entériques; 8 = chaîne nerveuse ventrale; 9 = cavité générale; 10 = cuticule médiosternale souple et plissée.

Les oostégites des maxillipèdes sont situés entre les deux lamelles antérieures des deux oostégites I. L'ensemble forme une série de 4 pièces, sensiblement verticales, dont le battement doit permettre de canaliser un courant d'eau en direction de la cavité marsupiale (fig. 31 G).

Remarquons que le volume utile du marsupium n'est pas dû uniquement au développement des oostégites. On constate, en effet, que la face sternale du péréion de la ♀, qui est convexe avant la ponte (comme elle l'est chez les ♀ au repos génital ou chez les ♂), se déprime et devient profondément concave, par suite de la diminution du volume interne, après la ponte, comme cela apparaît nettement sur une coupe transversale de ♀ ovigère (fig. 32 L). Le volume de la poche incubatrice provient donc, en partie, d'un refoulement en direction dorsale, de la paroi sternale du péréion.

En ce qui concerne les oostégites II, III et IV, les organes d'une même paire se recouvrent largement de part et d'autre de la ligne médiane du corps. Par ailleurs, d'une paire à la suivante, le recouvrement longitudinal est très important, ce qui, par glissement des lamelles les unes sur les autres, assure une notable possibilité de variation du volume du contenu.

Le mode de recouvrement des oostégites n'est pas identique à celui qui a été observé par Balesdent (1964) chez *A. aquaticus*. Sur plus de 20 ♀ ov. de *St. virei hussoni*, j'ai trouvé que les oostégites se recouvraient régulièrement de l'arrière vers l'avant, c'est-à-dire dans l'ordre suivant, les oostégites I ne participant jamais à l'imbrication: 4 - 4 - 3 - 3 - 2 - 2.

Selon le cas c'est, soit l'oostégite IV droit, soit le gauche, qui est totalement libre, et nous trouvons les cas d'imbrication suivants: 4D-4G-3D-3G-2D-2G, ou 4G-4D-3G-3D-2G-2D, ou d'autres combinaisons, dans lesquelles une des paires est inversée par rapport aux deux autres, telles que: 4D-4G-3G-3D-2G-2D.

Remarquons que, si nous étudions l'ordre d'imbrication des oostégites sur des ♀ qui ont déjà libéré leur progéniture, il est possible de trouver des dispositions ne respectant pas l'ordre ci-dessus. Les oostégites se sont donc, à cette occasion, désolidarisés et n'ont pas repris leur disposition originelle, par exemple, on trouvera: 4G-3G-2G-4D-3D-2D, ou encore 4D-3G-4G-3D-2D-2G.

Les oostégites de repos génital sont totalement glabres. Sur les oostégites fonctionnels, y compris ceux des maxillipèdes, on voit apparaître de très fines écailles épicuticulaires, longues de 10 μ et formées de 10-15 denticules alignés, de 1-2 μ de haut. Toutes ces écailles sont orientées quasi identiquement, pratiquement parallèles entre elles et transversales par rapport au corps, leurs denticules étant tournés vers l'avant.

Par ailleurs, sur la marge postérieure des oostégites I, II et III, on trouve 6-10 petites soies (50-60 μ de long), simples, régulièrement espacées et dirigées vers l'arrière. D'après leur disposition, elles doivent former un dispositif d'ancrage ou *retinacle* entre les deux oostégites d'une même paire. Ceci assure le verrouillage de la poche incubatrice, mais doit permettre, par paliers, une dilatation progressive de celle-ci, sans risques de perte des embryons. Sur la face externe des oostégites on trouve parfois, fixés par leur pédoncule, des Acinétiens (genre *Choanophryu* notamment), qui ne paraissent pas causer de tort à la portée.

La dernière phase de la mue parturIELLE ayant abouti à la formation des oostégites fonctionnels, ceux-ci ayant eu besoin ensuite de 2-3 jours, pour parvenir à leur organisation définitive, la poche incubatrice est désormais prête à recevoir les oeufs.

C. Intermue de reproduction de la femelle:

Examinons maintenant les différentes phases du cycle de reproduction se plaçant entre la fin de la mue parturIELLE de la ♀ et la première mue ultérieure qu'elle subira, c'est-à-dire la ponte, la période de gestation et la phase postgestative que la suit.

1. *Ponte*: Elle ne peut intervenir qu'après la mise en place définitive des oostégites fonctionnels, constituant le marsupium. Envisageons successivement sa situation dans le temps, par rapport à la fin de la mue parturIELLE, sa durée, ses modalités et ses conséquences.

a. Situation de la ponte par rapport à la demi-exuviation antérieure:

Chez nombre d'Isopodes, dont les Asellotes (en particulier *A. aquaticus* selon Balesdent 1964), la ponte débute quelques heures seulement après le rejet de l'exuvie antérieure de la ♀. Le cas des Sténaselles semble différent: plusieurs dizaines de ♀ ayant pondu au laboratoire, j'ai constaté qu'il s'écoule au minimum 3 jours pleins (72 h), mais le plus souvent 4 et même 5 jours, entre la fin de l'exuviation antérieure et le début de la ponte. Cet exemple n'est pas unique, puisque chez le grand Oniscoïde *Helleria brevicornis*, ce délai atteindrait déjà 2 jours (Mead 1963).

Sur trois *St. v. hussoni* ♀, le phénomène a été chronométré avec plus de précision. J'ai noté un intervalle de 99 h, pour une ♀ de 8 mm, du ruisseau Saint-Paul (fin de l'exuviation le 15-03-1967, ponte le 19-03; de 108 h, pour une ♀ de 7.5 mm, du Mont-de-Chac (28-02 au 5-03-1961) et de 116 heures pour une autre ♀ de même taille, du Mont-de-Chac (17 au 22-07-1970). Cet important délai montre, une fois de plus, la généralité du phénomène de ralentissement qui frappe les différentes activités biologiques de *St. virei*, par comparaison avec les formes épigées de même taille.

b. *Durée de la ponte*: Chez des *St. v. hussoni* ♀ de grande taille (9 mm environ), ayant donné un lot d'oeufs important (30-40), la ponte dure jusqu'à 24 h environ. Il est vraisemblable que le phénomène est plus court, dans le cas des portées numériquement plus faibles, chez les ♀ de taille plus réduite. En fixant une ♀ en cours de ponte, j'ai pu constater que celle-ci se libérait simultanément de deux oeufs, les deux orifices génitaux montrant chacun un oeuf à demi-dégagé. Cette période est critique pour la ♀ et, en élevage, il faut éviter toute manipulation du Crustacé. Les tentatives de transport de ♀ en fin de mue parturIELLE ou en cours de ponte leur ont été fatales. Dans d'autres cas, on observe la perte de la portée par la ♀, à l'occasion d'un transport suivant de trop près l'émission des oeufs.

c. *Déterminisme de la ponte*: La ponte se produit normalement, même s'il n'y a pas eu accouplement et fécondation, comme je l'ai constaté par l'élevage de ♀^o et de ♀¹ isolées. Il y a alors libération d'ovules non fécondés, qui dégèrent plus ou moins rapidement dans la poche incubatrice (soit qu'ils soient éliminés peu à peu, soit qu'ils soient envahis par des mycéliums). Ce n'est donc pas le rapprochement des sexes et ses conséquences qui déclenchent la ponte. Par ailleurs, la ponte ne semble

débuter qu'après que les oostégites aient pris leur structure définitive, donc après la résorption vers le corps de l'hémolymphe qui occupait provisoirement la cavité des oostégites fonctionnels, avant leur déploiement total et la rétraction de leur épiderme. C'est peut-être à ce niveau qu'il existe une corrélation entre les deux phénomènes.

d. *Etat de l'appareil génital après la ponte*: Les orifices génitaux ♀ fonctionnels ne sont largement ouverts que lors du passage de chaque oeuf. Après la ponte, leurs lèvres deviennent pratiquement jointives, par suite de l'élasticité de la plage cuticulaire fortement plissée qui les entoure. Les oviductes ont maintenant une paroi très mince, mais ils sont aplatis par la compression des autres organes et leur paroi se plisse, ce qui réduit considérablement leur lumière. Il semble se former un bouchon cellulaire très colorable dans la portion médiane de l'oviducte, là où le diamètre est le plus faible. Les ovaires, presque vides, forment alors deux sacs aplatis dont les parois dorsale et ventrale viennent se toucher. Seules quelques cellules sont visibles le long de la génératrice externe, au niveau de la zone germigène. Il n'y a pas trace de vitellogenèse. C'est seulement sur des ♀ en fin d'intermue de reproduction (12-15 mois après la ponte) que l'on commence à trouver quelques petits ovocytes de 30-40 μ de diamètre, au noyau clair, muni d'un gros nucléole. Il semble que la période de gestation et la plus grande part de la phase postgestative représentent un temps de latence pour l'appareil génital ♀. Les coupes pratiquées dans les ♀ ovigères, après la ponte, semblent montrer, par ailleurs, qu'il se produit une fonte cellulaire générale dans les tissus de l'animal, en particulier au niveau des cellules de l'intestin et des deux caecums entériques, dont le cytoplasme est beaucoup moins riche en granulations que précédemment.

2. *Nombre et taille des oeufs, comparaisons et discussion*: Il est intéressant d'aborder ces deux questions, car on admet très généralement que les formes souterraines sont caractérisées par la diminution de la prolificité, accompagnée d'un accroissement de la taille des oeufs (Vandel 1964).

a. *Nombre d'oeufs par portée*: Pour la majorité des espèces de Sténasellides, notre ignorance est absolue, car les captures, d'effectif réduit, ne comprenaient pas de ♀ ovigères. Rappelons simplement que Méhely (1924) dès la découverte de *St. hungaricus hungaricus*, avait observé des ♀ gestantes à la grotte d'Abaliget (Hongrie méridionale) et remarqué le faible nombre de leurs oeufs (8 à 14 seulement, pour une espèce atteignant 7,5 mm). En ce qui concerne *St. buili*, j'ai pu observer les portées de 4 ♀ capturées ovigères. Pour une ♀ de 10,1 mm, il y avait 25 oeufs et pour une autre de 10,2 mm: 26. Une ♀ de 12,5 mm portait 25 pulli presque à terme et enfin une ♀ de 14 mm était porteuse de 39 larves encore pourvues des organes dorsaux. Compte tenu de ces valeurs, il paraît peu probable que, même pour les plus grandes ♀ de l'espèce (16 mm), les portées dépassent la cinquantaine.

Les observations sur *St. virei* et singulièrement sur sa sous-espèce cavernicole *hussoni*, ont été plus nombreuses. Il convient tout d'abord de préciser que, dans les conditions normales, lorsque la ♀ a été fécondée bilatéralement, tous les oeufs pondus se développent en autant de jeunes et je n'ai pas observé d'élimination d'embryons en cours de gestation, comme c'est le cas pour *Microcharon marinus* (Coineau 1971). Par contre, dans des conditions anormales (non-fécondation, ♀

blessée ou malade), il y a rapidement invasion par des mycéliums, des Protozoaires ou des Anguillules et tout le contenu marsupial dégénère.

Récemment (Magniez 1973 c), j'ai déjà envisagé cette question de l'effectif des pontes. Ayant eu à ma disposition un lot de 14 ♀ gestantes, capturées le 15-09-1912 au Mont-de-Chac, par Jeannel et Racovitza, j'avais compté de 15 à 54 larves par ♀ (moyenne 26,8). Cette moyenne n'avait qu'une valeur indicative, car je ne suis aperçu ultérieurement que certaines des ♀ avaient perdu quelques uns de leurs pulli, sans doute par suite des multiples transports et manipulations auxquels elles avaient été soumises. En août 1972, j'ai pu capturer moi-même un lot de 17 ♀ gestantes dans cette même station. En prenant toutes les précautions pour maintenir intact le contenu du marsupium, j'ai constaté que la moyenne par portée s'élève à 31,9 jeunes, bien que la taille moyenne des ♀ gestantes soit, en 1972, plus faible qu'en 1912 (7,81 mm, contre 8,59 mm), pour les raisons exposées antérieurement (cf. seconde partie du présent travail et Magniez 1973 a). Dans ce lot, il existe une très nette relation entre la taille de la ♀ ov. et l'effectif de sa portée. Ainsi, la plus petite ♀ (6,4 mm), porte 17 embryons, soit le plus faible effectif, tandis que la plus grande (8,8 mm) porte le plus fort (51 pulli).

Dans certaines stations, l'espèce atteint une taille plus grande, c'est le cas au siphon du Goueil-di-Her. Les 5 ♀ ov. capturées là, mesurant 10,3; 8,7; 10,4; 10,3 et 10 mm, portaient respectivement 34, 43, 44, 51 et 60 embryons (moyenne 46).

Dans les élevages, les *St. v. hussoni* ♀ donnent normalement des pontes comportant, selon leur taille, de 20 à 40 oeufs. La portée la plus importante que j'ai pu observer a été celle d'une ♀ de 10,2 mm, provenant du Goueil-di-Her, devenue ovigère au laboratoire souterrain, après quelques mois d'élevage. Elle comprenait 70 oeufs, qui se sont tous développés et ont donné naissance à autant de jeunes. Cette sous-espèce pouvant atteindre 11, voire même exceptionnellement 12 mm (Magniez 1968 a), il se pourrait que cette prolificité puisse être encore dépassée.

Dans les sous-espèces interstitielles *St. v. virei* et *St. v. boui*, dont les ♀ n'atteignent jamais des tailles aussi élevées et dont le corps est plus grêle, les portées ne dépasseraient pas 20-30. Toutefois, les observations sont encore trop peu nombreuses pour que ces effectifs soient significatifs.

Quant à la prolificité, la plupart des auteurs s'accordent à dire qu'une espèce cavernicole pond, en général, un nombre d'oeufs inférieur à celui des espèces épigées voisines ayant une taille similaire. Des exemples appartenant à la plupart des groupes zoologiques représentés dans le domaine souterrain sont donnés par Vandel (1964). C'est aussi l'avis de Rouch (1968), pour les Harpacticides, de Coineau (1971), pour les Microparasellides ou de Juberthie-Jupeau (1969), pour les Crustacés Décapodes. Selon cet auteur, à taille égale, la ♀ de la Crevette oculée *Atyaephyra desmaresti* pond de 300 à 1250 oeufs, tandis que la Crevette cavernicole *Troglocaris anophthalmus planinensis* n'en pond que 25-40. De même, selon Daum (1954), on ne trouvera que 7-8 oeufs dans la ponte du Sphéromien cavernicole *Cuccosphaeroma burgundum*, contre 65-91, chez *Sphaeroma serratum*, pour des tailles comparables des ♀.

On sait que les *Stenasellidae* ne comprennent que des formes souterraines. Pour trouver un terme de comparaison, il faut s'adresser à un Asellide épigé de taille

comparable (*A. aquaticus*), bien que la parenté des deux formes soit très lointaine. Dans un lot de 12 ♀ de *St. v. hussoni*, de taille comprise entre 8 et 9 mm, la moyenne des jeunes par portée est de 38 (de 28 à 54). Dans un lot équivalent d'*A. aquaticus* de même classe de taille, la moyenne est de 168 (120-210). L'Aselle est donc plus de 4 fois plus prolifique que le Sténaselle. Si nous effectuons une comparaison entre *St. virei* et *St. bulli*, nous notons que 5 ♀ de 10-11 mm de la première espèce donnent une portée moyenne de 51,8 jeunes, tandis que 2 ♀ de 10,1 et 10,2 mm de la seconde forme avaient respectivement 25 et 26 oeufs (La poche incubatrice étant, dans un cas comme dans l'autre, totalement comblée par son contenu). Bien que cet exemple n'ait pas valeur statistique, il suggère que la prolificité de *St. bulli* est très inférieure à celle de *St. v. hussoni*.

En conclusion, l'effectif des pontes des Sténaselles montre une très nette réduction par rapport à celles de représentants épigés du même sous-ordre d'Isopodes (4 à 5 fois moins, à taille sensiblement égale). Toutefois, compte tenu du fait que les Sténaselles sont des Asellotes de forte taille (certaines espèces tropicales font même figure de géants dans le groupe, cf. partie faunistique de ce travail) (1), le nombre de leurs oeufs reste, malgré tout, relativement élevé (entendons par là de quelques dizaines, pour une espèce de taille moyenne, par exemple près de 32 pour *St. virei* du Mont-de-Chaie). C'est dire que *St. virei*, bien que cavernicole, conserve une prolificité non négligeable. L'espèce peut se maintenir, même si chaque ♀ ne se reproduit qu'une seule fois au cours de sa vie et même si certaines d'entre-elles ne se reproduisent pas du tout, ce qui est peut-être le cas, pour des individus isolés dans la zone supérieure des massifs karstiques. A la limite, il suffirait théoriquement qu'une seule ♀ sur 15 se reproduise une seule fois, pour maintenir l'effectif de l'espèce, en supposant une mortalité nulle des individus avant la reproduction. Ainsi, nous n'avons pas à envisager ici le grave problème de la réduction extraordinaire de prolificité qui frappe certains Asellotes psammiques de très faible taille, comme les *Microparasellidae*. On sait par exemple que la ♀ de *Microcharon* ne pond que 2 oeufs à la fois et celle d'*Angeliera* un seul (Coincieu 1971), ce qui doit imposer

1. Rappelons que dans la super-famille des *Paraselloidea* marins, qui comprend l'immense majorité des espèces d'Asellotes actuels, les tailles des adultes sont extrêmement variables. Les plus petites espèces ne dépassent guère 1-2 mm (genre *Nannomiscus*, par exemple), tandis que d'autres peuvent atteindre 20-40 mm (groupe des *Eurycopeidae*, par exemple). Ayant étudié un grand nombre d'espèces, Wolff (1962) trouve une nette relation entre la taille de la ♀ et le nombre d'oeufs. Voici quelques exemples:

Espèce	taille en mm	nombre d'oeufs
<i>Nannomiscus aequiremis</i>	1,5	2
<i>Nannomiscus oblongus</i>	2,5	4
<i>Eurycope brevisetris</i>	2,7	10-11
<i>Hyarachna aspidophora</i>	3,2	20
<i>Jantra mucidosa</i>	6-8	40-70
<i>Iolola vilhelminae</i>	13	75

A titre de complément, notons que, selon George (1972), les ♀ ov. du Valvifère antarctique géant *Glyptonotus*, qui atteignent 8-10 cm de long, ont des portées de 818-982 oeufs!

obligatoirement à chaque ♀ de ces espèces, d'effectuer plusieurs reproductions pour assurer l'équilibre démographique des populations (Delamare-Deboutteville 1971). Un tel impératif n'existe donc pas chez ces grands Asellotes que sont les Sténaselles, mais il est probable qu'il se retrouve chez leurs parents nains que sont les *Microcerberus*.

b. *Taille des oeufs*: Dès 1924, Méliely avait trouvé que les oeufs de *St. hungaricus hungaricus* étaient volumineux, avec leur diamètre de 0,4 mm environ. Les oeufs de *St. virei* (sous-espèces *virei*, *bouli*, *buchneri* et *hussoni*), sont sensiblement identiques entre-eux et avec ceux de l'espèce hongroise. Presque sphériques après la ponte (diamètre de 390 à 410 μ), ils prennent assez rapidement une forme ovoïde (L = 440-470 μ ; l = 360-370 μ). Selon leur position dans le marsupium, leur forme ellipsoïdale est plus ou moins irrégulière. Parfois, certaines faces deviennent presque polyédriques. Disposant de 2 ♀ ovigères de *St. bouli*, grâce aux captures réalisées récemment par J-Y Bertrand à la Caune Nègre, j'ai observé que les oeufs de ponte récente étaient déjà ellipsoïdaux, leur grand axe valant en moyenne 598 μ (578-618) et leur petit axe 545 μ (533-557). Le volume de l'oeuf de *St. bouli* est donc approximativement 2,8 à 2,9 fois plus important que celui de *St. virei*. Cela n'a rien d'étonnant, puisque nous savons également que le jeune *St. bouli* à la naissance est plus grand que le jeune *St. virei*. Par ailleurs, le rapport des tailles maximales des adultes, dans ces deux espèces, est d'environ 4/3, ce qui correspond à des rapports de volumes de l'ordre de 2,4, très semblables à celui des oeufs.

c. *Taille de l'adulte, taille et nombre des oeufs chez les Isopodes*:

c1. *Taille comparée de l'oeuf des Sténaselles et des Asellides européens communs*: Nous avons disposé de lots d'oeufs fraîchement pondus, provenant de trois espèces d'Asellides épigés de France, capturés par mon collègue J-P Henry et par moi-même:

A. aquaticus de l'Ouche (Dijon): diamètre moyen des oeufs: 300 μ ,

P. meridianus de l'Ouche (Dijon): diamètre moyen des oeufs: 290 μ ,

P. coxalis de Cerbère: diamètre moyen des oeufs: 250 μ .

Ces oeufs sont plus petits que ceux de *St. virei* et, a fortiori, de *St. bouli*, le rapport des volumes étant compris entre 2,4/1 et 4/1, selon l'épigé envisagé.

c2. *Taille comparée de l'oeuf des Sténaselles et des autres Asellotes*: Les données sur la taille des oeufs des Asellotes sont assez disparates et difficiles à interpréter. En ce qui concerne les espèces marines, une forme abyssale, comme *Haploniscus bicuspis* fournit des oeufs de 260 à 300 μ (Wolff 1962); une forme littorale, comme *Jaera ischioserosa*, pond des oeufs d'environ 254 μ de diamètre (Steele and Steele 1971). Leur taille est de 200 par 190 μ chez *Jaera marina*, selon Mac Murrich 1895. Chez une forme psammique comme *Microcharon marinus*, elle est de 248-252 μ pour le grand axe et de 148-160 μ pour le petit axe, selon Coineau (1971). L'oeuf du *Microparasellidae Angellera* est beaucoup plus grand que celui de *Microcharon* (L = 492-552 μ ; l = 160-190 μ , selon Coineau 1971). L'oeuf des *Paraselloidea* serait donc, en général, relativement petit, avec une nette tendance à l'accroissement de taille chez les formes d'eau profonde (Wolff 1962, p.222, indique qu'à taille égale, les Paraselloïdes littoraux des mers boréales ont des oeufs plus nombreux et plus

petits que les espèces bathyales et surtout abyssales). Cet accroissement est encore plus net pour les formes interstitielles (Coineau 1971, Delamare-Deboutteville 1971). Les valeurs citées pour la taille de l'oeuf de quelques Aselles épigés communs (250-300 μ), montrent que cette taille est un peu plus forte que pour les Paraselldes marins d'eau libre. Au total, on peut affirmer que l'oeuf des Sténaselles (400 à 600 μ de diamètre, environ, selon les espèces), est un oeuf de grande taille absolue, compte tenu de l'appartenance de ces Crustacés au groupe des Asellotes.

c3. Taille comparée de l'oeuf des Sténaselles et d'autres Isopodes:

Si nous réunissons les données relatives à cette taille, dans des sous-ordres d'Isopodes autres que les Asellotes, la situation change totalement. Pour les Valvifères, Strömberg (1965) donne des tailles respectives de 450 par 375 μ et de 475 par 425 μ , pour les oeufs d'*Idotea grandiosa* et d'*I. neglecta*, tandis que Naylor (1955), indique un diamètre de 700 μ pour ceux d'*I. emarginata*. Les oeufs des Valvifères littoraux marins sont de même taille, ou même sensiblement plus volumineux que ceux des Sténaselles. Il serait intéressant, pour préciser cette opinion, de connaître la taille des oeufs des grands Valvifères antarctiques *Glyptonotus*, dont les jeunes à la naissance atteindraient presque 6 mm (George 1972).

Chez les Oniscoïdes, les oeufs peuvent également atteindre des tailles considérables. Ceux d'*Helleria brevicornis* semblent mesurer environ 1000 par 700 μ , d'après les figurations de Mead (1963).

Chez les Sphéromions, les oeufs des espèces littorales oculées ont déjà des diamètres importants, par rapport à ceux des Asellotes: 390 μ , chez *Sphaeroma serratum* (Hansen 1905), 440 μ , chez *S. rugicauda* (Hansen 1905) et 450-500 μ , chez *S. hookeri* (Kinne 1954). Mais ce groupe présente le grand avantage de nous montrer, à côté de ces formes, des genres anophtalmes inféodés aux eaux douces karstiques. Les oeufs de ces derniers sont considérablement plus volumineux: 750 μ , chez *Caecosphaeroma burgundum* (Daum 1953) et même 800 μ , chez *Monolistra spinosa* (Racovitza 1929).

c4. L'oeuf des Sténaselles peut donc être considéré comme énorme, pour un Asellote, mais sa taille reste moyenne, si l'on se réfère à l'ensemble de tous les Isopodes. Si l'on résume les observations relatives à la taille de l'oeuf dans un groupe donné, les Asellotes, par exemple, on constate des variations importantes des dimensions linéaires (de 1 à 3 environ, soit de 1 à 27, pour les volumes). C'est le cas de l'oeuf de *Jaera*, rapporté à celui de *St. builti*. Par contre, les rapports des dimensions linéaires des espèces du même groupe sont bien plus considérables: de 1 à 30 mm, environ, soit des rapports de volumes de l'ordre de 1 à 27 000. L'effectif des portées est donc sous la dépendance, à la fois de la taille de l'oeuf et de celle de l'espèce (taille de la ♀ adulte).

Chez les *Stenasellidae*, la grande taille des oeufs peut donc être considérée comme un caractère d'adaptation à la vie souterraine, conformément à l'opinion de Delamare-Deboutteville (1960, 1971) et de Vandel (1964), mais ce caractère est partiellement masqué par le fait que ce sont des Asellotes de grande taille, dont le nombre d'oeufs reste relativement élevé. Ce caractère adaptatif est bien plus évident chez les Asellotes frappés de nanisme à l'état adulte, par suite de leur installation dans les biotopes psammiques.

3. Intermue de reproduction et gestation:

a. *Nécessité de distinguer ces deux périodes:* Avant même de réaliser des élevages de *St. virei*, on avait constaté que les ♀ adultes capturées dans la nature comprenaient des individus à oostégites non fonctionnels et d'autres à marsupium. Dans ce second cas, la poche incubatrice était, soit occupée par la portée, soit vide. Déjà Racovitza (1950) admettait que, chez ces ♀, le marsupium se trouvait "vidé par l'éclosion des jeunes". Il aurait pu se faire que la présence de telles ♀ soit la conséquence de l'existence de mues parturielles non suivies de pontes (comme le phénomène se produit chez *A. aquaticus*, dans certaines conditions, selon Balesdent 1964), ou de cas de non-fécondation des ovules, suivis de l'élimination rapide de ceux-ci. Il est établi maintenant, grâce aux observations en élevage, qu'il n'en est rien et que, dans la quasi-totalité des cas, ces ♀ à marsupium vide sont effectivement des individus qui ont déjà libéré leur portée, une fois celle-ci menée à terme.

Dans son travail sur la biologie d'*A. aquaticus*, Balesdent (1964) indique que l'intermue de reproduction varie avec l'âge de la ♀. A 16°, cette intermue dure 20 jours, chez une ♀ de 5 mm, mais 38 jours, chez une ♀ de 12 mm et 21 jours pour des ♀ de taille moyenne. Dans les mêmes conditions, la durée du développement intramarsupial de la portée est de 19 jours. Chez *A. aquaticus*, la durée de la gestation est donc toujours inférieure à celle de l'intermue de reproduction elle-même et la ♀ conserve son marsupium vide durant 1 à 19 jours, avant de subir la mue intermédiaire qui marquera la fin de l'intermue de reproduction.

Or, il semble que le phénomène ne soit pas toujours aussi régulier, comme l'indiquent les observations minutieuses réalisées par Bocquet (1953), sur le Parasellide *Jaera marina*: la mère mue en général quelques heures seulement après le départ de la masse des jeunes, libérant ainsi, avec son exuvie antérieure, les derniers d'entre-eux, qui n'auraient pu encore se dégager par leurs propres moyens. Cependant, dans le cas de jeunes ♀ primipares, il arrive que l'intermue parturienne soit plus courte que le temps nécessaire à la gestation. La ♀ mue alors et rejette avec son exuvie antérieure les jeunes qui n'ont pas encore achevé leur développement intramarsupial. A l'inverse, il arrive, chez de vieilles ♀, que la portée entière soit incapable de se libérer de la poche incubatrice et que les pulli y meurent, le rejet de l'exuvie maternelle étant trop tardif pour les sauver. Ceci montre que, dans des conditions données, la corrélation entre la durée du développement intramarsupial et celle de l'intermue de reproduction, n'est pas toujours aussi parfaite que dans le cas précédent.

En ce qui concerne *St. virei*, j'ai déjà donné toutes les indications relatives à son intermue de reproduction. Pour les quatre sous-espèces étudiées et dans les conditions normales (9-12°), cette période dure en moyenne 15-16 mois pour des ♀ ov. de 8-9 mm. Chez de jeunes ♀ adultes, elle est déjà de 12 mois et elle atteint 18 mois chez de grands individus de 10 mm ou plus. Dans les mêmes conditions, la période de gestation s'est toujours montrée égale à 9-10 mois (cf. Magniez 1971 b, 1973c et § II du présent chapitre). Ceci implique que, dans tous les cas observés, la durée de l'intermue de reproduction est bien supérieure à celle de la gestation proprement dite. Il existe toujours, après que la mère ait libéré ses jeunes, une longue période de repos (2 à 8 mois, parfois plus), au cours de laquelle la ♀ conserve son marsupium

vide ou plus ou moins souillé intérieurement d'argile, dans l'attente de la mue régressive, qui s'avère toujours extrêmement tardive. Naturellement, ces observations faites en élevage sont en accord avec la présence, dans les populations naturelles, d'un certain pourcentage de ♀ à poche incubatrice vide. La gestation ne correspond donc qu'à la première partie (5/10 à 8/10 de la durée, selon les cas) de l'intermue de reproduction totale.

b. *Gestation*: Elle débute 4-5 jours après la fin de la mue parturielle, lors de la ponte et se termine avec la libération du dernier jeune de la portée. La valeur de sa durée (9 à 10 mois) peut sembler manquer de précision. Ceci tient, pour une large part, à des variations individuelles, à des différences dans les températures d'élevage (normalement comprises entre 9 et 12°), mais pour une part bien plus importante à l'espacement des naissances des jeunes de la portée. Ces libérations s'étalent normalement, pour une même ♀, sur plusieurs semaines, alors qu'elles sont pratiquement simultanées chez *A. aquaticus* et les autres *Asellides* épigés. On peut donc considérer que, si la date du début de la gestation est une donnée parfaitement définie par la ponte, la date de sa fin est une donnée conventionnelle, qui ne correspond pas à une étape biologique précise pour la ♀ gestante (j'ai indiqué par ailleurs qu'il est possible d'extraire prématurément du marsupium les jeunes larves sans périopodes VII, sans dommages, ni pour elles-mêmes, ni pour la mère). Pour préciser ces données numériques, il conviendra de les rapporter aux phénomènes auxquels elles correspondent (durée du développement embryonnaire et du développement postembryonnaire intramarsupial du jeune). Dans les conditions équivalentes à celles qui règnent dans les biotopes naturels de l'espèce, cette durée n'est pas inférieure à 9 mois.

Activité générale de la ♀ durant la gestation: Les ♀ devenues ovigères au laboratoire ayant été isolées aussitôt dans un aquarium particulier ont permis les constatations suivantes:

— La ♀ ov. est capable de fouir, quoique moins intensément que les individus en intermue de repos génital. En effet, dans tous les cas, les ♀ gestantes installées sur un fond d'argile neuve creusent rapidement un court terrier qui se termine par une chambre légèrement élargie, permettant au Crustacé de se retourner sur lui-même. Lorsque la galerie se développe au contact du verre, ce que l'on peut obtenir par une disposition judicieuse de l'argile, l'animal peut y être facilement observé (pl.V,15). L'activité motrice de la ♀ devient alors extraordinairement faible, puisqu'elle peut rester une quinzaine de jours sans sortir de son terrier, les seuls mouvements perceptibles étant les battements des pléopodes respiratoires et, périodiquement, des mouvements d'extension des oostégites qui s'écartent légèrement, dilatant ainsi la poche incubatrice, ce qui doit assurer un certain brassage des oeufs. Quant à la nutrition, on constate qu'au cours des premiers mois de la gestation, l'attraction de la nourriture semble faible. Toutefois, des ♀ ovigères depuis 150 jours sont attirées à nouveau par le Cerophyl et s'en repaissent effectivement. Par contre, les ♀ gestantes ne semblent pas attirées par les proies vivantes et je n'ai observé aucune réaction de prédation de leur part. Leur comportement est donc très différent de celui des ♀ au repos génital. Ceci est à rapprocher du fait que, dans les captures par le procédé Bou-Rouch (cas du sous-écoulement du Nert, qui fournit

en toute saison des effectifs très importants de *St. virei* boué), après appâtage des tubes au moyen de fragments de viande, il n'y a point, ou pratiquement point, de ♀ ovigères dans le lot.

c. *Période postgestative de l'intermue de reproduction*: Chez *St. virei*, toutes les observations ont montré que l'intermue de reproduction se prolonge longtemps après que tous les jeunes de la portée aient quitté le marsupium. Cette période postgestative dure au minimum 2 mois, le plus souvent 3 à 6 mois, parfois 8 mois et plus, chez les ♀ les plus âgées. Durant tout ce temps, la ♀ semble avoir retrouvé une activité normale, tant en ce qui concerne les déplacements que la nutrition. Ceci peut être noté, aussi bien par les observations dans les élevages, que par le fait que les captures, dans les biotopes naturels, comportent des ♀ en proportions notables et que ces individus sont normalement attirés par les appâts carnés. Ces ♀ à marsupium vide sont donc obligées d'attendre leur prochaine mue (mue intermédiaire), pour que leur aspect se modifie.

4. *Mue intermédiaire*: La plupart des ♀ ovigères de *St. virei*, qu'elles aient été récoltées dans cet état, ou qu'elles le soient devenues au laboratoire, ont été conservées en élevage, en général isolées de leur progéniture, jusqu'à ce que survienne la mue qui marque la fin de l'intermue de reproduction. Cette mue est bien connue chez *A. aquaticus*: "Zwischenhäutung" d'Haemmerli-Boveri (1926). Elle a été dénommée mue intermédiaire par Balesdent (1964). Chez *St. virei*, la durée de cette mue est de 10-11 jours pour les ♀ de taille moyenne, mais atteint 16-21 jours pour les très grandes (cf. chapitre II).

Dans tous les cas, j'ai pu observer que:

a. La demi-exuviation postérieure amène la formation d'orifices génitaux de taille réduite, à bords latéraux chitinisés affrontés, que l'on peut considérer comme non-fonctionnels.

b. La demi-exuviation antérieure amène la disparition de la poche incubatrice. Les oostégites fonctionnels sont rejetés et il apparaît à leur place de petites lamelles non jointives, qui caractérisent les intermues de repos génital de la ♀ adulte (Magniez 1968a, p. 371). A ma connaissance, cette règle ne souffre aucune exception.

c. Examinée aussitôt après le rejet de la demi-exuvie antérieure, la ♀, dont le tégument est alors très transparent, possède des ovaires de faible diamètre. Les ovocytes sont très petits et sans trace de vitellus. Il est donc possible d'affirmer qu'à l'issue d'une intermue de reproduction, la femelle n'est jamais en état de se reproduire à nouveau. La mue intermédiaire, qui amène toujours la disparition de la poche incubatrice, marque le début d'une longue période de repos génital. On obtient une femelle dite ♀1 (Racovitza 1950), qui pourra rester dans cet état durant une ou plusieurs intermues successives, avant d'être à nouveau apte à se reproduire. Nous aurons à prendre en considération ces données pour envisager la question de la périodicité de la reproduction chez les Sténaselles.

D. Périodicité de la reproduction chez les Sténaselles:

Les données relatives à la présence ou à l'absence de rythmes dans l'activité reproductrice chez les cavernicoles sont, en général, assez controversées. En ce qui concerne les Sténaselles, il convient de distinguer:

– Le problème de la périodicité de la reproduction à l'échelle des populations naturelles: existe-t-il un maximum saisonnier dans les reproductions, une saison de ponte?

– Le problème du rythme des pontes à l'échelle de l'individu: si une femelle donnée pond à un moment donné, combien de temps après sera-t-elle capable d'émettre une nouvelle ponte?

1. *Généralités*: L'existence, chez les animaux épigés, de variations annuelles très importantes de l'activité générale et plus particulièrement de l'activité reproductrice avait été depuis longtemps notée, spécialement en ce qui concerne les Vertébrés. Les auteurs qui se sont intéressés à la faune cavernicole, y compris les précurseurs de la biospéléologie, ont eu pour souci primordial d'établir, dans chaque groupe où cela était possible, une comparaison entre l'activité reproductrice des formes troglobies et des formes épigées voisines.

Toutefois, comme l'indique Vandel (1964), ces recherches ont souvent été faussées au départ par des idées préconçues qu'ont pu avoir les différents chercheurs, quant aux conditions régnant dans le milieu souterrain et quant à leur constance.

C'est ainsi que toute une série d'auteurs, à la suite de Bedel et Simon (1875), ont été enclins à nier l'existence de toute périodicité reproductrice chez les cavernicoles, tandis que d'autres, étudiant en détail la biologie d'une espèce souterraine donnée, ou d'un petit groupe d'espèces voisines, au lieu d'émettre prématurément des lois générales, ont constaté que les espèces troglobies envisagées présentaient, dans la nature, un maximum saisonnier de la reproduction assez net, quoique fortement atténué par rapport aux épigés voisins. C'est le cas des Amphipodes souterrains du genre *Niphargus* (Ginet 1960, 1969). Le phénomène serait plus particulièrement net pour les troglobies aquatiques, soumis à une pulsation annuelle du débit des eaux, qui provoquerait un apport rythmique annuel des débris nutritifs exogènes (notion de "flood factor"). Toutes les données actuelles sur l'arythmicité ou l'existence de rythmes circanniens chez les différents troglobies ont été réunies, comparées et discutées avec soin par Vandel (1964), puis plus récemment par Husson (1971). Il est donc inutile de les reprendre ici et je me contenterai d'analyser et de discuter les observations faites sur *St. virei* ou les autres *Stenasellidae*.

2. *Périodicité des reproductions dans les populations naturelles de Sténaselles*: Il semble indispensable d'exposer séparément les observations réalisées dans un milieu artificiel (élevages), et celles effectuées dans les biotopes mêmes, j'ai déjà insisté (Magniez 1967/68, 1971a et chapitre précédent), sur le fait que la plupart des stations de *St. virei* n'ont permis la capture que de quelques individus. Il est alors fort rare de trouver, dans ces lots à effectif réduit, la moindre ♀ gestante, si bien qu'aucune indication sur la reproduction dans de telles stations ne peut être donnée. Pourtant, dans les rares cas où la station est à la fois peuplée et accessible tout l'année, de multiples lots, parfois de plusieurs dizaines d'individus, ont pu être capturés (cf. chapitre I). On peut alors y trouver un certain nombre de ♀ gestantes, mais aussi de ♀ marsupium vide. C'est en réunissant les données sur ces captures et en analysant leur répartition dans le temps que l'on peut se faire une idée sur la distribution annuelle des reproductions dans une telle station. Pour illustrer ces deux cas, voici deux exemples: une visite à la Tute de Jovis supérieure (n°27), le

7-07-1961, permet d'observer et de capturer 5 ♀ adultes, toutes au repos génital et aucun renseignement sur la reproduction ne peut en être tiré, par contre, une visite à Peyort (n°12), le 4-07-1961, permet la capture, entre autres, de 9 ♀ adultes, dont 7 au repos génital, la huitième ovigère (développement des embryons très avancés) et la dernière à marsupium vide (venant de libérer ses pulli, ce qui nous donne une idée sur l'époque approximative de naissance des jeunes dans la grotte.

Chez les *Asellidae* épigés (*A. aquaticus*, *P. meridianus*, etc.), la durée du séjour intramarsupial des embryons et celle de l'intermue de reproduction elle-même sont courtes, de l'ordre de un mois, au maximum (Balesdent 1964). Si l'on étudie des échantillons de populations prélevés mensuellement, comme le fit Steel (1961), le taux de représentation des ♀ en intermue de reproduction apporte très rapidement une idée assez précise sur la périodicité saisonnière de la reproduction, qui est d'ailleurs extrêmement marquée pour ces deux Aselles de surface (pic de reproduction en mars-avril, à Dijon), comme J-P Henry et moi-même avons pu le constater, après d'autres auteurs européens.

Le cas des Sténaselles est plus délicat à interpréter. Si nous découvrons dans un biotope une ♀ ovigère, cette simple observation ne peut être suffisante pour présumer l'époque de ponte, car le séjour intramarsupial est très long chez les Sténaselles (9-10 mois à 11°). Pour reprendre l'exemple précédent, la ponte de la ♀ ovigère capturée à Peyort le 4-07-1961 peut se situer à toute date comprise entre juin 1961 et novembre 1960, ce qui est fort imprécis. L'observation microscopique du contenu de la poche incubatrice est nécessaire. Elle permet d'apprécier l'état d'avancement de la portée (aspect des embryons ou des larves) et d'estimer avec plus de précision la date présumée de ponte. Par exemple, la seule ♀ capturée ovigère à la grotte du Bédât, au cours de trois prospections successives, l'a été le 13-09-1966. L'aspect des larves constituant la portée m'a permis de fixer leur naissance à la fin d'octobre de la même année, ce qui indique que la ponte de cette ♀ remontait approximativement à la période 15-12-1965 à 15-01-1966. Lorsque la ou les ♀ ovigères capturées dans la station sont conservées en élevage, il suffit de noter la date de sortie des jeunes pour en déduire celle de la ponte maternelle. Ainsi, le Goueil-di-Her m'a permis de capturer 108 *St. v. hussoni* le 17-08-1967. Sur les 50 ♀ adultes du lot, 4 étaient ovigères. La naissance des pulli est survenue respectivement en novembre 1967 pour la ♀ n°1, en janvier 1968 pour les ♀ n° 2 et 3 et du 15 février au 15 mars 1968 pour la ♀ n°4. Les époques approximatives de ponte sont donc respectivement février 1967, avril 1967 et 15 mai - 15 juin 1967. On remarquera que ces données restent très insuffisantes pour démontrer l'existence éventuelle d'une périodicité. La seule station qui ait fourni un nombre assez élevé de ♀ ov. pour apporter des précisions sur la répartition des pontes au cours de l'année est la grotte du Mont-de-Chac dont il sera question maintenant.

a. *Périodicité des pontes de St. v. hussoni au Mont-de-Chac*: Une vingtaine de visites ont pu être effectuées dans cette grotte, lors de mes séjours au laboratoire de Moulis. Toutefois, comme j'ai pu disposer au préalable des lots de Sténaselles capturés par Jeannel et Racovitza le 30-08-1906 et le 15-09-1912, l'analyse de ces matériaux m'a permis de confirmer mes observations. En septembre 1912, les deux auteurs avaient soigneusement observé le fond du gour, capturant tous les individus

visibles. Parmi les 35 ♀ adultes pêchées (Racovitza 1950), nous trouvons 21 ♀ (au repos génital) et 14 ♀ ovigères (soit les 2/5 du total). Pour 13 d'entre-elles, les jeunes se trouvaient au dernier stade larvaire avant la naissance (cf. § suivant) et j'ai déduit de leur aspect que la libération par la mère aurait dû intervenir entre le 15 octobre et le 30 novembre suivant la capture. Pour la ♀ n° 14, dont les jeunes étaient à un stade larvaire plus précoce, j'ai estimé que leur naissance serait intervenue dans le courant de janvier suivant la capture.

J'ai été ainsi amené à admettre que la ponte des ♀ capturées le 15-09-1912 remontait, pour 13 d'entre elles, à la période de janvier-février 1912 et à mars-avril, pour la quatorzième. Il est remarquable de constater que, dans ce lot capturé en fin d'été, aucune ♀ gestante ayant récemment pondu n'était présente.

De la fin de 1960 à 1972, j'ai visité très régulièrement la grotte. Ne pouvant effectuer ces observations que pendant les vacances universitaires, je me suis néanmoins efforcé de les répartir sur les quatre saisons. Les plus importantes ont eu lieu respectivement en avril et en fin d'été (fin août et septembre), les observations complémentaires en juillet et décembre.

a1. La période de fin d'hiver et début du printemps est toujours celle des très hautes eaux (débordement du gour) et la capture des Sténaselles est difficile. Il est malgré tout possible d'y pêcher une demi-douzaine de ♀ ovigères en général. L'observation microscopique du contenu de leur marsupium a toujours montré que les oeufs sont à des stades précoces de segmentation, donc qu'il s'agit de *pontes récentes*. Exemples: en 1966, les 8 ♀ ov. capturées le 2 avril ont été rapportées vivantes, placées en élevage à Moulis et leurs pulli ont été libérés, pour 6 d'entre elles en novembre-décembre 1966 et pour les 2 dernières en janvier 1967; en 1972, les 4 ♀ ov. capturées le 7 avril ont libéré leurs pulli en octobre-novembre. Nous pouvons donc affirmer que les pontes correspondantes avaient eu lieu respectivement en février-mars 1966 et janvier-février 1972.

a2. En fin d'été et début d'automne, le gour est à l'étiage (parfois seulement quelques cm d'eau). Les observations et les captures sont aisées et la station peut fournir une centaine de Sténaselles (cf. § 1), dont 15-20 ♀ gestantes, qui ont alors toujours été placées en élevage individuel à Moulis. A de rares exceptions près, ces ♀ montrent, dans leur marsupium, des larves dont le développement est toujours très avancé. Comme la date de la mise-bas a été notée, on peut en déduire l'époque approximative de leur ponte:

— Les 15 ♀ ov. capturées le 14-09-1960 ont libéré leurs jeunes entre les derniers jours d'octobre 1960 et la fin janvier 1961 (*pontes de début janvier à fin mars 1960*).

— Les 16 ♀ ov. recueillies le 8-08-1967 ont libéré leur portée en novembre-décembre 1967 et janvier 1968. Par exception, l'une d'elles n'a mis bas qu'en mars 1968 (*pontes de 15 ♀ entre janvier et mars 1967*, ponte de la seizième en juin).

— Les 17 ♀ ov. pêchées le 26-08-1972 furent fixées immédiatement et leurs portées étudiées. L'état de développement des jeunes larves était tel que leur libération normale serait intervenue entre le début de novembre 1972 et la mi-février 1973. Les pontes correspondantes dataient donc de la *période début janvier — fin avril 1972*. Les observations relatives aux ♀ gestantes capturées au cours des années

1961, 1963-1966 et 1968-1971 confirment celles faites en 1960, 1967 et 1972.

a3. *Conclusion*: Il semble qu'à la station du Mont-de-Chac, *St. virei hussoni* présente un rythme annuel de reproduction bien marqué. Les pontes, dans l'immense majorité des cas, ont lieu au cours des trois premiers mois de l'année, mais surviennent encore, en moindre nombre, les mois suivants. La libération des jeunes intervient généralement en fin d'année (fin d'octobre à janvier, exceptionnellement plus tard).

Il est intéressant de rapprocher ces observations du régime hydraulique du gour dont j'ai signalé les variations annuelles (cf. seconde partie de ce travail), qui vont jusqu'à l'épuisement quasi total lors des arrière-saisons très sèches. On conçoit qu'il puisse exister une relation entre la période de ponte des Crustacés et le régime des eaux. En effet, la saison d'étiage est extrêmement défavorable à la reproduction. Au cours des années à automne sec, il se pourrait même que la mue (et la mue parturIELLE des ♀ en particulier), ainsi que le rapprochement des individus, soient rendus impossibles, par manque d'eau libre. En fin d'hiver et au printemps (apport d'eau considérable, avec venues de substances nutritives), les conditions sont, au contraire, idéales pour l'activité générale des Sténaselles, la nutrition, la mue et le rapprochement des sexes. On peut alors penser que la relative synchronisation des reproductions, qui a été constatée au Mont-de-Chac, est largement déterminée par la pulsation hydraulique annuelle du gour.

b. *Autres stations intéressantes de St. virei hussoni*:

b1. *Grotte de l'Estelas*: Cette station fort populeuse m'a fourni, en douze ans, 441 ♀ adultes: 356 ♀ (repos génital), 69 ♀ (marsupium vide), et seulement 16 ♀ ovigères (5 en 1964, 1 en 1965, 1 en 1966, 6 en 1967 et 3 en 1972, les lots des autres années n'en recélant aucune). Huit des ♀ ov. ont libéré leur portée en décembre-janvier (pontes en mars-avril précédents); 5 en septembre-octobre (pontes en décembre-janvier précédents) et les 3 dernières en avril-mai (pontes en juillet-août précédents). Bien que cette station montre un certain groupement des pontes en hiver et au printemps, c'est un exemple moins probant et il illustre le caractère aléatoire de la collecte d'informations précises sur une espèce cavernicole. Comme par ailleurs, en fin de saison, le lac à l'étiage conserve un peu d'eau libre, la contrainte écologique sur le cycle reproducteur est beaucoup moins sévère qu'au Mont-de-Chac.

b2. *Grotte du Bédat*: L'unique ♀ ov. capturée le 10-09-1966 a libéré ses jeunes en octobre-novembre suivants. On peut penser que la ponte remontait à fin janvier 1966.

b3. *Ruisseau souterrain de Saint-Paul*: La visite du 18-03-1964 m'a permis de collecter 47 ♀ adultes, dont 28 ♀ et 19 ♀. La présence de ces nombreuses ♀ à marsupium vide est un indice sérieux de l'existence d'une période de libération massive des jeunes qui, compte-tenu de la durée considérable de l'intermue de reproduction, doit occuper les 3-4 mois précédant la capture (décembre-janvier-février, en particulier). Il pourrait donc lui correspondre une période de ponte printanière qui, le lot du 18-03 ne comportant aucune ♀ ov., pourrait être légèrement postérieure à mars.

b4. *Grotte du Goueil-di-Ier*: Rappelons que les 4 ♀ ovigères capturées permettaient de penser que leur ponte remontait à février, avril et mai-juin. De plus, dans le lot capturé en janvier 1969, sur 29 ♀ adultes, il y avait 10 ♀, ce qui indique encore

l'existence d'une libération massive de jeunes, au cours du dernier trimestre de l'année précédente. A cette libération doit nécessairement correspondre une période de *pontes groupées en fin d'hiver*.

c. *Autres sous-espèces de St. virei*:

c1. *St. virei boui*: De multiples visites à la station originale de cette forme (ruisselet de la galerie artificielle de Couflens de Betmajou), m'ont permis d'en capturer 100, dont 6 ♀ ovigères. Les dates de pontes, estimées d'après l'époque de fin de gestation, seraient février pour 1 ♀, mars pour 2 autres et avril pour les 3 dernières. Nous aurions alors un *maximum de pontes en fin d'hiver et début du printemps*, au moins dans cette station. Cette forme étant présente dans le sous-écoulement du Nert et ayant été capturée régulièrement au cours d'une année par le moyen de pompes appâtés (Gourbault et Lescher-Moutoué 1968), il est possible que les lots fixés permettent de confirmer, ou d'infirmer l'existence de ce maximum annuel des reproductions. La manière la plus commode sera d'analyser la répartition des jeunes Sténaselles au premier stade, donc ayant été libérés par la mère peu de temps avant la capture, dans chacun des prélèvements mensuels.

c2. *St. virei buchneri*: Aucune ♀ ovigère n'a été capturée, mais un fait intéressant est à noter: l'important lot pêché le 5-04-1966 à la Cueva de Cullalvera (130 individus) comportait 52 grandes ♀. Si aucune ne portait d'oeufs, 29 d'entre-elles avaient un marsupium vide. Cette représentation massive des ♀ en fin d'intermue de reproduction indique manifestement que de très nombreuses naissances ont eu lieu au cours des mois précédents (fin d'automne et hiver) et qu'en conséquence, les pontes remontent au *printemps, après avril*.

c3. *St. virei virei*: Les captures au gouffre de Padirac ne contenant aucune ♀ ovigère, les seules indications relatives à cette forme nous viennent du domaine interstitiel. Au cours d'un pompage dans le sous-écoulement du Tarn, une ♀ a été capturée au début d'avril 1967. L'examen ayant montré que les oeufs se trouvaient à un stade très précoce de segmentation, la ♀ ov. fut mise en élevage et la gestation se termina courant janvier 1968, ce qui faisait remonter la ponte à mars 1967. Cette sous-espèce étant également présente dans la nappe éluviale de Jouan d'Arau, près de Moulis, des captures importantes furent effectuées par filtrage continu de la source (Lescher-Moutoué 1968). Dans les filtrages de printemps (mars-avril-mai), nous trouvons à la fois une ♀ ovigère prête à mettre-bas, 6 ♀ (ayant libéré récemment leurs jeunes) et aussi 51 jeunes au premier stade. Ces jeunes ont moins de 2 mois de vie libre (cf. § suivant), si bien que nous pouvons envisager pour eux une naissance hivernale, donc une recrudescence des pontes à la fin du printemps, comme pour les autres sous-espèces. Quant à *St. virei angelieri*, aucune station connue actuellement ne se prête à des observations sur sa reproduction.

d. *St. builti*: Nous ne connaissons pas encore la durée de la gestation de cette grande espèce, bien que les observations sur ses intermues (cf. chapitre II), laissent prévoir qu'elle est au moins égale et même supérieure à celle de *St. virei*. Comme 5 ♀ gestantes seulement ont été capturées, il est délicat de donner un avis sur la périodicité de ses pontes. En effet, si deux des ♀, recueillies en septembre, portaient des pulli dont l'éclosion était proche, les trois autres, bien que capturées en août, octobre et novembre, portaient des oeufs de ponte très récente.

e. *Discussion et conclusions*: Ginet a exposé récemment (1969) comment il a pu mettre en évidence l'existence d'une périodicité saisonnière des reproductions de l'Amphipode hypogé *Niphargus longicaudatus* de la grotte d'Hautecourt (Ain). Les Crustacés, vivant dans des gours argileux, les conditions sont telles qu'il est possible, à l'occasion de chaque visite mensuelle, de disposer des appâts permettant d'attirer et de capturer tous les individus visibles, afin d'affectuer le décompte des ♀ ovigères. Poursuivies durant quatre années consécutives, ces observations montrent qu'il existe un pic de reproduction très net au printemps et un minimum automnal extrêmement marqué. On peut donc se demander quelles conditions devraient être réunies pour réussir à obtenir, en ce qui concerne les Sténaselles, des renseignements aussi précis.

e1. *Question du site*: Il est nécessaire de disposer d'une station accessible en toute saison, ce qui élimine la plupart des biotopes connus, soit qu'ils soient trop éloignés du laboratoire, soit qu'ils soient situés en altitude dans une zone montagneuse, soit qu'ils soient noyés une partie de l'année (cavités de la zone amphibie ou réseaux actifs, rivières en période de crue, etc.). La grotte du Mont-de-Chac seule semblait offrir des caractéristiques très semblables à celle d'Hautecourt, de ce point de vue.

e2. *Question de l'effectif de la population naturelle*: Pour que les observations périodiques présentent une réelle valeur, il est nécessaire de contrôler, à chaque visite, un nombre suffisant d'individus. Dans le travail de Ginet, ce nombre est en général voisin de la centaine, pour tous les mois de l'année (1967 et 1968 en particulier), si bien que les taux de ♀ ovigères relevés ont une réelle signification. Or, en ce qui concerne *St. virei*, le biotope du Mont-de-Chac permet bien de capturer un tel nombre d'individus, mais uniquement lors des mois favorables (été et automne, c'est-à-dire lorsque le niveau du gour est moyen ou bas). Les visites de printemps, période de crue, ne m'ont jamais permis de contrôler qu'une vingtaine de Sténaselles. Les périodes de quasi-assèchement sont au moins aussi défavorables (fin d'automne particulièrement sec), car tous les Isopodes, réfugiés au sein du limon argileux sont inaccessibles. Par ailleurs, *Stenasellus* n'est pas, comme *Niphargus* un Crustacé nageur. Aussi, la venue aux appâts est-elle beaucoup plus lente et partielle. Le fait que la gestation soit beaucoup plus longue chez les Sténaselles que chez *Niphargus* accroît par contre la probabilité que chaque ♀ ov. soit contrôlée et compense l'insuffisance numérique de la population.

e3. *Question de la disponibilité de l'observateur*: La nécessité d'effectuer des observations à intervalles de temps assez rapprochés et au minimum durant une année entière demande une présence quasi constante de l'observateur au voisinage immédiat des biotopes étudiés, ce qui ne pouvait être mon cas. Quoiqu'il en soit, *St. virei hussoni* montre, à l'évidence, une périodicité annuelle des reproductions à la grotte du Mont-de-Chac, bien que la démonstration en soit apportée par des décomptes moins nombreux et moins précis que ceux réalisés par Ginet sur *Niphargus longicaudatus*.

e4. *Valeur générale des observations*: *St. v. hussoni* mis à part, nous possédons beaucoup moins de renseignements sur la périodicité des autres sous-espèces et, *a fortiori*, sur celle des autres espèces européennes et, naturellement, sur celle des

Stenasellidae inféodés aux nappes pluriatiques des régions tropicales ou aux eaux karstiques des basses latitudes. Tout au plus peut-on rappeler, pour ces derniers, que dans les climats tropicaux à deux saisons, l'une sèche, l'autre humide, le régime des eaux souterraines présente une pulsation annuelle extrêmement importante (niveau des nappes, concentration ionique, etc.) qui ne doit pas manquer de retentir sur l'activité organique de leurs hôtes.

Quant à *St. virei*, j'ai montré (cf. deuxième partie de ce travail), la variété considérable de ses milieux de vie. Les eaux karstiques, à tous les niveaux du massif, les nappes éluviales comme les nappes alluviales, sont susceptibles de l'abriter, jusque dans le flux souterrain des cours d'eau épigés. L'espèce est un ensemble de populations soumises, les unes à des conditions variant relativement peu au cours de l'année (biotopes cavernicoles, nappes profondes), les autres à des variations du milieu physique bien plus importantes (sous-écoulement, nappes éluviales). Rien ne s'oppose à ce que les peuplements de ce dernier type présentent une époque de reproduction maximale beaucoup mieux définie que celle des peuplements cavernicoles. Mon collègue J-P Henry, qui étudie actuellement la biologie des Asellides souterrains (*Proasellus cavaticus* et espèces voisines), pourra certainement apporter d'intéressantes conclusions sur la périodicité comparée d'une espèce habitant à la fois les eaux de grottes à température très constante et les nappes alluviales à température très variable dans l'année, espèce qui manifeste donc, dans l'Est de la France, la même ubiquité écologique que *St. virei* dans les Pyrénées et le bassin aquitain.

3. *Reproduction dans les élevages de Sténaselles*: Ayant montré que, dans les populations naturelles (Mont-de-Chac, plus spécialement), il existe un groupement certain des pontes au cours d'une saison, on peut se demander si, dans les élevages expérimentaux d'adultes, placés, soit à la grotte de Moulis, soit en chambre froide, on va retrouver trace de ce synchronisme relatif des reproductions. La réponse à cette question reste difficile à donner, pour les raisons suivantes:

a. En douze ans, je n'ai pu disposer, au total, que de 243 ♀ ovigères. 101 d'entre elles ont été capturées gestantes dans la nature, dont les 3/4 environ au Mont-de-Chac. Il n'en reste que 142 qui soient devenues ovigères au laboratoire, soit seulement 11-12 par an.

b. Toutes les reproductions d'une année déterminée ne surviennent pas dans un élevage unique à fort effectif, qu'aucune station connue ne pourrait alimenter, mais dans une série de lots conservés simultanément (d'origines très variées: Mont-de-Chac, Estelas, Bédac, Gourgue, Sauvajou, etc., pour *St. v. hussoni*; Cullalvera, pour *St. v. buchneri*; Padirac, pour *St. v. virei*, etc.). De plus, certains des aquariums se trouvaient à Moulis, d'autres en chambre isotherme à Dijon et quelques uns, durant quelques années, à Antheuil, (cf. premier chapitre), donc dans des conditions assez variées.

c. Les individus reproducteurs en élevage n'ont pu être, jusqu'à présent, que des spécimens originaires de biotopes naturels, qui ont vécu un certain nombre d'années dans leur propre station, dans des conditions fort différentes: le matériel vivant est donc très hétérogène.

d. Les élevages doivent être maintenus en place durant de longues années, ce qui

nécessite un entretien périodique: renouvellement de l'argile et de l'eau, apports de nourriture, etc., qui soumettent obligatoirement les Crustacés à des stimuli dont le rythme, pour artificiel qu'il soit, n'est peut-être pas sans influence.

Quelques exemples précis vont pouvoir maintenant illustrer le comportement habituel d'un élevage de Sténaselles en ce qui concerne la reproduction:

e. Dans un lot de 7 ♂ et 7 ♀ (*St. v. hussoni* de l'Estelas), mis en place en septembre 1960, il apparaît 3 ♀ ov. en juin-juillet 1961. Par la suite, aucune reproduction n'est observée avant août 1964.

f. Dans un lot de 28 ♂ et 15 ♀ (*St. v. hussoni* du Goueil-di-Her), installé en janvier 1969, une ♀ devient ovigère en avril 1970, 2 en juillet 1970 et aucune avant l'été 1972.

g. Dans un lot de 24 ♂ et 53 ♀ (*St. v. hussoni* du Bédât), mis en place en septembre 1966, il n'est pas apparu de ♀ ov. avant août 1969 (2 cas simultanés).

h. Dans un lot de 29 ♂ et 18 ♀ (*St. v. hussoni* de Lespiougue), de juillet 1966, il n'est pas apparu de ♀ gestante avant avril 1971 (2 cas).

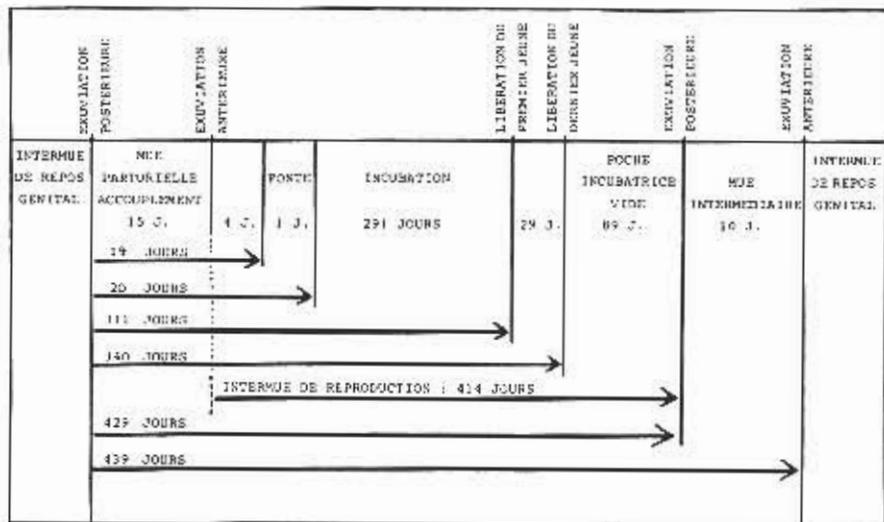
i. Enfin, dans un gros élevage, comportant au départ de nombreux ♂ et 67 ♀ (*St. v. hussoni* du Sauvajou), d'août 1966, je n'ai pas observé de reproductions avant le courant de l'année 1969 (10 cas, correspondant à des pontes réparties de décembre 1968 à août 1969). Par la suite, une reproduction a eu lieu en avril 1970 et une en janvier-février 1972.

On constate donc, en général, qu'après mise en place d'un élevage, il peut survenir quelques cas de ponte dans les mois qui suivent l'installation. On peut penser qu'il s'agit de ♀ pratiquement prêtes à la ponte et qui, de toutes façons, l'auraient effectuée au printemps suivant, dans leur biotope naturel. Ensuite, c'est seulement après un temps de latence important, supérieur à un an (2, 3 ans ou davantage), que surviennent des cas isolés ou groupés de reproduction. Ces cas sont toujours en faible nombre, compte-tenu de l'effectif du lot. Les observations ne permettent donc pas de montrer le maintien d'un rythme saisonnier des reproductions, dans les conditions stables régnant au laboratoire souterrain ou dans les chambres isothermes.

Ces observations n'ont évidemment qu'une valeur indicative. Pour obtenir des résultats plus probants, il serait souhaitable d'utiliser, comme reproducteurs, non pas des Sténaselles du milieu naturel, mais des individus nés au laboratoire. En réunissant dans un grand aquarium plusieurs portées et en les maintenant en vie jusqu'à l'âge adulte, on pourrait réaliser des observations sur un matériel plus homogène et non influencé au préalable par les conditions particulières d'un biotope naturel. Une telle expérience est possible, mais sa réalisation demandera une dizaine d'années.

4. Rythme individuel de ponte et repos génital de la femelle:

Dans un travail récent, Rouch (1968), comparant les rythmes de ponte des ♀ des différentes espèces de Copépodes Harpacticides épigés et souterrains mises en élevage, arrive à la conclusion que le rythme des formes hypogées est fortement ralenti par rapport à celles de surface. Pour une espèce muscicole épigée, on trouve à peu près 4 pontes par mois, mais seulement 2 pour un hypogé récent et 3 en 2 mois pour une espèce troglobie ancienne. Le groupe des Harpacticides comprenant égale-



CHRONOLOGIE D'UN CYCLE REPRODUCTEUR TYPIQUE CHEZ STENASELLES VIREI (MIRON)

Fig. 33

ment des espèces marines, dans lesquelles la succession des pontes est extrêmement rapide (une ponte tous les 3 jours, chez *Tisbe furcata*, selon Lwoff 1927), fournit donc un exemple particulièrement démonstratif du ralentissement de l'activité reproductrice chez les Copépodes hypogés.

Chez les Sténaselles, organismes souterrains de taille bien plus importante que les Copépodes, la question du rythme des pontes va se poser à une toute autre échelle. C'est pour cette raison que j'ai traité en priorité la mue, la durée des intermues des adultes et les problèmes chronologiques qu'elles posent. Les Sténaselles vivent normalement de nombreuses années. J'ai estimé à 15 ans la longévité naturelle des ♀ des lignées cavernicoles. Pour un adulte de taille moyenne ou forte, l'intervalle séparant deux mues successives est couramment de 9-10 mois, mais il peut devenir supérieur, disons *annuel ou quasi annuel*, rien que pour les intermues normales. Or, les intermues parturielles des ♀ sont obligatoirement plus longues encore que les précédentes: 12 mois au minimum pour les jeunes ♀ gestantes, 15-16 mois en général et parfois 18 mois pour les ♀ âgées. De plus, il ne faut pas perdre de vue qu'une intermue parturIELLE n'est jamais suivie directement d'une mue parturIELLE, donc d'une ponte et d'une nouvelle intermue de reproduction: à l'issue de sa gestation, la ♀ ov. *subit toujours une mue intermédiaire*, qui fait disparaître son marsupium et marque *le début d'une intermue de repos sexuel* (9 mois au moins, pour une ♀ de taille moyenne).

Une femelle donnée, qui subirait une mue parturIELLE et pondrait en janvier de l'année n^o1, pour prendre un exemple précis, est donc rigoureusement incapable de pondre une seconde fois, au cours de cette même année. Bien mieux, elle ne peut même pas le faire à la même saison de l'année suivante (janvier, année n^o2). Il faut

attendre au minimum 21 mois (c'est-à-dire octobre de l'année n^o2), pour qu'une nouvelle ponte soit théoriquement possible (12 mois + 9 mois). S'il s'écoule deux intermues de repos sexuel successives (durées respectives de 9 et 10 mois), il faudra patienter au minimum 31 mois (12 + 9 + 10), pour obtenir la seconde ponte (août de l'année n^o3). Il faudra attendre au minimum 42 mois (juillet de l'année n^o4), s'il se produit successivement trois intermues de repos sexuel avant la seconde mue parturielle (12 + 9 + 10 + 11 mois) ...

On peut donc affirmer que l'existence d'un rythme annuel de ponte, à l'échelon individuel, chez les Sténaselles (*St. v. hussoni*), les autres sous-espèces de *St. virei* et les espèces voisines observées), est *arithmétiquement impossible*. La périodicité théorique minimale est *bisannuelle*: pontes au printemps des années n, n+2, n+4, etc. Cette périodicité est certainement plus couramment *trisannuelle* et même *pluriannuelle*, dans les populations confinées dans des biotopes où l'apport nutritif est médiocre.

Ce fait essentiel peut être traduit d'une autre manière: dans les populations d'Asellides épigés, dont la vie est courte et dont l'incubation ne dépasse pas un mois, un maximum très accusé de l'activité reproductrice existe au printemps, ce que J-P Henry et moi-même avons pu constater chez les *A. aquaticus* et *P. meridianus* de Dijon. A cette époque, la totalité ou la quasi-totalité des ♀ sont en intermue de reproduction (mars-avril). Dans une population de Sténaselles, à quelque saison que ce soit, un tel phénomène ne peut pas exister, car le lot des ♀ adultes est formé de deux catégories d'individus: d'une part, un certain pourcentage de ♀ qui vont se reproduire dans l'année et, d'autre part, toutes les ♀ qui sont inaptes à le faire, au cours de cette même année.

Compte-tenu des valeurs numériques données, on peut affirmer que, dans le meilleur des biotopes possibles, on ne rencontrera, au maximum, que 50% des ♀ en intermue parturielle (♀ ov. ou ♀², marsupium encore occupé ou vidé). La seule station qui approche de ce cas théorique est celle du Mont-de-Chac où j'ai trouvé 44,7% de ♀ en intermue de reproduction (♀ ov. + ♀²) sur un total de 380 ♀ adultes capturées.

On peut alors penser que, dans ce biotope très favorable, les intermues de reproduction d'une même ♀ ne sont généralement séparées que par *une seule intermue de repos sexuel*: la plupart des ♀ pondent une fois tous les deux ans et quelques unes, une fois tous les trois ans seulement.

En général, les apports nutritifs vers le biotope karstique ne seraient, ni assez abondants, ni assez réguliers, pour permettre aux ♀ d'accumuler des réserves vitelignes nécessaires, au cours d'une seule intermue de repos sexuel, aussi deux, trois, ou davantage de ces intermues se succèdent-elles dans l'intervalle séparant deux reproductions. Ainsi, à la grotte de l'Estelas, bien que la population soit importante, par suite de l'étendue du lac, les captures cumulées (422 ♀ adultes), n'ont jamais renfermé que 19,6% de ♀ à marsupium (♀ ov. + ♀²). Ceci donne à penser qu'il s'écoule au moins 5 ans entre deux pontes successives, pour beaucoup de ♀ de cette station. La pérennité de la population cavernicole en cause n'est pas mise en péril par cet espacement considérables des reproductions individuelles, car *St. virei* reste une espèce prolifique (portée moyenne de 32 jeunes). En admettant une mortalité

précoce nulle, il suffirait en effet qu'une seule ♀ sur 15 se reproduise une seule fois dans sa vie, pour maintenir l'effectif de la population. La population de l'Estelas reste donc à un niveau de prolificité très supérieur à ce minimum théorique et conserve un important excédent annuel des naissances.

Une conclusion s'impose: à l'intérieur de la seule sous-espèce cavernicole *St. v. hussoni*, il ne semble pas exister de rythme-type de ponte, valable pour toutes les ♀ de tous les biotopes. Il existe simplement une limite inférieure du temps séparant deux pontes successives. Cette durée est égale à la somme d'une intermue parturielle, plus une intermue de repos génital et vaut environ deux ans, dans les conditions optimales. Elle augmente, pour devenir pluriannuelle, dans les biotopes moins favorables (apport nutritif réduit, températures basses): Quel est donc le déterminisme de la reproduction?

Le processus biologique qui semble synchronisé sur un rythme annuel, ou quasi annuel, par les pulsations du milieu souterrain, serait vraisemblablement la mue (durée de l'intermue des adultes tendant à devenir proche de l'année). La ponte de la ♀ survenant à l'occasion d'une mue particulière (parturielle), cela implique *ipso-facto* une certaine synchronisation des pontes, lors de la période des hautes eaux, la plus favorable. Mais seules vont pondre les ♀ en état de le faire, c'est-à-dire celles qui portent des ovocytes arrivant à maturité. Les autres ♀ adultes de la population, dans le même temps, vont effectuer une mue non-reproductrice (mue intermédiaire ou mue de repos sexuel, selon les cas).

En effet, ayant observé de nombreuses ♀ gestantes (*St. v. hussoni* pour la plupart), j'ai pratiquement toujours noté que chaque ♀ prête à pondre avait développé une génération complète d'ovocytes, remplissant les ovaires sur toute leur longueur et donnant un effectif d'oeufs comblant totalement le marsupium. En d'autres termes, je n'ai pas observé, chez les Sténaselles, le phénomène rencontré chez des Asellides épigés: la ponte de printemps, ayant un effectif considérable, à la suite de la longue période de repos génital hivernal, suivie de pontes d'été à très faible effectif, les hautes températures estivales de l'eau raccourcissant considérablement les intermues et ne permettant plus à la ♀ d'accumuler les réserves nécessaires à une génération complète d'ovocytes, phénomène bien observé sur *A. aquaticus* par Balesdent (1964) et que nous avons retrouvé sur les peuplements vivant près de Dijon.

La ponte, chez les Sténaselles cavernicoles, semble donc être l'équivalent de la "ponte de printemps" des épigés, ponte correspondant à l'accumulation maximale de réserves compatible avec la taille de l'individu, à la suite d'une longue phase de repos. On conçoit alors que l'intervalle de temps entre deux pontes successives, tout en ayant un minimum biologique (intermue parturielle + intermue de repos), ait une valeur réelle (le plus souvent très supérieure à la précédente), déterminée essentiellement par des causes écologiques locales (importance des apports nutritifs dans le biotope, température). Ce serait alors le temps nécessaire pour accumuler des réserves vitellines correspondant à une génération complète d'ovocytes, ce qui, pour *St. v. hussoni*, demanderait couramment de 3 à 5 ans dans de nombreuses stations cavernicoles.

E. Conclusions:

Les appareils génitaux ♂ et ♀ des Sténaselles ne diffèrent pas fondamentalement de ceux des autres Asellotes. Tout au plus doit-on signaler quelques variations dans la position de la glande androgène et noter la constitution très particulière des pléopodes II du ♂, qui jouent un rôle essentiel dans la fécondation interne.

Contrairement à ce qui s'observe chez les Asellides ou chez de nombreux autres Isopodes (*Helleria*, *Caecosphaeroma*, etc.....), le mâle adulte est plus petit que la femelle. Cette différence de taille est certainement à relier au fait que la formation du couple est très éphémère et qu'il n'existe pas de chevauchée nuptiale. Celle-ci, courante chez les Isopodes, peut devenir démesurément longue chez les Sphéromiens cavernicoles. Son inexistence chez les Sténaselles est certainement une conséquence de l'écologie originelle du groupe (vie dans les interstices ou dans des galeries creusées dans les alluvions imbibées d'eau). Ce mode de vie serait incompatible avec une chevauchée nuptiale qui, si elle existait, pourrait durer des semaines ou même des mois, comme c'est le cas chez *Caecosphaeroma burgundum* qui, elle, est un organisme d'eau libre.

L'accouplement des Sténaselles est très bref (quelques dizaines de minutes) et bilatéral successif. Il ne peut s'opérer que lorsque la femelle est réceptive, c'est-à-dire lors de l'intramue parturienne. Cette période dure en général deux semaines. Au cours des intermues de repos sexuel, les orifices génitaux de la femelle ne sont pas fonctionnels: ils ne le deviennent que lors du rejet de la demi-exuvie postérieure de la mue parturienne. La demi-exuviation antérieure libère ensuite des oostégites fonctionnels qui constituent le marsupium. Les oeufs y sont pondus 3 à 5 jours après seulement et la ponte peut durer 24 heures environ. Les oeufs sont plus gros que ceux des Asellides (presque 0,4 mm de diamètre chez *St. virei* et presque 0,6 chez *St. bulli*). Ils sont très riches en vitellus, mais il est difficile de faire des comparaisons précises, la famille des *Stenasellidae* ne renfermant aucune espèce épigée. Le nombre des oeufs par ponte paraît être plus ou moins fonction de la taille, ou plutôt de la masse de la femelle (15 à 60 oeufs, chez *St. v. hussoni* 32, en moyenne à la grotte du Mont-de-Chac). Les Sténaselles étant des Asellotes de forte taille, il n'existe pas de disproportion entre la taille de l'oeuf à la ponte et la taille de la femelle adulte, comme cela existe chez les Isopodes nains, adaptés à la vie psammique (Microparasellides).

L'intermue parturienne est très longue (12 à 18 mois, chez *St. virei*, selon l'âge de la femelle). La période de gestation ne durant que 9-10 mois, dans les conditions normales, il s'ensuit que la femelle conserve sa poche incubatrice vide pendant 2 à 8 mois, après avoir libéré sa portée. La mue qui termine l'intermue de reproduction ramène toujours les oostégites à l'état non fonctionnel. Ainsi, une intermue parturienne n'est jamais directement suivie d'une nouvelle ponte, mais toujours d'une ou plusieurs intermues de repos génital (durée 9-10 mois à plusieurs années), au cours de laquelle s'accroît une nouvelle génération d'ovocytes. Ce phénomène est à relier à la longévité extrême des Sténaselles (au moins 15 ans, pour les *St. virei hussoni* ♀).

Le problème de la périodicité de la reproduction doit être étudié à deux niveaux différents: celui de la population naturelle, celui de l'individu:

Dans les populations où des cas de reproduction ont pu être observés, il semble bien exister un maximum saisonnier (pontes en fin d'hiver et début du printemps, naissance des jeunes en automne, à la grotte du Mont-du-Chac). Ce phénomène ne paraît pas se maintenir en élevage. Il s'agit peut-être tout simplement d'une relative synchronisation des mues parturielles des femelles aptes à subir celle-ci, principalement sous l'action de facteurs écologiques, caractéristiques de chaque biotope considéré (Hood factor).

— Par suite de la longue durée des intermues et du fait qu'une intermue parturielle est toujours suivie, au moins, d'une intermue de repos génital, une même femelle ne peut pas se reproduire chaque année et ses reproductions sont espacées de deux à cinq ans, selon les qualités de son biotope. Dans certains cas, il se pourrait que la ♀ ne se reproduise qu'une fois au cours de sa vie.

Compte-tenu de l'espacement minimal intangible des pontes (2 ans), c'est peut-être l'état de ses réserves vitellines et le rythme de leur accroissement, selon les disponibilités du milieu, qui constitue l'horloge biologique propre aux femelles de chaque station.



PLANCHI. IX

32. ♀ ovigère de 8 mm, *St. viri lussoni* de l'Estelas; poche incubatrice distendue par les larves prêtes à éclore. L'une d'elles est partiellement dégagée des oostégites. Remarquer l'importance et le port des péréciopodes I (gnathopodes), dont le développement des articles de base limite celui du marsupium vers l'avant.

II - DEVELOPPEMENT DE STENASELLUS VIREI ET SA CHRONOLOGIE:

A. Généralités:

Le développement des Isopodes oculés a fait l'objet d'innombrables travaux, depuis environ un siècle et demi. Il serait fastidieux de les énumérer tous. J'ai consulté plus spécialement ceux qui se rapportent aux Asellotes ou aux groupes voisins: Rathké (1834), Roule (1896), Van Beneden (1869), Mac-Murrich (1895), Strömberg (1965), etc..., mais j'ai attaché une attention particulière aux travaux relatifs au développement de Péracarides cavernicoles: *Niphargus virei* (Ginet 1960), *Cuecosphaeroma burgundum* (Daum 1954), *Microcharon*, *Angeliara* et *Paracharon* (Coincau 1971). De plus, j'ai eu de nombreux et fructueux échanges de vues avec mes collègues et amis F. Graf (comparaison du développement des Amphipodes et des Isopodes) et J-P. Henry (comparaison du développement des Asellides souterrains, *Proasellus* du groupe *cavaticus*, avec celui des Sténaselles).

Le développement intramarsupial des Sténaselles n'a fait l'objet que de rares observations: Racovitza (1950) a décrit le dernier stade larvaire non mobile de *St. virei hissonii* et Argano (1968) a donné un schéma du stade larvaire précédent pour *St. nuragicus* de Sardaigne.

Les oeufs des Sténaselles séjournent fort longtemps et se développent dans le marsupium maternel. Les jeunes, lorsqu'ils le quittent, sont, comme c'est la règle chez les Isopodes, déjà aptes à se mouvoir normalement, bien que leur aspect ne soit pas encore tout-à-fait identique à celui des adultes.

La phase de vie marsupiale des Sténaselles comprend deux périodes: une première, que l'on peut qualifier d'embryonnaire, se terminant lorsque le jeune organisme se débarrasse du chorion de l'oeuf et une seconde, au cours de laquelle la forme caractéristique de l'espèce se dessine et l'organogenèse se poursuit, c'est-à-dire une période larvaire. Toutefois, lorsque le jeune est libéré par la mère, son périopode VII (segment thoracique VIII) est encore incomplètement développé et ses périopodes VII sont absents: la phase larvaire est inachevée lors de l'acquisition de la vie libre. Elle se poursuit durant les premières intermue, pour donner un jeune pourvu de sept paires de pattes thoraciques comme l'adulte. Ensuite, le jeune entrera dans une période de vie juvénile, qui durera jusqu'à la puberté et se caractérisera par une croissance importante et la différenciation des caractères sexuels externes.

Ainsi, l'étude du développement de *St. virei* sera scindée en deux: phase intramarsupiale, puis phase extramarsupiale.

B. Développement intramarsupial:

Il comprend une période embryonnaire, suivie d'une période larvaire. Sa durée est particulièrement importante.

1. *Durée du développement intramarsupial*: Mes observations ont porté sur la descendance de quelques 240 ♀ ovigères. Ayant déjà donné précédemment (cf. chapitre III/II/C), certaines indications sur ce matériel, je me contenterai de rappeler que plusieurs cas sont à envisager:

- des ♀ adultes, élevées au laboratoires dans des conditions se rapprochant de celles

des biotopes naturels, sont devenues ovigères. Elles ont été observées jusqu'à la sortie des pulli du marsupium.

des ♀ capturées ovigères ont été placées en élevage et suivies, elles aussi, jusqu'à la libération de la portée, l'état de développement de celle-ci, au moment de la capture, ayant été noté.

— des observations réalisées sur des ♀ ovigères restées dans leur biotope naturel, tout au long de leur gestation (grottes du Mont-de-Chac et de Peyort), sont venues confirmer les durées de développement marsupial constatées en élevage.

Dans les conditions normales, à des températures constantes de 9 à 11°, le développement intramarsupial de *St. virei hussoni* et des trois autres sous-espèces étudiées, dure toujours entre 9 et 10 mois. Cette durée peut sembler considérable, mais je n'ai observé aucune exception à cette règle. Quelques essais d'élevage à 6-7° semblent montrer que le développement est encore plus lent (11 mois environ), à ces températures, qui correspondent à celles des biotopes les plus froids de l'espèce, tandis qu'il paraît qu'à 14-15°, la durée du développement est quelque peu raccourcie. Il serait intéressant d'entreprendre une étude des variations de la durée du développement intramarsupial en fonction de la température. La durée normale de 9-10 mois correspond d'ailleurs très bien aux valeurs trouvées pour la durée de l'intermue parturienne des ♀ (cf. chapitre II/IV), puisque celle-ci excède toujours 12 mois, dans les mêmes conditions (cf. chapitre III/I/C). Elle permet, dans tous les cas, au développement intramarsupial de la portée de s'effectuer normalement, avec une importante marge de sécurité. Les jeunes ne sont donc jamais rejetés avant terme par la mue régressive des oostégites.

A plusieurs reprises, j'ai extrait de la poche incubatrice de certaines ♀, des embryons ou des stades larvaires précoces, bien avant terme. Il a été possible de les conserver vivants, durant plusieurs mois, *in vitro* et le rythme de leur développement n'en semble pas sensiblement affecté.

Pour l'*Asellidae* épigé *A. aquaticus*, placé dans les mêmes conditions d'élevage que les Sténaselles, l'incubation est de l'ordre de un mois seulement, au maximum. Selon Unwin (1920) et Steel (1961), cette durée est valable également pour les reproductions de printemps, dans la nature, en Angleterre. La durée du développement intramarsupial des Sténaselles est donc au moins 10 fois plus importante que celle d'un Asellide oculé de taille comparable, les conditions extérieures restant les mêmes (Magniez 1973c).

De nombreuses et intéressantes observations ont été faites sur la durée de l'incubation d'*A. aquaticus*. Il en ressort que cette durée varie dans des proportions considérables en fonction de la température ambiante. Elle ne serait que de deux semaines, environ, pour 18 à 20°5, (Steel 1961, Andersson 1969), de 19 jours à 16° (Balesdent 1964); de 15-20 jours à la température du laboratoire (Henry, *in litt.*), de 26 à 32 jours à 13°5 et de 41-48 jours à 10° (Anderssen 1969). Selon ce dernier, *A. aquaticus* arrive à se reproduire dans les lacs de Suède (c'est-à-dire dans la partie la plus septentrionale de son aire), à des températures très basses (4°5), au prix d'un énorme accroissement de la durée du développement intramarsupial (134-148 jours) et d'un considérable déchet, la majorité des portées étant rejetées par la mue intermédiaire de la mère, avant que les larves soient aptes à mener une

vie libre. Il serait intéressant de disposer de résultats très précis sur les durées et les saisons d'incubation de cette espèce épigée, dans les ambiances climatiques très variées qu'elle connaît, depuis les pays scandinaves jusqu'à l'Europe méridionale, cela fournirait un excellent terme de comparaison pour les formes hypogées. De toute façon, il ne semble pas que la durée d'incubation, chez *St. virei*, soit susceptible de varier dans de telles proportions, en fonction de la température, dans les limites de celle-ci compatibles avec la vie.

Chez un Asellide hypogé, comme *P. cavaticus*, la durée du développement intramarsupial est de 70-80 jours (Henry 1965, résultats préliminaires) à 10°. Elle n'est environ que le double de celle d'un Asellide épigé, dans les mêmes conditions. Chez le grand Amphipode hypogé *Niphargus virei*, l'incubation dure 4 mois et 10 jours (Ginet 1960) et n'atteint donc pas la moitié de celle de *St. virei*. Une durée d'incubation de 3,5 à 4 mois est considérée comme normale pour le grand Oniscoïde *Helleria brevicornis*, par Mead (1963).

Par contre, on connaît des Isopodes cavernicoles aquatiques dont le séjour marsupial est encore plus long que celui des Sténaselles: cas du Sphéromien *Caecospaeroma burgundum*, auquel Daum (1954) attribue une durée d'incubation de 11-12 mois, qui est considérée par Marvillet (1970), comme un minimum absolu, le développement intramarsupial prenant plus couramment 15 mois. Ce même auteur trouve également une durée de 15 mois pour *Monolistra caeca*, élevée dans les mêmes conditions. On peut donc admettre que, chez un certain nombre d'Isopodes cavernicoles, appartenant à des sous-ordres différents, la durée du développement intramarsupial des jeunes peut approcher, égarer ou même dépasser une année, dans les conditions de température de leurs biotopes naturels. En ce qui concerne les Sténaselles, on pourra remarquer que cet allongement est parfaitement conforme avec celui de la longévité générale (de l'ordre de 10 fois celle des Asellotes épigés comparables, cf. Magniez 1973c).

2. *Période embryonnaire*: On admettra qu'elle commence avec la première division de segmentation de l'oeuf et s'achève avec le rejet des membranes ovulaires (chorion et membrane vitelline) par l'embryon. La suite du développement intramarsupial sera qualifiée de postembryonnaire.

Les observations, réalisées surtout sur *St. virei hussoni* et, accessoirement, sur les autres sous-espèces élevées, m'ont amené à assigner à cette phase du développement intramarsupial, une durée de 5 mois à 5 mois $\frac{1}{2}$, aussi bien en élevage que dans les conditions naturelles.

L'embryologie des Isopodes ayant fait l'objet de travaux spécialisés nombreux et précis, l'étude détaillée de l'embryogenèse de *St. virei* ne s'avérait pas nécessaire. Par ailleurs, les Sténasellides ne constituent pas un matériel favorable (rareté des reproductions, haute teneur de l'oeuf en vitellus, excessive lenteur du développement). Je rapporterai cependant quelques observations personnelles sur les étapes importantes de cette embryogenèse.

a. *Stades précoces*: L'oeuf, après la ponte, se présente comme un globe vitellin homogène, formé de granules de taille importante (souvent 5 μ , mais 10-15 μ , pour les plus grands, aussi bien chez *St. virei* que chez *St. hulli*). La teinte est jaunâtre uniforme. Le noyau de fécondation semble se tenir au centre, dans une masse de

cytoplasme hyalin. Celle-ci serait en continuité avec une pellicule de cytoplasme périphérique, par l'intermédiaire de desmosomes cytoplasmiques extrêmement ténues, comme Strömberg (1965) l'a constaté chez *Idotea*. Lors de cette phase précoce, je n'ai jamais observé la présence de la membrane vitelline en dessous du chorion, mais, selon Mac Murrich (1895), l'apparition de cette membrane pourrait être tardive chez les Isopodes dont les oeufs sont très riches en vitellus et cette absence est concevable, dans le cas des Sténaselles. Je n'ai pas non plus constaté la présence des globules polaires en surface du vitellus.

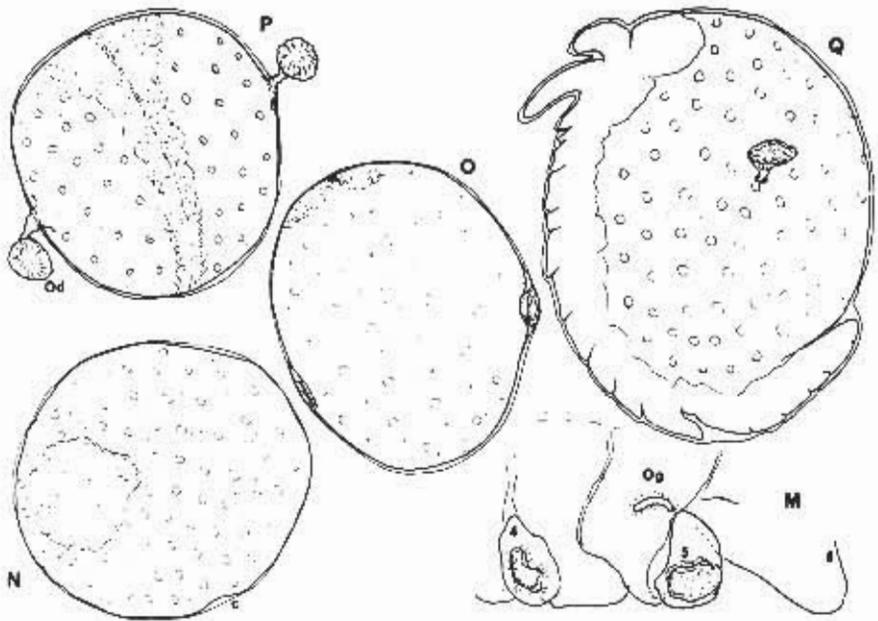


FIGURE 34

M. Schéma montrant la position de l'orifice génital fonctionnel droit ($L = 180-190 \mu$), juste avant la ponte (\varnothing de 9 mm, *St. v. hussoni* du Mont-de-Chaë).

Quelques aspects du développement embryonnaire chez *St. v. hussoni*:

N. Stade précoce, avec aire embryonnaire discoidale ($440 \times 390 \mu$).

O. Stade plus avancé, vue dorsale ($455 \times 385 \mu$): les organes latéro-dorsaux apparaissent sur l'aire extraembryonnaire, sous le chorion et la membrane vitelline, mais ne sont pas encore pédonculés. Les lobes frontaux de l'embryon sont un peu visibles en avant.

P. Stade ultérieur, vue ventrale ($420 \times 400 \mu$): les organes latéro-dorsaux, ayant formé leur pédoncule, ont perforé les membranes ovulaires. L'embryon s'est considérablement allongé, occupant plus d'un demi grand cercle sur le globe vitellin.

Q. Stade embryonnaire terminal ($620 \times 480 \mu$): antennules et antennes refoulent les membranes ovulaires, dont elles vont provoquer la déhiscence, marquant la fin de l'état embryonnaire et le début de la phase larvaire intramarsupiale. La segmentation est terminée. La limite entre péron et pléon est bien visible. On remarque l'importance des réserves vitellines à ce stade et l'éloignement des organes latéro-dorsaux de l'aire embryonnaire.

L'oeuf, d'abord sphérique, devient rapidement ellipsoïdal (jusqu'à 380 par 440 μ , chez *St. v. hussoni*), ou plus ou moins polyédrique, par compression réciproque. Sa taille a déjà été envisagée (cf. § I/C/2). Il est beaucoup plus volumineux (2,4 à 4 fois) que celui des *Asellidae* épigés européens communs. L'oeuf de *St. builti* est encore 2,8 fois plus gros que celui de *St. virei*. C'est dire que les réserves vitellines sont exceptionnellement abondantes et ne seront résorbées que très tardivement au cours des stades larvaires. A un même stade évolutif intramarsupial, l'embryon, puis la larve de *Stenasellus* seront toujours plus globuleux que ceux des *Asellides*. Cette comparaison sera facile à établir, car mon collègue J-P. Henry étudie, dans un travail parallèle à celui-ci, le développement des *Asellides* hypogés du groupe de *Proasellus cavaticus*.

Les premières divisions de segmentation se passent dans le cytoplasme central et sont très incomplètes. Ce n'est que peu à peu que les noyaux des blastomères émigrent vers le périplasme.

Chez *St. virei*, j'ai pu juger de l'extrême lenteur de ces premiers stades. Avec J-P. Henry, j'ai eu, en effet, l'occasion d'effectuer un certain nombre de préparations extemporanées par écrasement ("squash"), afin de compter les chromosomes somatiques dans les plaques métaphasiques de division des blastomères embryonnaires. Un mois après la ponte, le nombre des noyaux est encore insuffisant, pour avoir la chance de trouver à coup sûr des stades métaphasiques. Ce sont seulement les embryons de 1 mois $\frac{2}{3}$ à 2 mois qui permettent d'observer un nombre suffisant de noyaux périphériques. Au bout de 2 mois $\frac{2}{3}$, une petite aire blastodermique blanchâtre, quasi circulaire, s'est formée sur la face ventrale de l'embryon. A ce stade, on voit que, sous le chorion, assez largement décollé, une seconde membrane plus fine (membrane vitelline ?) entoure l'embryon, cf. fig. 34 N et O.

b. *Seconde phase du développement embryonnaire*: L'aire embryonnaire, d'abord discoïdale, va s'allonger progressivement vers l'arrière, jusqu'à occuper environ les deux tiers d'un grand cercle, autour du globe vitellin. L'invagination neurale forme une longue gouttière médiane. Les feuillets internes se mettent en place et, peu à peu, la segmentation mésodermique apparaît. En même temps, sur les régions latéro-dorsales du globe vitellin, apparaissent deux petits disques blastodermiques, blanchâtres comme l'embryon lui-même. Ce sont les ébauches des deux organes latéro-dorsaux (fig. 34 O).

A la fin de cette seconde phase, ces organes vont perforer le chorion et devenir externes (fig. 34 P). Le mécanisme qui leur permet d'opérer cette sortie afin de devenir fonctionnels n'est pas élucidé. Toujours est-il que, rapidement, ces organes croissent, formant un long pédoncule cellulaire, qui se raccorde intérieurement au blastoderme extraembryonnaire, traverse le chorion et s'épanouit distalement en une coupe circulaire dont la concavité est tournée vers l'extérieur (cf. fig. 34 Q, 35 R et S).

Les organes latéro-dorsaux des Isopodes sont connus depuis longtemps. Ils ont reçu des noms très variés: "Wundersamen Blätter" de Rathké (1832), "Blattförmigen Anhänge" de Dejdar (1930), "appendices foliacés" de Van Beneden (1869), etc... Ils ont encore été appelés "branchies embryonnaires" et sont particulièrement bien développés et durables au cours des stades intramarsupiaux des *Asellotes*. Des

rôles très variés leur ont été attribués, mais il semble bien que leur fonction est d'assurer les échanges (respiratoires, substances dissoutes, eau), avec le milieu extérieur (Dejdar 1930). Chez les *Asellidae*, ces organes sont, en général, aplatis et trifoliés distalement (genres *Asellus*, *Conasellus* et *Proasellus*), mais, chez certains *Proasellus* endémiques des Balkans, leur forme est plus simple (Sket 1965) et, dans le genre ibérique *Bragasellus*, ils ressemblent à une coupe pédonculée à contours plus ou moins irréguliers (Henry et Magniez 1973).

Les organes latéro-dorsaux de *St. virei* ont été observés en premier lieu par Racovitza (1950), mais seulement sur un *stade larvaire* intramarsupial déjà tardif. En fait, comme chez les *Asellidae*, ils apparaissent relativement tôt, au cours du développement embryonnaire proprement dit et avant que les ébauches appendiculaires du futur Sténaselle ne soient visibles. Leur formation semble intervenir environ 3 mois après la ponte, tandis que leur érection se produirait quelques quinze jours plus tard. Ils subsistent intégralement jusqu'à la seconde mue larvaire intramarsupiale (cf. fig. 34-38), qui intervient peu de temps avant la naissance, alors que les pléopodes respiratoires deviennent fonctionnels (cf. § 4/d). Ils existent donc pendant environ 5 mois $\frac{1}{2}$ de la vie intramarsupiale.

Van Beneden avait remarqué que, chez *A. aquaticus*, lors de leur sortie, ils

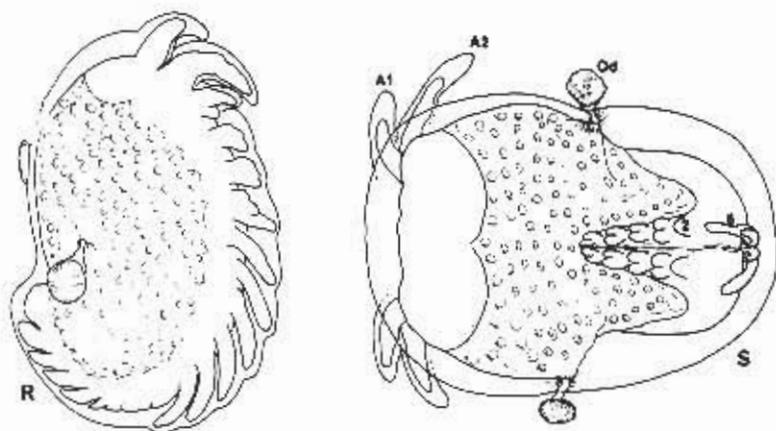


FIGURE 35

Fin de la période embryonnaire: les membranes ovulaires sont sur le point d'être expulsées.

R. Embryon en vue latérale. On note le refolement des membranes par les antennules et les antennes, leur perforation par les organes latéro-dorsaux, lesquels persisteront ensuite durant la vie larvaire intramarsupiale. La segmentation du pléon est achevée. Le péricéronite VIII et le pléonite I ne portent aucune ébauche d'appendice. Le volume du globe vitellin reste considérable.

S. Le même, en vue dorsale. On note le faible développement en largeur du pléon, mais les bourgeons de pléopodes III, IV, V et VI nettement bilobés. A1 = antennules; A2 = antennes; Od = organes latéro-dorsaux; dimensions: 550-610 μ sur 430-400 μ .

refoulaient, puis traversaient à la fois le chorion de l'oeuf et la cuticule blastodermique, sans toutefois provoquer la déhiscence immédiate de ces enveloppes. Après avoir observé à la fois des embryons d'Aselles et de Sténaselles, il m'a paru en être de même chez ces derniers (fig. 34 P, Q). Un stade intermédiaire montre les organes, déjà formés, mais non encore pédonculés, qui semblent exercer une pression, intérieurement, sur les deux membranes (fig. 34 O).

Par leur forme, les organes latéro-dorsaux de *Stenasellus* s'éloignent toutefois de ceux des Aselles. Ils rappelleraient plutôt ceux qui ont été vus, en forme de cupule, sur l'embryon de *Ligia*, par Nusbaum (1893, 1898).

c. *Troisième phase du développement embryonnaire*: Le chorion et la membrane vitelline ont tendance à se décoller de l'embryon. Les contours restent ovoïdes, mais les dimensions s'accroissent. La segmentation est terminée et l'épaisseur des tissus de l'aire embryonnaire augmente. La largeur de cette dernière reste plus grande au niveau du céphalon que du thorax et surtout de l'abdomen. La face dorsale du pléon s'élève au dessus du globe vitellin, mais n'en est pas encore séparée par un sillon. Les bourgeons des appendices se forment au niveau du céphalon et du péréion. Leur taille reste modeste, sauf pour les antennules et les antennes, dont la croissance refoule les membranes vers l'extérieur, ébauchant ainsi deux paires d'évaginations en forme de doigts de gant. Cet aspect va aller en s'accroissant jusqu'à la sortie du jeune organisme du chorion (fig. 35 R et S).

3. *Passage du stade embryonnaire au stade larvaire: éclosion*:

Peu de temps avant la fin de la période embryonnaire, l'organisme se présente encore sous une forme ovoïde, le pôle antérieur étant beaucoup plus massif que le postérieur. Le grand axe (longitudinal) atteint de 550 à 610 μ , chez *St. virei*, le petit axe (transversal), de 430 à 400 μ . Le chorion est largement décollé de l'embryon proprement dit. En dessous de lui, la membrane vitelline s'est également décollée. C'est le seul moment où elle est bien visible. L'embryon a déjà commencé à former sa cuticule nauplienne. On voit alors nettement que la membrane vitelline et le chorion sont traversés par le pédoncule des organes latéro-dorsaux, dont la dilatation terminale, en cupule aplatie, tourne sa concavité vers l'extérieur (fig. 35 S).

Les antennules et les antennes sont déjà bien développées. Peu avant l'éclosion, on voit qu'elles exercent une pression sur le chorion et la membrane vitelline, car ces membranes se trouvent refoulées vers l'extérieur, formant deux paires de manchons autour des ébauches de ces appendices. Les ébauches de tous les segments du corps sont déjà en place. Les bourgeons des maxillipèdes et des 6 paires antérieures de péréiopodes sont bien visibles, mais tous dirigés vers l'arrière et plaqués contre la face sternale de l'embryon. Les segments correspondant aux futurs péréionite VII (VIII) et pléonite I ne portent aucune ébauche. Les bourgeons des pléopodes II sont petits et simples sur tous les individus; ceux des pléopodes III à VI, plus grands, sont un peu bilobés (fig. 35 S).

Toute la face dorsale du céphalothorax est occupée par une énorme masse résiduelle de vitellus jaunâtre. La face dorsale du pléon en est séparée par un sillon encore incomplet.

Il semble que la déhiscence du chorion soit rapide. En effet, dans le marsupium d'une même ♀ ovigère, fixée au moment adéquat, on trouve simultanément des

embryons prêts à se débarrasser de leurs enveloppes et de jeunes larves aux appendices libres, ayant abandonné à la fois chorion et membrane vitelline, ainsi que les débris de ces membranes. La fissuration de celles-ci semble commencer dans la région frontale, près de la base des antennules et des antennes, peut-être sous l'action de la poussée de ces appendices.

4. *Période larvaire intramarsupiale*: Comme l'indique Vandel (1925): "...Le jeune (Isopode) brise les membranes de l'oeuf alors qu'il est encore contenu dans le marsupium. Il y reste enfermé encore quelque temps après l'éclosion. De telle sorte que la vie marsupiale comprend deux périodes, l'une embryonnaire, l'autre larvaire"... Nous pouvons donc désigner les jeunes Sténaselles, une fois qu'ils ont abandonné à la fois le chorion et la membrane vitelline, par le terme de *larves* et non plus d'embryons. Cette larve, au début de son évolution, ressemble encore beaucoup à l'embryon. Sa forme externe va se modeler peu à peu et son organogénèse interne va se poursuivre au cours de cette seconde phase de vie intramarsupiale.

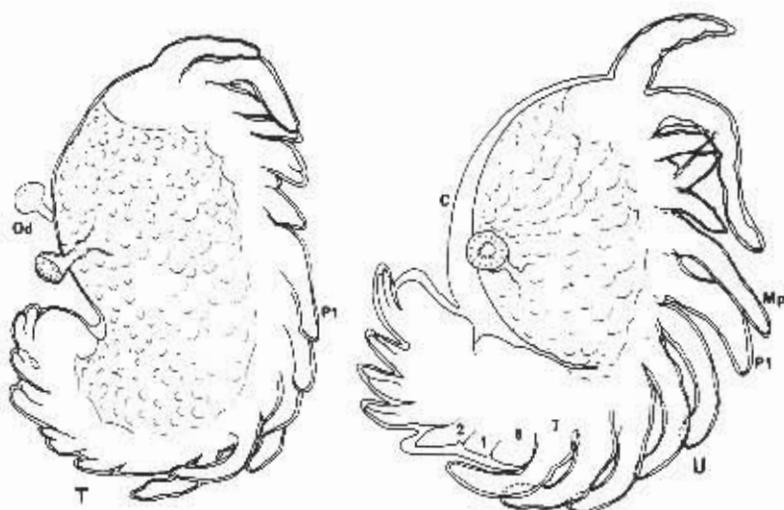


FIGURE 36

Première intermue larvaire intramarsupiale.

L'organisme a perdu ses membranes ovulaires. Les appendices sont maintenant des ébauches libres, qui vont s'allonger considérablement au cours de cette intermue. Pl = péréiopode 1; Od = organes dorsaux (fonctionnels); Mp = maxillipède.

T. Larve en début d'intermue (670 x 450 μ): la cuticule adhère encore à l'ectoderme; le sillon dorsal est encore peu profond et la masse vitelline s'étend encore largement dans le pléon.

U. Larve en fin d'intermue (770 x 580 μ): la première cuticule larvaire (c) s'est décollée. La masse vitelline s'est un peu réduite et retirée dans la région dorsale du céphalothorax. Il en résulte un approfondissement considérable du sillon dorsal et la face dorsale du pléon peut s'individualiser, de même que les péréonites postérieurs (7 et 8). De ce fait, la longueur réelle de la larve s'accroît fortement.

A la veille de sa libération, elle aura acquis un aspect externe relativement proche, mais néanmoins pas identique à celui de l'adulte, si bien qu'il faudra décrire, à l'issue de la *période larvaire intramarsupiale*, des stades larvaires libres ou extramarsupiaux. C'est en particulier au cours de l'ultime phase de la période larvaire intramarsupiale que le jeune acquiert la motilité, devenant capable d'utiliser ses péripodes pour marcher et fouir. La période larvaire, au sens morphologique du terme, se divise donc en deux séquences biologiques, la première, non mobile et marsupiale, séparée de la seconde, mobile et libre, par la sortie du marsupium. Etudions donc séparément ces deux phases, tout en sachant bien qu'elles s'enchaînent parfaitement dans la vie de l'individu.

La période larvaire intramarsupiale de *St. virei* hussoni est d'environ 4 mois $\frac{1}{2}$. Comme pour le développement embryonnaire, il y a synchronisme pour tous les jeunes d'une même portée. Des variations de cette durée, atteignant quelques deux semaines, ont été notées, selon l'origine des ♀ gestantes. Elle est donc plus courte que la période embryonnaire, comme c'était déjà le cas chez les Oniscoïdes (Vandel 1925).

Si la période larvaire intramarsupiale correspond à une morphogénèse progressive du futur Sténaselle, elle peut malgré tout se subdiviser en trois phases bien nettes. Ces phases se trouvent séparées par deux rejets successifs d'une cuticule larvaire. Il est donc possible de les considérer comme *trois intermues successives* dont la première débute avec l'éclosion véritable de l'embryon, mais dont la troisième n'est que très partiellement intramarsupiale, puisqu'elle correspond au premier stade larvaire actif.

a. *Première intermue larvaire intramarsupiale*: Au début, l'organisme, bien que débarrassé du chorion et de la cuticule embryonnaire, est ovoïde, très globuleux. La majeure partie est occupée par une masse subsphérique de vitellus jaunâtre, qui se développe à la face dorsale de tout le céphalothorax. Seul, le pléon forme une légère protubérance qui se recourbe sur la face dorsale du globe vitellin (fig. 36 T). La courbure de la larve est toujours identique à celle de l'embryon dont elle dérive, sa face sternale occupant la périphérie des trois-quarts environ de la circonférence de l'organisme.

Tous les segments du corps sont présents et portent, sauf le dernier péréionite et le premier pléonite, des ébauches d'appendices. Ces dernières sont libres et non plus plaquées contre la face sternale du corps, comme dans les stades précédents. Les céphaliques et les thoraciques sont largement décollées du corps. Les bourgeons de pléopodes sont déjà bien reconnaissables et tournés vers l'arrière. Au cours de ce stade, le sillon dorsal, qui séparait le globe céphalothoracique vitellin de la face tergale du pléotelson, se creuse de plus en plus, ce qui signifie que la moitié postérieure du corps se pédiculise peu à peu et que le massif vitellin, tout en ne régressant que très progressivement, tend à ne plus occuper que la région dorsale de la tête et des quatre péréionites antérieurs: les tergites des quatre péréionites postérieurs peuvent donc s'ébaucher graduellement.

Par l'approfondissement de son sillon dorsal, la larve s'est quelque peu allongée, mais elle conserve jusqu'à la fin de ce stade sa courbure embryonnaire intégrale (fig. 36 U).

Vers la fin de cette phase, il apparaît que la longueur des appendices céphalothoraciques s'est nettement accrue et qu'une division en articles commence à se manifester, mais, il n'y a encore, ni ongles dactyliens, ni soies. Les ébauches des futurs pléopodes III à V sont bilobées, l'exopodite étant nettement plus petit que l'endopodite. Les uropodes, coulés vers l'arrière, sont nettement bifurqués. Les organes latéro-dorsaux restent identiques à eux-mêmes tout au long du stade. Peu à peu, la première cuticule larvaire se décolle et ce décollement est particulièrement important au niveau du sillon dorsal, car ce sillon s'est encore approfondi, libérant la région tergale du quatrième segment thoracique. La masse vitelline n'occupe donc plus que la tête et les trois segments thoraciques antérieurs (segments des maxillipèdes et des péréiopodes I et II). Il semble que, dans la séquence terminale de ce stade, seule la future exuvie maintienne encore la larve dans sa courbure originelle.

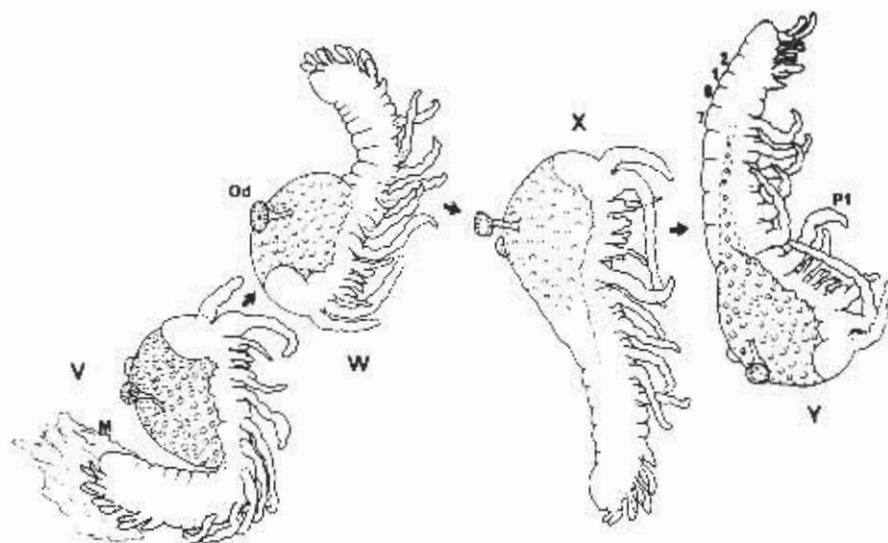


FIGURE 27

Première mue larvaire intramarisupiale.

C'est une exuviation en une seule pièce, donc non isopodienne. A la suite d'une fissuration frontale, la larve se libère par l'avant et l'ancienne cuticule finit par se détacher à l'arrière du pléotelson (fig. V; M = muc; L = 750 μ).

Très rapidement après cette exuviation, la larve perd sa courbure dorsale embryonnaire, par ouverture du sillon dorsal. En W, un stade intermédiaire (L = 780 μ) montre la réduction de la courbure. Le vitellus, encore très abondant, forme la région dorsale de la tête et des trois péréionites antérieures. Les organes dorsaux (Od) restent fonctionnels.

En X, la courbure dorsale est pratiquement disparue (L = 1015 μ).

En Y, la larve a pris une légère courbure ventrale. C'est l'aspect normal au début de la seconde intermue larvaire intramarisupiale (L = 1010 μ); P1 = péréiopode I; 7 et 8 = segments thoraciques VII et VIII; 1 = pléonite I (dénué d'appendices).

b. *Première mue larvaire intramarsupiale*: Parvenue à l'état indiqué précédemment, la larve va se débarrasser de sa première cuticule larvaire. Il semble que la fissuration de cette membrane intervienne d'abord dans la région frontale de l'animal et qu'il s'en libère ensuite de l'avant vers l'arrière, soit en une seule pièce, soit par lambeaux successifs. Ce n'est jamais une exuviation en deux temps, comme chez les Isopodes adultes. J'ai pu observer cette mue sur des larves élevées *in vitro*, ainsi que sur des portées de ♀ gestantes fixées à la période convenable. Cette mue est très spectaculaire car elle est l'occasion d'une *très rapide disparition de la courbure embryonnaire*. En quelques heures, la larve se redresse et sa face sternale, fortement convexe auparavant, devient plane ou même légèrement concave (fig. 37). Ce mouvement est important, car la bosse vitelline dorsale est encore volumineuse à ce stade, alors que chez les *Asellidae* au même stade, elle est pratiquement résorbée. Elle permet très rapidement au tergite du segment thoracique III de s'organiser, la bosse vitelline se réduisant et se cantonnant au niveau du céphalon et des deux segments thoraciques antérieurs. Cette première mue larvaire intramarsupiale apparaît donc comme un important jalon de la morphogenèse.

c. *Deuxième intermue larvaire intramarsupiale*: La larve, à l'issue de sa première mue intramarsupiale, est devenue très sensiblement rectiligne (fig. 37 X et Y et 38 Z). Sa longueur atteint 0,95 à 1,00 mm. La bosse vitelline dorsale, encore bien marquée, ne dépasse pas, vers l'arrière, le niveau du second segment thoracique. Elle porte toujours des organes latéro-dorsaux bien développés, insérés au droit des segments maxillaire et maxillipédien. Ces organes demeureront dans cet état jusqu'à la seconde mue larvaire intramarsupiale. Le sillon intersegmentaire, entre les péréonites III et IV, est complet. Les sillons entre les péréonites I-II et II-III n'existent encore que sur les marges latérales du corps. La largeur de celui-ci est maximale au niveau du céphalon, conséquence de la subsistance de la bosse vitelline. Elle décroît progressivement jusqu'au pléotelson, qui est encore la portion du corps la moins développée.

Corps et appendices restent totalement glabres durant cette intermue. Les antennes sont dirigées vers le bas et on y distingue l'ébauche de 5 articles, dont les 4 de la hampe. Les antennes sont dirigées vers le bas, puis rabattues vers l'arrière, le long de la face sternale du corps. De petites constrictions montrent l'existence des articles de la hampe et de 7 articles au fouet. L'ébauche de la mandibule porte un palpe bien développé et nettement triarticulé. Celle des maxillules et celle des maxilles sont encore petites, de sorte que leur structure est difficile à deviner. L'ébauche de maxillipède est grande et son palpe à 5 articles ressemble à une ébauche de péréiopode. Les 6 paires de péréiopodes sont déjà longues et bien dessinées. Des constrictions délimitent leurs futurs articles, y compris le dactylopodite. On voit déjà que le péréiopode I, futur appendice préhensile, possède une ébauche de propodite falciforme et renflée. Le segment thoracique VIII et le pléonite I sont nus. Le pléonite II porte deux petits lobes simples. La segmentation du pléotelson n'est pas totalement disparue, car un sillon marque encore la limite postérieure du pléonite III. Les pléopodes III à VI sont parfaitement biramés. Les endopodites III, IV et V sont plus épais et charnus que leurs exopodites, plus étroits et arqués. Les deux rames des uropodes, légèrement inégales, sont déjà bien conformées.

Un intestin postérieur ectodermique blanchâtre s'est formé. Il semble s'aboucher, au niveau de la limite péréionite VI-péréionite VII, avec un prolongement postérieur interne de la vésicule vitelline. Ce prolongement contient des granulations de vitellus et des globules lipidiques. Ce pourrait être l'intestin moyen endodermique, transitoire chez les Isopodes (fig. 37 Y).

Au cours de cette seconde intermue larvaire intramarsupiale, qui dure de 6 semaines à 2 mois environ, la forme générale de l'organisme va, peu à peu, s'affiner. La bosse vitelline céphalique se réduit encore, tandis que le péréion s'accroît en longueur. La taille de la larve passe ainsi de 0,95-1,00 à 1,25-1,30 mm. Les appendices s'accroissent également, tout en se décollant du corps et en se disposant plus ou moins perpendiculairement à la face sternale. Le péréiopode I passe ainsi de 220 à 360 μ .

Observée *in vitro* à ce stade, la larve n'est pas complètement immobile. Le corps et les appendices sont animés de lents mouvements de contraction, pour le premier et de balancements, pour les seconds. Le Crustacé repose, couché sur un côté ou sur le dos; il est encore incapable de se tenir sur ses péréiopodes ou de les utiliser. Les pléopodes ne battent pas encore rythmiquement, comme dans le stade suivant. Il semble que, lors de la présente intermue, la future musculature motrice soit seulement en train de se mettre en place.

A la fin de l'intermue, la cuticule se décolle peu à peu. L'épiderme de la larve se rétracte légèrement et on peut observer la formation des futurs ongles des péréiopodes, ainsi que des soies qui garniront les appendices et le corps au stade suivant, ces phanères étant totalement inexistantes jusqu'à présent.

d. *Deuxième mue larvaire intramarsupiale*: Comme la première, j'ai observé cette seconde exuviation intramarsupiale, non seulement sur des portées de jeunes fixés au moment convenable, mais aussi sur des larves vivantes, extraites du marsupium maternel et élevées *in vitro*. Il s'agit encore d'une exuviation en un seul temps. Elle n'est donc pas de type isopodien. La seconde cuticule larvaire se rompt transversalement, au dessus de l'insertion des antennules et le Crustacé va s'en dégager progressivement, de l'avant vers l'arrière, libérant d'abord la tête et ses appendices. Le phénomène dure plusieurs heures (6-7 heures chez les exemplaires *in vitro*) et l'exuvie finit par se détacher de la larve au niveau des uropodes.

En général, cette exuvie est assez résistante pour demeurer d'une seule pièce à l'issue du phénomène. Cette exuviation est pratiquement synchronisée pour toutes les larves d'une même portée (4-5 jours d'écart, au maximum, entre les plus précoces et les plus tardives, *in vivo* comme *in vitro*). Cette seconde mue larvaire survient naturellement dans le marsupium maternel et j'ai constaté que les exuvies étaient rapidement rejetées hors de la poche, par le courant d'eau y circulant de l'avant vers l'arrière. Il est alors possible de les retrouver sur le fond du récipient d'élevage de la ♀ gestante, en l'absence d'argile, bien qu'elles soient extrêmement ténues.

C'est au cours de cette mue que la larve se débarrasse complètement de ses organes latéro-dorsaux. Elle ressemble alors véritablement à un jeune Sténaselle. Les armatures de soies se forment. Les pièces buccales prennent une conformation et une orientation typiques. Les péréiopodes acquièrent aussi leur aspect définitif et le jeune animal peut se tenir sur eux: il est capable de marcher et de fouir. Les

pléopodes III, IV et V battent rythmiquement et peuvent jouer leur rôle respiratoire, phénomène rendu nécessaire par la perte des organes latéro-dorsaux. Cette seconde et dernière mue larvaire intramarsupiale est donc l'occasion d'une nouvelle et spectaculaire métamorphose, à la fois morphologique et physiologique.

Lors de cette mue, les jeunes atteignent 1,5 mm environ, chez *St. virei* et 2,1 mm, chez *St. buili*. Il en résulte un accroissement important du volume de la portée et les oostégites de la mère se distendent quelque peu (cf. pl. IX). Il arrive qu'à cette occasion quelques larves s'échappent prématurément du marsupium. Comme les jeunes sont capables de mouvements actifs, ils se déplacent les uns par rapport aux autres et ont tendance à se disposer parallèlement entre eux et à l'axe longitudinal du marsupium.

c. *Premier stade larvaire mobile*: Les jeunes ayant subi cette seconde mue intramarsupiale possèdent désormais des appendices parfaitement fonctionnels. Chez les Asellotes épigés, ils quittent normalement en masse la poche incubatrice, très peu

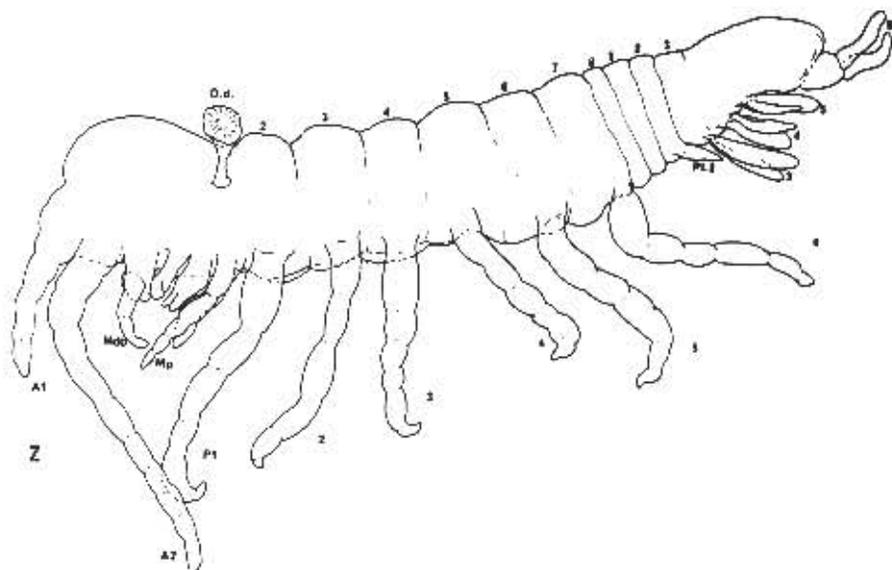


FIGURE 38

Z. Larve au cours de la seconde intermue larvaire intramarsupiale.

Sensiblement rectiligne, sa longueur atteint 1135 μ . Par rapport à l'aspect en début d'intermue (fig. Y), on note la réduction progressive de la bosse vitelline dorsale, qui se cantonne au niveau de la tête et du premier segment thoracique. Les organes dorsaux (Od) restent fonctionnels durant toute cette intermue. A1 = antennule; A2 = antenne; Mdb = mandibule. Maxillule et maxille sont petites, mais visibles. Mp = maxillipède (porté par le segment thoracique I); P 1 à 6 = péréiopodes. Le péréiopode 7 n'apparaîtra que bien plus tard, au cours de la période larvaire postmarsupiale (cf. fig. 39, 40, 41); 8 = péréionite VIII peu développée; 1, 2, 3 = pléonites I, II, III. P12 = pléopode II uniramé; 3, 4, 5 = pléopodes III, IV et V, biramés; 6 = Uropodes.

de temps, parfois quelques heures seulement, après cette mue. Ce départ a lieu, soit par leurs propres moyens, soit parce qu'ils sont expulsés par la mère, qui subit sa mue intermédiaire, marquant la fin de son intermue parturienne.

Ce premier stade larvaire mobile est donc, dans le cas général, le premier stade postmarsupial libre des Isopodes: stade I de Verhoeff (1917, 1920); larve primaire de Vandel (1950); larve hexapode de Racovitza (1950) ou stade manca I de Forsman (1944), (fig. 40).

Or, les jeunes Sténaselles à ce stade ne vont pas s'échapper immédiatement. Bien que capables de mener une vie libre, ils vont encore rester au repos pendant une longue période dans le marsupium, vivant sur leurs réserves vitellines. Ils ne prendront leur liberté que très progressivement. Ici, une part notable de la *première intermue mobile*, normalement extramarsupiale, se passe à l'abri du marsupium. En retirant artificiellement les jeunes du marsupium, dès la fin de leur seconde mue larvaire, j'ai pu vérifier qu'ils sont parfaitement capables de subsister. Placés sur de l'argile, ils creusent très rapidement une galerie où ils se dissimulent. Leur rétention dans le marsupium ne correspond pas à une nécessité vitale absolue, mais très certainement à un accroissement de protection apportée par la mère, donc à une diminution de la mortalité juvénile, par suppression du risque de prédation au cours des premières semaines de liberté possible.

C. Libération des larves:

La sortie du jeune Isopode du marsupium maternel est appelée naissance par certains auteurs. Dans quelques cas (*Jaera*), elle peut-être passive, causée par l'occurrence de la mue maternelle qui supprime la poche incubatrice (Bocquet 1953). Chez les Sténaselles, ce n'est jamais le cas, le marsupium persistant encore, longtemps après que les jeunes l'aient quitté. Il s'agit donc d'une sortie active. J'ai observé que les larves s'échappent principalement par l'arrière du marsupium, entre les deux onstégites postérieurs (IV) qui, n'étant recouverts par aucune autre pièce (fig. 31 G) et n'étant pas munis de rétinacle (fig. 32 K), peuvent glisser l'un sur l'autre et ménager un passage médian (pl. IX, 32). Il n'est pas exclu que la ♀ aide à ce départ en écartant volontairement ces deux pièces, qui sont munies d'un muscle moteur basal.

Chez *St. virci*, cette sortie s'effectue seulement 3 à 4 semaines après la fin de la seconde mue larvaire intramarsupiale. Pour illustrer cette affirmation, voici l'exemple précis d'une ♀ de *St. v. huxsoni* ayant élevé une portée de 42 pulli au laboratoire. L'observation sur le vivant m'avait permis de dater avec précision la fin de la seconde mue intramarsupiale des larves. La ♀ les a libérées ensuite selon le rythme suivant: le lendemain de cette mue: 1; le deuxième jour: 1; le troisième: 2; le quatrième: 2; le quatorzième: 1; le vingt-et-unième: 1; le vingt-neuvième: 1; le trente-et-unième: 8; le trente-deuxième: 1; le trente-troisième: 9; le trente-quatrième: 7; le trente-cinquième: 3, le trente-sixième: 2; le trente-septième: 2 et enfin, le dernier jeune quitte le marsupium le trente-huitième jour après la fin de la seconde mue larvaire intramarsupiale de la portée.

Dans cet exemple, les larves au stade I sont restées en moyenne 28 jours dans le marsupium, après leur dernière mue intramarsupiale, ce dont nous avons tenu

compte lors de l'évaluation de la durée de la première intermue postmarsupiale (stade I). En effet, si on comptait seulement le temps écoulé entre la "naissance" et la première mue isopodienne, comme pour les Isopodes épigés, on commettrait une erreur sur cette durée, en la minorant de près d'un mois.

J'ai indiqué précédemment que les Sténaselles adultes étaient volontiers cannibales. Les jeunes qui sont libérés directement dans un élevage comportant de grands individus, ou même restant trop longtemps en contact avec la mère, disparaissent peu à peu, par suite de la voracité de ces derniers. Pour conserver vivantes les portées, dans leur intégralité, il est bon d'isoler les pulli, dès leur libération, dans un aquarium particulier. Comme il est inconcevable d'attendre leur sortie individuelle, ce qui reviendrait à surveiller jour et nuit la ♀ en fin de gestation, durant un mois, j'ai fait l'expérience de retirer simultanément, à l'aide de pinceaux fins, manipulés sous la loupe binoculaire, toute la portée, dès qu'elle est au stade I. Les jeunes, comme leur mère, supportent très bien, à quelques accidents près, cette opération et le rendement de l'élevage est sérieusement accru. J'ai surtout pratiqué cette extraction sur des ♀ gestantes élevées à Moulis, puisqu'il ne m'était possible de surveiller ces élevages qu'au cours de quelques séjours chaque année.

Une question se pose maintenant: celle du "rendement" naturel des pontes. En effet, selon certains auteurs, comme Jancke (1926), Gravier (1931), Saudray et Lemerrier (1960), etc., il existe, chez de nombreux Isopodes, une réduction du nombre des jeunes, par rapport à celui des oeufs pondus par la ♀. D'autres exemples sont rapportés par Wolff (1962, p.222). Chez *St. virei*, je n'ai jamais observé de telles réductions. Lorsque tous les oeufs d'une même ponte ont été effectivement fécondés, qu'ils commencent à se segmenter normalement et qu'aucun accident ne survient lors de la gestation, on retrouve, à la "naissance", autant de jeunes que d'oeufs pondus. Il n'y a donc pas d'élimination progressive d'embryons ou de larves de la poche incubatrice. J'ai signalé que parfois, dans les portées très nombreuses, quelques jeunes étaient expulsés lors de leur seconde mue larvaire intramarsupiale, sans doute faute de place, mais ils sont, à ce stade, parfaitement viables. Les seuls cas de réduction ou d'annulation de l'effectif de la portée semblent résulter d'une fécondation défectueuse (ou peut-être unilatérale?), ou de l'absence de fécondation. Dans ce cas, nous savons que les ovules ne se segmentent jamais. Ils sont souvent rapidement attaqués par des mycéliums qui peuvent envahir toute la poche incubatrice.

D. Développement larvaire postmarsupial:

Les jeunes Isopodes, lors de leur libération par la mère, sont encore totalement dépourvus de péréiopodes VII et leur dernier segment thoracique (VIII) est peu développé (cf. fig.40 F). Au cours des premières mues de vie libre, l'organisation se complète et les larves prennent l'aspect externe d'une très petite ♀ immature. On peut donc définir chez eux une période larvaire libre ou postmarsupiale (Wolff 1962), souvent appelée période de développement postembryonnaire (Verhoeff 1917, 1920, Vandel 1925, Bocquet 1953, Coineau 1971, Matsakis 1955, etc.). Il lui fait suite une période de croissance somatique au cours de laquelle les caractères sexuels externes se différencient. Mais, chez certains Isopodes, principalement ceux

de petite taille, dont le nombre de mues juvéniles est faible, ces deux périodes s'interpénètrent largement. Dans le cas de Sténaselles, Asellotes de taille moyenne ou grande, à nombreuses mues préadultes, il semble possible de délimiter ces deux périodes.

1. *Première intermue larvaire postmarsupiale*: C'est la première intermue au cours de laquelle les larves mènent une vie libre (larve primaire, stade I ou manca I

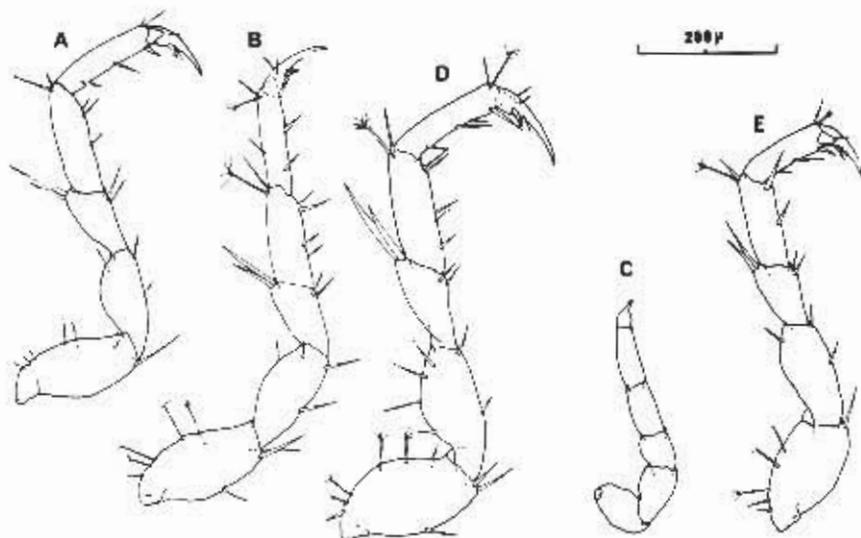


FIGURE 39

Évolution des péréiopodes VI et VII au cours des trois premières intermues de vie libre, chez *St. virei*:

A. Péréiopode VI du premier stade. Lors de cette intermue, les péréiopodes VII encore absents extérieurement sont représentés par des bourgeons internes dans le péréionite VII (segment thoracique VIII). (cf. fig. 40 F).

B. Péréiopode VI du second stade. On note l'enrichissement des armatures de soies et en particulier la croissance des soies sensorielles "en palmier" de la marge tergale du basipodite. Le péréiopode VII existe maintenant sous la forme rudimentaire (C). De petite taille, il est glabre et non fonctionnel, car porté plaqué sous la face sternale du corps.

D. Péréiopode VI du troisième stade. La taille générale de l'appendice s'accroît, la taille et le nombre des soies également.

E. Péréiopode VII du troisième stade: il a maintenant l'aspect d'un appendice fonctionnel, mais sa longueur est encore inférieure à celle du péréiopode VI (0,8 fois, en moyenne). C'est seulement lors de l'intermue 4 que le péréiopode VII prend une longueur subégale à celle du VI et lors de la cinquième intermue qu'il devient plus grand que le VI, comme c'est le cas chez l'adulte (Magniez 1968a).

des autres Isopodes). Rappelons que les jeunes Sténaselles passent la première partie de cette intermue (les 2/5 en général), dans le marsupium, la naissance étant tardive chez eux.

a. *Durée de la première intermue mobile*: Le temps qui s'écoule entre la naissance et la première mue dans le milieu extérieur est, en général, de 40-60 jours (moyenne 48), dans les conditions normales. Mais, ce temps ne correspond pas à la durée de la première intermue mobile, car celle-ci doit être décomptée entre la seconde mue intramarsupiale en une pièce et la première mue isopodienne dans le milieu extérieur. Dans ces conditions, cette première intermue (stade I) dure de 62 à 89 jours (moyenne 76, soit deux mois et demi), pour *St. virei*. Cette durée est énorme, car la première intermue, chez les Asellotes épigés, ne dure que quelques jours (3-5, chez *A. aquaticus*, par exemple). On peut donc affirmer que, dès leur naissance, les Sténaselles présentent un rythme de mue très ralenti, par rapport aux Isopodes de surface.

b. *Aspect de la larve au stade I*: La longueur des jeunes *St. virei* au stade I est toujours de 1,4 à 1,6 mm (Racovitza 1950 donnait 1,5 mm). Sur un lot complet, j'ai trouvé une moyenne de 1,53 mm (*St. v. hussoni*). Les jeunes *St. v. virei* semblent un peu plus allongés et plus grêles ($L = 1,5-1,6$ mm). Les jeunes *St. buili* au même stade sont bien plus grands (2 à 2,2 mm, moyenne 2,1). Il existe donc nettement un rapport entre la taille de l'oeuf et celle du jeune à la naissance chez les Sténaselles.

Le péréionite VII (segment thoracique VIII) est encore peu développé, sa longueur n'étant qu'environ la moitié de celle du péréionite VI et à peine plus grande que celle des pléonites I et II. Les péréiopodes VII sont encore absents. Toutefois, par transparence, sur les individus vivants, ou mieux, après coloration au noir chlorazol des exemplaires fixés, leurs bourgeons internes sont visibles, sous forme de deux invaginations sternales, sous-cuticulaires, sur lesquelles des constriction indiquent vaguement les limites des futurs articles (fig. 40 f). Sur certains jeunes, ces formations internes sont visibles dès la naissance.

Les antennules, courtes, comportent leur hampe normale de 4 articles et un fouet de 3 articles seulement. Une seule lame olfactive existe, sur le second article. L'article distal, extrêmement petit, comme chez l'adulte, ne porte que de longues soies sensorielles.

Les antennes ont une hampe normale de 6 articles, dont le troisième porte un exopodite (squama) bien développé, avec 2 soies lisses apicales, tandis que le fouet ne compte que 9 articles. Les péréiopodes I ont un propodite et un dactylopodite encore faiblement armés, mais cette armature va se compléter dès les stades suivants (fig. 40 G).

Les péréiopodes II-VI portent déjà tous leur épine dactylienne sternale, qui restera unique, en principe, dans les sous-espèces *virei hussoni* et *virei angelieri*, mais qui sera doublée d'une épine proximale ultérieurement, dans les autres souches et chez *St. buili*, (cf. première partie, p. 33). Le pléonite I ne porte aucun appendice, même chez les futurs ♂. Le pléonite II porte, chez tous les individus, une paire de pléopodes triangulaires de type ♀, avec sur leur marge externe une soie exopodiale et sur leur marge distale, 2 soies endopodiales, en général. Dès ce stade, le pléopode

Il montre de petites différences morphologiques, caractéristiques des sous-espèces de *St. virei*. Les fig. 40 H, I et 2, permettent ainsi de comparer le pléopode II de *St. v. hussoni* et *St. v. boui*. Ces appendices montrent déjà la même différence de forme qui affecte les adultes. Les pléopodes III possèdent un exopodite déjà conformé en opercule, mais portant un nombre de soies sternales restreint (fig. 40 I). L'exopodite des pléopodes IV, étroit et allongé, ne porte que 2 soies plumbeuses distales, alors que leur nombre est plus élevé chez l'adulte, au moins dans les sous-espèces autres que *St. v. boui* (Magniez 1968 a), comparer les fig. 7 F et 40 J. L'exopodite des pléopodes V est déjà styliforme, induré et garni d'écaillures pectinées de nature épicuticulaire (pl. III/10 et fig. 40 K).

c. *Nutrition de la larve au stade I*: Ayant suivi avec attention de nombreux jeunes au stade I, je n'ai jamais pu observer l'absorption de nourriture extérieure par ceux-ci. Certains auteurs ont déjà remarqué, sur d'autres Isopodes, que la digestion vitelline n'est pas terminée à ce stade (Legrand 1952, Matsakis 1962). Les Sténaselles au stade I montrent leurs deux caecums entériques encore incomplètement développés en longueur vers l'arrière, mais de forme restant massive, avec des cellules contenant de nombreuses inclusions vitellines. On peut penser qu'à ce stade, l'individu vit encore sur ses réserves. Citons, comme argument favorable à cette

FIGURE 40

Aspect du jeune *St. virei* lors de la première intermue larvaire mobile.

Le jeune passe la première partie (28 jours en moyenne) de cette intermue (de durée totale 76 jours, en moyenne), dans le marsupium, puis il est libéré ("naissance") et mène une vie libre (48 jours en moyenne). Cette intermue est l'équivalent des stades manca 1 + manca 2 ou larve primaire + larve secondaire des Isopodes.

F. Habitus dorsal (*St. v. hussoni*) du premier stade. Longueur: 1,4 à 1,6 mm. Fouet de l'antenne avec 3 articles et 1 lame olfactive. Fouet de l'antenne avec 9 articles et squama déjà bien développée sur l'article III de la hampe. Péréronite VII (segment thoracique VIII) à peine plus développé que les pléonites libres I et II. Péréiopodes VII représentés seulement par des ébauches internes (en pointillé). Pléotelson rétréci en largeur, de longueur 280 μ .

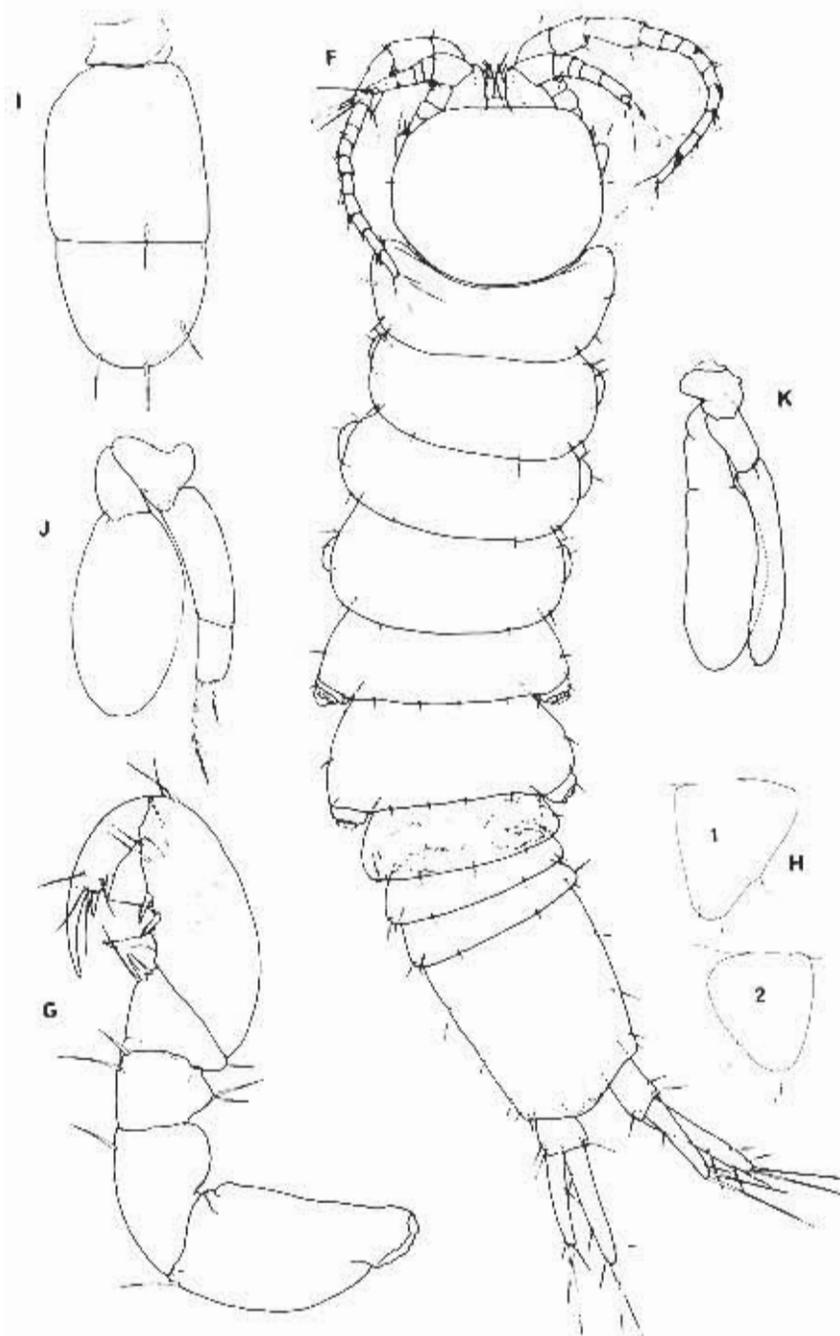
G. Un péréiopode I du même. L'armature sternale du propodite et du dactylopropodite, très réduite, rappelle celle des *Microcerberidae* adultes. Longueur du basipodite: 165 μ .

H. Les pléopodes II sont identiques chez tous les jeunes et de type ♀ parfait. H1 = pléopode II de *St. v. hussoni* (L = 102 μ). H2 = pléopode II de *St. v. boui* (L = 85 μ). Dès ce stade, les différences morphologiques entre ces deux sous-espèces sont perceptibles (cf. Magniez 1968a, pp. 386-388, fig. 4).

I. Pléopode III gauche (opercule), face sternale du jeune *St. v. hussoni*. L = 250 μ . L'endopodite charnu, respiratoire, a été pointillé.

J. Pléopode IV gauche, face sternale, du même. L = 195 μ . Exopodite styliforme induré, avec seulement 2 soies plumbeuses distales, comme chez l'adulte de *St. v. boui*. L'endopodite charnu, respiratoire, a été pointillé.

K. Pléopode V gauche, face sternale, de *St. v. boui*. L = 220 μ . L'exopodite styliforme induré porte déjà des aires écaillures. L'endopodite charnu, respiratoire, a été pointillé.



hypothèse, le fait que la première intermue libre du Crustacé conserve une durée remarquablement constante, quelle que soit la pauvreté du milieu d'élevage en substances nutritives alors que, dès l'intermue suivante, il n'en sera plus de même.

d. *Taille du stade I chez les Isopodes*: J'ai déjà insisté sur le fait que, chez les Asellotes, la taille de l'adulte est très variable, selon les espèces (de 1-2 mm à 20-40 mm), ce qui correspond à des rapports de masse extrêmement élevés. Les dimensions linéaires et les volumes des oeufs sont relativement moins variables que ceux des individus adultes. Comme le premier stade libre (manca I) est commun à tous les Isopodes, il serait intéressant de connaître les dimensions linéaires et la masse de ce premier stade, pour de nombreuses espèces, afin de les comparer, d'une part avec les caractéristiques de l'oeuf et, d'autre part, avec celles de l'adulte. La seconde comparaison permettrait de déterminer le coefficient de croissance linéaire totale, relatif à chaque espèce.

La taille du jeune au stade I est très voisine de 1 mm, chez les Asellides européens communs. Chez les *Paraselloidea*, elle varie de 1,1 mm environ (*Haploniscus antarcticus*, selon Wolff 1962) à 0,9 mm (*Jaera albifrons albifrons*, selon Wolff 1962), 0,7 mm environ (genre *Microcharon*, selon Coineau 1971) et enfin 0,5 mm environ (genre *Paracharon*, selon Coineau 1971). Nous voyons donc que le jeune *Stenasellus* au stade I (1,5 mm environ, pour *St. virei*, 2,1 pour *St. buili*), fait figure de géant parmi les Asellotes du même stade. Sa taille se rapproche alors plutôt de celle des jeunes Isopodes terrestres ou des Sphéromiens.

La taille maximale atteignant 12 mm pour la ♀ et environ 10 mm pour le ♂ de *St. virei* (respectivement 16 et 14 mm, chez *St. buili*), il apparaît que le coefficient de croissance linéaire totale est, dans l'une et l'autre espèce, voisin de 8 pour la ♀ et de 7 pour le ♂. Ce coefficient est inférieur à celui des Asellides épigés atteignant des tailles similaires. Il est par contre très supérieur à celui des Microparasellides. Chez *Microcharon marinus*, selon Coineau 1971, la taille maximale de la ♀ adulte ne dépasse pas 1,59 mm (moyenne 1,53 mm) et celle du ♂ 1,3 mm (moyenne 1,14 mm), tandis que le jeune à la naissance (stade I), atteint 0,66-0,80 mm (moyenne 0,76 mm). Le coefficient de croissance linéaire n'est donc que de l'ordre de 2, tant chez cette espèce que chez les formes voisines, l'adaptation à la vie psammique les ayant donc frappés de nanisme à l'état adulte.

2. *Première mue en deux temps*: Elle présente un intérêt particulier. La première mue subie par le jeune Sténaselle dans le milieu extérieur est, en effet, la *première mue isopodienne en deux temps*. *Stenasellus* obéit donc à la règle générale qui veut que les Isopodes, une fois libérés du marsupium, n'effectuent plus que des exuviations en deux temps. Il peut être néanmoins intéressant de rappeler qu'une exception à cette règle a été signalée. George (1972), indique que chez l'isopode antarctique géant *Glyptonotus*, les jeunes subissent, 8 jours après leur libération par la mère, une mue en une seule pièce. On peut se demander s'il ne s'agirait pas de la seconde mue larvaire intramarsupiale, effectuée par des individus expulsés trop précocement du marsupium, peut-être à la suite des manipulations subies par les adultes.

Comme cette première mue survient, en moyenne, 48 jours après la "naissance", elle est relativement facile à observer. Sur de petits lots de jeune *St. v. hussoni*,

isolés dès leur naissance, j'avais antérieurement observé que cette exuviation durait déjà plus de 48 heures (Magniez 1973 c). J'ai indiqué précédemment que des expériences plus précises avaient eu lieu. Sur un lot particulier de 30 individus-frères, élevés individuellement dans des conditions semblables, la période d'intramue a duré entre 48 et 120 heures (moyenne 83 h 34 mn); écart-type de la distribution: 17,26; écart moyen: 13,47. Le rapport de la seconde à la première de ces valeurs (0,78), très voisin de 0,8, montre qu'il s'agit d'une distribution normale. Dans 95% des cas, la durée de cette mue devrait donc être comprise entre 49 et 118 heures.

Pour quitter sa demi-exuvie postérieure, puis l'antérieure, le jeune Sténaselle a besoin d'un support solide. Le fond des récipients utilisés étant garni d'un fragment de feuille d'Orme, les demi-exuvies sont retrouvés à sa surface, ancrées dans le

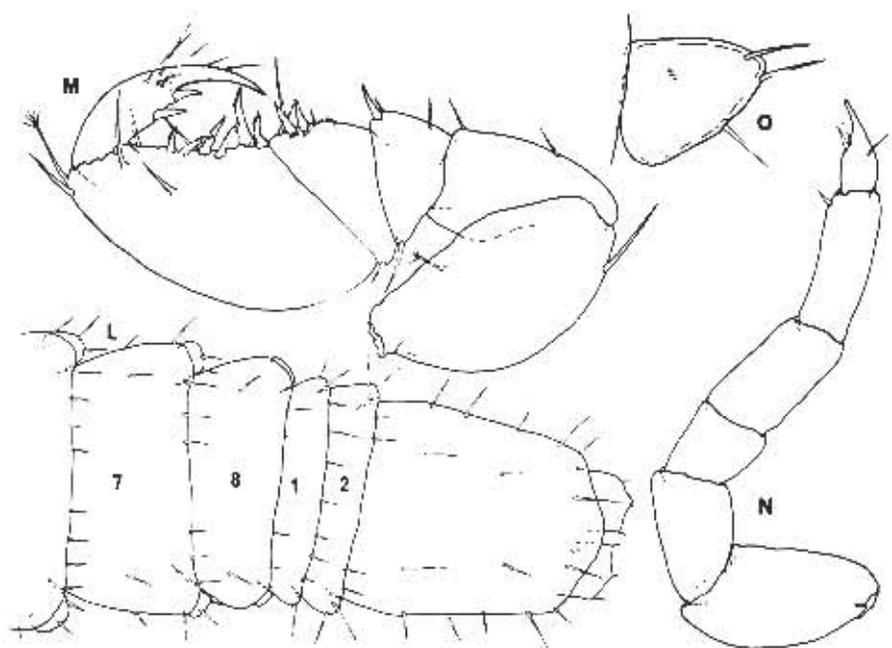


FIGURE 41

Aspect du jeune *St. virei* lors de la seconde intermue larvaire postmarsupiale:

Taille: 1,7-1,9 mm. Périonite 7 (8) très incomplètement développé (fig. L, longueur du pléotelson = 355 μ) et portant des périopodes VII rudimentaires (cf. fig. 39 C). Ces derniers sont normalement totalement glabres, sauf chez les jeunes de la grotte du Bédat, qui montrent déjà une épine dactylienne sternale, parfois la lanière unguéale et la soie distale de la série propodiale sternale: fig. N, l. = 500 μ environ.

Le périopode I (fig. M, longueur du basipodite = 185 μ) est beaucoup plus puissant qu'au stade I (cf. fig. 40 G) et porte 6 tiges ensiformes au bord sternal du propodite.

Les pléopodes II (L = 105 μ), fig. O, restent identiques, de type ♀, chez tous les individus.

parenchyme par les ongles des péréiopodes V-VI, s'il s'agit d'une mue postérieure, I-IV, s'il s'agit d'une mue antérieure. Les jeunes ne semblent pas s'alimenter durant cette première intramue.

3. *Deuxième intermue larvaire postmarsupiale*: Dans l'immense majorité des cas (Matsakis 1955), la première intermue de vie libre des Isopodes est suivie d'une seconde, au cours de laquelle le jeune reste identique à lui-même, si l'on excepte un certain accroissement de taille et l'apparition de soies tergaes, en particulier sur le céphalon, les péréionites I et VII ou le pleôtelson (Bocquet 1953, Coineau 1971). Cette règle générale est valable, non seulement pour les Asellotes, mais aussi pour les autres Isopodes (Vandel 1950, Matsakis 1962). Cette seconde intermue correspond au stade manca II de Forsman (1944), au stade II ou larve secondaire des Oniscoïdes (Vandel 1950).

a. Chez *St. virei*, par contre, je me suis aperçu très tôt qu'à la suite de sa première mue isopodienne dans le milieu extérieur, le jeune acquérait directement des moignons de péréiopodes VII externes, c'est-à-dire qu'il prenait un aspect correspondant au stade manca III des Parasellides ou larve tertiaire des Isopodes terrestres (fig. 39 C et 41 N).

Connaissant l'existence générale, chez les Isopodes, de la première mue entre les stades manca I et II, j'ai cru, tout d'abord, avoir réalisé une observation déficiente, comme cela s'était produit, lors des premières études des stades larvaires postmarsupiaux des Idotées (Howes 1937, Naylor 1955). De jeunes *St. v. huxsoni* ont alors été isolés, dès leur naissance, dans des salières de verre noir et suivis journellement avec minutie, jusqu'à la première mue. Ils ont toujours montré, après cette exuviation, la présence des péréiopodes VII rudimentaires. Sachant que, dans certains cas, la première mue isopodienne des jeunes pourrait intervenir avant qu'ils n'aient quitté le marsupium maternel, j'ai aussi réalisé des observations sur de jeunes Sténaselles extraits prématurément du marsupium, avant même le départ de leur seconde exuvie en une pièce et de leurs organes dorsaux, et qui furent suivis journellement jusqu'à leur première mue isopodienne (ce sont les mêmes expériences qui ont permis de mesurer la durée de la première intermue mobile). Dans tous les cas, leur première mue isopodienne a été suivie de l'apparition des péréiopodes VII rudimentaires. Dans le même temps, mon collègue J-P. Henry observait, sur plusieurs espèces épigées ou hypogées d'Aselles (*Asellus* et *Proasellus*), l'existence chez ceux-ci, de deux intermues larvaires libres successives sans péréiopodes VII et nous avons pu contrôler mutuellement nos observations. Chez les Aselles, les stades manca I et manca II (larve primaire et larve secondaire) existent donc, comme chez la plupart des Isopodes. Chez les Sténaselles, il semble, par contre, n'exister qu'une seule intermue larvaire libre sans péréiopodes VII. La première intermue mobile des Sténaselles correspond donc aux manca I + II ou larve primaire + larve secondaire des autres Isopodes, tandis que la seconde intermue, étudiée ci-dessous est l'équivalent du stade manca III ou larve tertiaire.

Il semble d'ailleurs que les Sténaselles ne constituent pas la seule exception. Etudiant le cycle vital des Microparasellides, Coineau (1971) a montré que les péréiopodes VII rudimentaires apparaissent dès la seconde intermue libre, chez les espèces des genres *Microcharon* et *Paracharon* (stades manca I et II confondus),

tandis qu'ils n'existent qu'à la troisième intermue chez *Angeliera* (stades manca I et II distincts, comme il est de règle).

b. *Durée de la seconde intermue de vie libre*: Alors que la première intermue présente, dans les conditions normales, une durée remarquablement stable, d'un individu à l'autre, il n'en est plus de même pour la seconde. Dans de bonnes conditions de température et en présence de nourriture, elle dure de 3 mois $\frac{1}{2}$ à 5 mois, pour les larves d'une même portée (4 mois en général), soit une durée presque double de la première intermue. Cette durée est énorme, par rapport à celle du stade similaire des Isopodes oculés: 6 jours environ chez l'Aselle américain *Conasellus intermedius*, selon Ellis 1961; 14 jours environ chez *Lirceus* (= *Mancasellus*) *macrourus*, selon Markus 1930, mais 35 à 42 jours chez le grand Oniscoïde *Helleria brevicornis*, selon Mead 1963.

Les basses températures semblent avoir pour effet d'allonger encore la durée de cette intermue: ainsi, pour une portée entière de *St. v. hussoni* (36 jeunes), maintenue à température constante de 5-6 $^{\circ}$, on constate qu'au bout de 12 mois exactement, tous les jeunes portent encore leurs périopodes VII rudimentaires, c'est-à-dire qu'aucun n'a subi sa seconde mue isopodienne, ce qui laisse à penser que le passage de 9-10 $^{\circ}$ à 5-6 $^{\circ}$ fait plus que doubler la durée de cette intermue.

De la même façon, il semble que, à température normale, mais dans des conditions d'inanition partielle, la durée de l'intermue soit considérablement accrue, avec toutefois l'occurrence d'une mortalité notable. Dans une portée de 25 *St. v. hussoni*, 4 sont restés durant 8, 9 et même 10 mois au stade à périopodes VII rudimentaires, avant de subir leur seconde mue libre.

c. *Aspect du jeune au second stade*: La taille s'est notablement accrue (1,75-1,80 mm, en général, s'abaissant parfois à 1,7, très exceptionnellement 1,6 et ne dépassant jamais 1,9 mm). Les jeunes *St. buili* atteignent, eux, 2,5 à 2,7 mm. Le périéronite VII se développe beaucoup, à la fois en longueur et en largeur, mais reste de dimensions inférieures à celles du périéronite VI. Le pléotelson s'accroît notablement en largeur dans sa moitié caudale (fig. 41 L). Les antennules, comme les antennes, restent identiques à celles du stade I: fouet de 3 articles et 1 seule lame olfactive pour les premières, fouet de 9 articles pour les secondes. Rarement toutefois, l'antennule acquiert un quatrième article au fouet ou l'antenne un dixième ou même un onzième article au fouet, ces accroissements étant à la fois indépendants l'un de l'autre et unilatéraux. La taille générale des différents appendices s'accroît de la même façon que celle du corps. Les soies sensorielles tergaux des périopodes II-VI s'allongent et leurs ramifications terminales se multiplient, en particulier sur les basipodites. Les pléopodes II, de même que les pléopodes III-V, restent peu différents de ceux du stade I (fig. 40 O). Il n'y a jamais apparition, ni de bourgeons d'apophyses génitales, ni de pléopodes I, chez le jeune à périopodes VII rudimentaires.

Les seuls appendices subissant une modification importante au stade II sont les périopodes I. Chez le jeune au stade I (fig. 40 G), le propodite de cet appendice était relativement petit. Sa marge sternale était garnie seulement d'une forte tige ensiforme dressée perpendiculairement à l'article et de 2 tiges moins longues, couchées en direction proximale, tandis que la soie sensorielle tergale distale était

encore courte et non ramifiée. Le gnathopode du jeune *Sténaselle* au premier stade ressemble donc de très près à celui des *Microcerberus*. Au stade II, les péréiopodes I deviennent bien plus puissants, par un épaississement considérable du carpopodite et surtout du propodite. De plus, la marge sternale de ce dernier acquiert 3 nouvelles tiges dentelées, dont 1 proximale, par rapport au groupe des 3 tiges primitives et les 2 autres distales (fig. 41 M). La soie sensorielle propodiale s'allonge et se ramifie "en palmier", tandis que la soie sensorielle du basipodite se forme. Le jeune *Sténaselle*, lors de sa seconde intermue de liberté est donc beaucoup mieux armé pour la préhension et on peut lier cette acquisition au fait que le stade I n'avait, selon toute vraisemblance, pas besoin d'absorber de nourriture extérieure, tandis que celle-ci est absolument indispensable au stade II.

d. *Péréiopodes VII rudimentaires*: La présence de ces appendices à demi-développés est le principal caractère de ce stade. Chez *Stenasellus*, ils sont portés horizontalement, plaqués contre la face sternale du péréonite VII, du pléonite I et des pléopodes II. Les basipodites sont tournés vers l'avant, mais, par le jeu de l'articulation entre basipodite et ischiopodite, ils se rapprochent l'un de l'autre, puis se dirigent vers l'arrière, si bien que les 4 articles distaux de ces appendices sont symétriquement appliqués l'un contre l'autre, dans la plan médian de l'animal. Ainsi portés et bien que mobiles, les péréiopodes VII ne sont jamais utilisés par le jeune, ni pour la marche, ni pour le fouissement. Ces appendices, comme chez tous les Isopodes, sont totalement glabres et seulement munis distalement d'une ébauche d'ongle qui termine le dactylopodite (fig. 39 C). Cet aspect est valable pour toutes les espèces examinées et en particulier toutes les sous-espèces de *St. virei*. La longueur de ces péréiopodes ne dépasse pas, normalement, 380-400 μ , chez *St. virei* et les articulations sont toujours bien marquées.

Ayant examiné de jeunes *St. v. hussoni* au stade II provenant de ♀ de nombreuses stations cavernicoles, j'ai noté que les péréiopodes VII rudimentaires de ceux de la grotte du Bédât étaient différents, leur morphogénèse étant plus avancée. Chez ceux-ci, l'ongle du dactylopodite est beaucoup mieux formé que dans le cas général. De plus, l'épine dactylienne sternale existe déjà. Elle peut être accompagnée de la lanière unguéale et éventuellement d'une soie sensorielle tergale au dactylopodite. Enfin, la tige distale de la série sternale du propodite est également présente (comparer fig. 39 C et 41 N, représentant respectivement le péréiopode VII rudimentaire, glabre, du cas général et celui des individus du Bédât). La taille de ces appendices est également plus élevée au Bédât, atteignant jusqu'à 470 μ . Nous voyons donc que les variations morphologiques, qui frappent les peuplements de *St. v. hussoni*, endémiques des massifs karstiques nord-pyrénéens, atteignent non seulement les adultes (Magniez 1968a), mais également les stades larvaires libres, pourtant réputés très stables. Cette accélération de la morphogénèse larvaire est peut-être un phénomène de compensation à l'excessif ralentissement du rythme des mues. Si une telle compensation existe réellement, la disparition de la première mue isopodienne, entre les stades manca I et manca II, qui sont fort peu différents morphologiquement, en serait une autre illustration et il serait normal qu'elle se soit produite indépendamment chez des Isopodes inféodés aux milieux hypogés depuis des époques géologiques reculées (*Microparasellidae* et *Stenasellidae*).

4. *Deuxième mue en deux temps*: La mue isopodienne de *Stenasellus* a été étudiée en détail (chapitre II). Par ailleurs, des données numériques précises ont été apportées sur la durée de la première mue postmarsupiale (83 h 30 mn). La seconde mue demande normalement 4-5 jours. Les mues juvéniles suivantes auront des durées supérieures, progressivement croissantes, en fonction de leur rang, finissant par rejoindre celle des adultes. Les valeurs observées pour chacune de ces mues ne sont relatives qu'à un petit nombre d'individus, faute de matériel suffisant. Par la suite, j'insisterai surtout sur les modifications morphologiques importantes qui se produisent, à l'occasion de ces mues juvéniles (en particulier chez le futur ♂), plutôt que sur leur durée.

5. *Troisième intermue postmarsupiale*: A l'issue de sa seconde mue isopodienne, le jeune *St. virei* atteint normalement 2,0-2,1 mm (rarement 1,9 ou 2,2 mm). Les jeunes *St. buili* au même stade ont environ 3 mm. La durée normale de cette

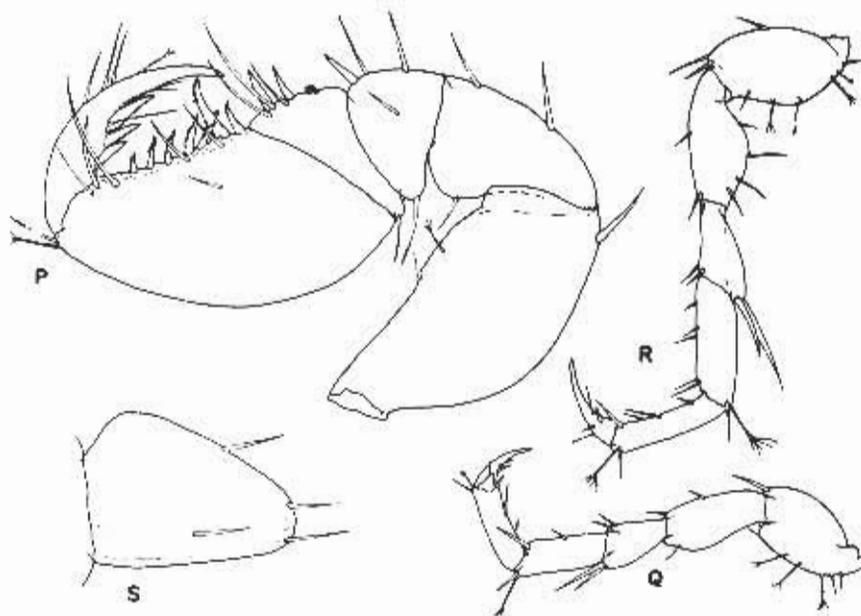


FIGURE 42

Aspect du jeune *St. virei* lors de la troisième intermue postmarsupiale:

P. Le périopode I porte maintenant 7/8 tiges dentelées sur la marge sternale du propodite et 3 épines sternales au dactylopropodite. Longueur du basipodite = 215 μ .

Le périopode VII (fig. Q, cf. fig. 39 E) devient fonctionnel, mais reste plus court (L = 730 μ) que le VI (fig. R, L = 930 μ), (cf. fig. 39 D).

S. Les pléopodes II (L = 150 μ) restent identiques chez tous les jeunes et de type ♀ parfait. C'est seulement lors des intermues suivantes (cf. fig. 43 B et 44 I) que les jeunes à destinée ♂ commenceront à être reconnaissables extérieurement.

intermue est de 5 mois à 5 mois $\frac{1}{2}$ chez *St. virei hussoni*. Dans certaines conditions (individus de quelques stations cavernicoles, malnutrition, élevages à basse température, etc...), cette durée doit être bien plus grande encore, car j'ai constaté que des jeunes étaient encore à ce stade, respectivement 17, 19 et 22 mois après leur naissance, alors que la plupart de leurs frères avaient déjà subi, dans le même temps, une ou plusieurs mues ultérieures.

Le principal trait morphologique de ce stade est l'acquisition de péréiopodes VII fonctionnels, munis de leur armature de soies à chacun des articles (fig. 39 E). Ces appendices ont toutefois une longueur inférieure à celle des péréiopodes VI, contrairement à ce qui existera par la suite. J'ai ainsi relevé des longueurs de 900-920 μ , pour les péréiopodes VII, de 1040-1060 μ , pour les péréiopodes VI (longueur relative des premiers par rapport aux seconds: 0,78 à 0,85 en général). Le péréionite VII atteint presque la longueur du péréionite VI (fig. 42 Q, R).

Les antennules et les antennes, restées identiques à elles-mêmes aux stades I et II, se modifient (4 articles au fouet de l'antennule, au lieu de 3; 11 articles au fouet de l'antenne, au lieu de 9, en général). La squama de l'antenne porte toujours 2 fortes soies. Le péréiopode I se renforce et la marge sternale de son propodite acquiert une septième tige dentelée distale, tandis que son dactylopodite forme proximale une troisième épine sternale (fig. 42 P).

Au cours de cette troisième intermue, je n'ai jamais noté de commencement de différenciation sexuelle externe chez les futurs σ , c'est-à-dire qu'il ne se forme, ni bourgeons de papilles génitales à la base des péréiopodes VII, ni ébauches de pléopodes I. Par ailleurs, les pléopodes II restent d'aspect \varnothing chez tous les individus (fig. 42 S). Les jeunes Sténaselles au stade III n'ont, à vrai dire, plus un aspect larvaire, mais, pour la commodité de l'exposé, l'étude de cette troisième intermue de vie libre demande à être jointe à celle des deux premières.

F. Période juvénile, croissance et différenciation sexuelle externe:

Nous venons de voir que, dans le déroulement du cycle vital de *St. virei*, il est possible de définir une première période qui débute à la naissance et s'étend sur les trois premières intermues de vie libre. Cette période correspond, pour une large part, à des stades larvaires postmarsupiaux et elle est marquée par le maintien de tous les individus dans un état d'indifférenciation sexuelle externe totale. Au cours de cette étape, la taille des jeunes passe de 1,5 à 2,1 mm, environ. Or, dans cette espèce, l'aptitude à la reproduction n'apparaît que pour une taille de 4,5-5 mm, pour le σ , et de 6,5-7 mm, pour la \varnothing . Les dimensions du jeune σ doivent plus que doubler, tandis que celles de la jeune \varnothing doivent plus que tripler, c'est-à-dire que l'accroissement pondéral est considérable au cours de la période intermédiaire. Entre la période larvaire postmarsupiale et l'état adulte, il existe donc une longue période de vie juvénile, caractérisée par une importante croissance générale et surtout par l'apparition progressive des caractères sexuels externes, au moins dans le cas du σ . Nous pouvons faire débiter cette période juvénile avec la quatrième intermue de vie libre, c'est-à-dire à l'issue de la troisième mue isopodienne et la terminer dès l'apparition de la puberté.

1. *Futures femelles*: Leur cas sera évoqué très rapidement, pour les raisons suivantes:

a. Comme les autres Isopodes, les jeunes Sténaselles à la naissance présentent tous un aspect externe de type ♀ (Racovitza 1950). Pour le sexe ♀, il n'y a donc pas à décrire une morphogénèse des pléopodes I et II, comme pour les ♂. La période juvénile est, pour l'essentiel, une longue phase de croissance, marquée extérieurement par l'accroissement progressif du nombre des articles au fouet des antennules et des antennes et par la complication de la chétotaxie des différents appendices (armature marginale sternale du propodite des périopodes I, par exemple).

b. Nous avons déjà évoqué la question de l'apparition des oostégites, soit sous la forme réduite, soit directement sous la forme fonctionnelle. Nous savons que, dans tous les cas, le phénomène est extrêmement tardif et marque pratiquement le passage de la vie juvénile à la vie adulte. La période juvénile de la ♀ consiste donc en une longue série d'intervalles de croissance, qui font passer progressivement la taille de l'individu de 2,1 à quelques 6,5-7 mm, dans le cas des *St. v. hussoni* du Mont-de-Chac, par exemple. Il semble que cette taille ne soit atteinte, dans cette station, que quelques 6 à 7 ans après la naissance (à Moulis, de jeunes ♀ âgées de 48 mois n'atteignent que 3,5 à 4,2 mm et il a fallu attendre jusqu'à 10 ans et 5 mois, pour que certaines arrivent à la taille de puberté et acquièrent des oostégites réduits). Cette période juvénile semble correspondre, au minimum, à une dizaine d'intervalles, après la période larvaire postmarsupiale.

c. Rappelons aussi qu'il existe des variations considérables de la taille de puberté ♀, chez *St. virei*, que l'on peut rapidement schématiser:

c1. Cette taille serait quelque peu inférieure dans les sous-espèces interstitielles, par rapport à celles des eaux karstiques. Chez *St. v. virei* ♀ du sous-écoulement du Tam et du Dourdou, elle paraît remarquablement stable et de l'ordre de 6 mm, tandis qu'elle est généralement voisine de 7 mm, ou supérieure encore, chez *St. v. buchneri* et *St. v. hussoni*. Chez *St. huili*, les ♀ de 8-9 mm sont couramment encore impubères.

c2. Chez *St. v. hussoni*, dont de nombreuses stations sont connues, la taille moyenne d'apparition de la puberté ♀ semble différente d'une station à l'autre (6,8 mm, au Mont-de-Chac, pour 7,35 mm au Bédât, par exemple).

c3. Toujours chez *St. v. hussoni*, des fluctuations individuelles de la taille de puberté ♀ existent, différentes d'une station à l'autre. Au Mont-de-Chac, toutes les ♀ acquièrent leurs oostégites pour des tailles comprises entre 6 et 7,5 mm, ce qui est l'indice d'une grande homogénéité physiologique des individus de même taille. Au Goueil-di-Her, (Magniez 1973a), il en va tout autrement: si la taille de puberté est très élevée (supérieure à 7,5 mm en moyenne), les fluctuations individuelles sont énormes. De rares ♀ acquièrent leurs oostégites pour une taille de 4,4 mm seulement, tandis qu'on peut trouver, dans le même temps, des individus de 9 mm encore impubères. Le fait que cette population soit installée dans un biotope souterrain complexe, pour partie en eau libre et en milieu interstitiel, semble donc influencer sur le développement des différents individus.

d. En conclusion, il convient d'insister sur l'extrême longueur de la période juvénile des Sténaselles ♀, période qui s'étend sur plusieurs années, alors que chez les Asellides épigés, elle ne dépasse jamais quelques mois. Mais la puberté des Sténaselles ♀ est également très tardive en valeur relative. En effet, elle ne survient que pour des

tailles correspondant à 1/2, 3/5 et parfois même 2/3 de la taille maximale de la ♀ adulte, alors que chez les Asellides épigés, la puberté se manifeste lorsque la ♀ atteint environ 1/3 de la taille maximale adulte. On peut donc affirmer que l'aptitude à la reproduction apparaît plus tardivement dans le cycle vital de la ♀, chez les *Stenasellidae*, qui sont tous souterrains, que chez des *Asellidae* épigés de taille comparable. Ce retard est vraisemblablement un caractère d'adaptation à la vie hypogée.

2. *Futurs mâles*: On sait que le dimorphisme sexuel portant sur les pléopodes est très inégalement marqué dans les différents groupes d'Isopodes. Il est moins important dans les sous-ordres dont les deux sexes conservent leurs 6 paires de pléopodes.

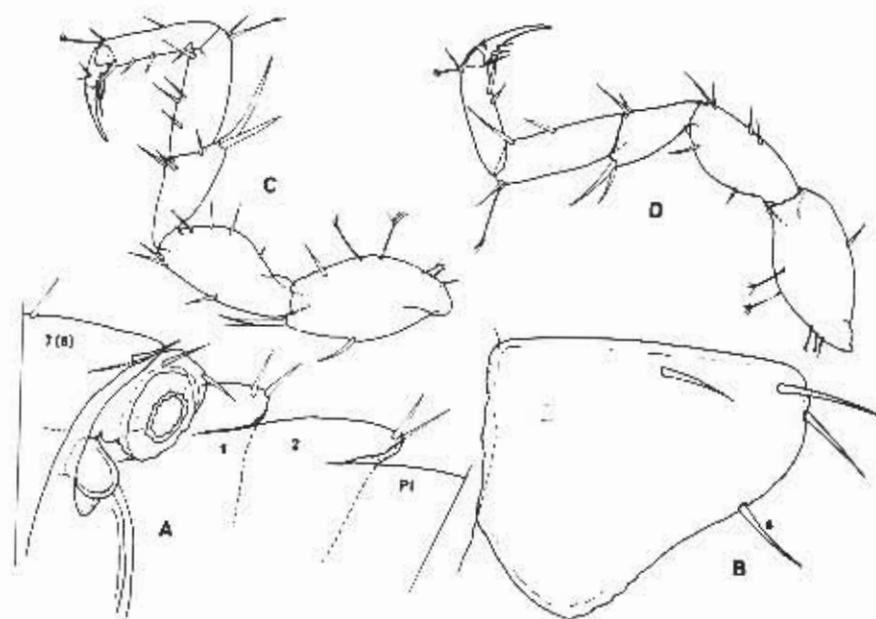


FIGURE 43

Différenciation sexuelle externe chez le jeune ♂ de *St. tizei*, premier stade (intermue 4, en principe):

A. Région sternale gauche du péréonite 7 (segment thoracique 8), avec le coxopodite gauche, montrant le bourgeon de papille génitale gauche ($L = 45 \mu$), dans l'angle interne du coxopodite. A ce stade, les pléopodes I sont normalement encore inexistantes et les pléopodes II restent de type ♀ parfait (*St. t. hussoni* de 17 mois et 2,2 mm; 1 et 2 = pléonites 1 et 2; Pl = pléotelson).

B. Un des pléopodes II d'un futur ♂ ($L = 160 \mu$).

C. Péréiopode VI du même ($L = 1000 \mu$ environ).

D. Péréiopode VII du même. A ce stade, leur longueur est pratiquement identique à celle des péréiopodes VI ($L = 985 \mu$).

Il est particulièrement net chez les *Asellota*, dont les pléopodes I des ♀ n'apparaissent normalement pas, et dont les ♂ possèdent des pléopodes I et surtout des pléopodes II ayant subi des transformations très complexes, en vue d'assurer la copulation. Ces transformations sont les plus importantes chez les *Aselloidea* et les *Stenetroides*, dont les pléopodes I et II, ayant perdu tout rôle operculaire, sont totalement voués à la reproduction.

Les jeunes à destinée ♂, qui ont d'abord, au cours de leur période de vie larvaire postmarsupiale, un aspect externe indifférencié de type ♀, vont acquérir progressivement, au cours des mues de leur période juvénile, les attributs du sexe ♂: formation des deux papilles génitales à la face ventrale du dernier péréonite, formation des pléopodes I totalement inexistantes auparavant, transformation progressive des pléopodes II, initialement de type ♀ et de forme très simple, en pléopodes II complexes, biramés, de type ♂.

Cette morphogenèse des caractères sexuels externes ♂ a déjà été étudiée, par divers auteurs, sur différents Asellotes. Comme l'appareil copulateur des *Stenasellidae* est bien différent, dans son architecture, de celui des *Asellota* communément étudiés (*Paraselloidea* et *Asellidae*), et se rapproche plutôt de celui des *Stenetroides* et *Parastenetroides* (Asellotes marins rares, dont nous ignorons la différenciation des caractères sexuels externes de type ♂), il est indispensable de décrire, pour l'essentiel, les étapes de son édification chez les Sténasellides et de la comparer avec celle des Asellotes connus.

Pour les Asellides épigés, l'étude de la différenciation externe du ♂ peut être effectuée assez commodément et rapidement, la période de vie juvénile durant quelques semaines et les intermues étant fort courtes. Par ailleurs, il est facile de se procurer le matériel en quantité suffisante. Il n'en est pas de même pour les *Stenasellidae*, et il m'a fallu avoir recours aux élevages de nombreuses portées de *St. virei* (sous-espèce *hussoni*, pour la plupart). Les individus ont été progressivement fixés, opération particulièrement laborieuse: durée inusitée de ces élevages (plus de 4 ans, pour chaque portée), mortalité naturelle ou accidentelle, évasions, nécessité de réaliser des élevages sur limon souterrain, dans lequel la capture des jeunes Sténasellides est délicate, compte-tenu de la nécessité de maintenir en vie une partie du lot, lors de chaque prélèvement, etc... D'autres facteurs ont troublé les observations: existence de considérables inégalités de croissance entre individus-frères, pourtant maintenus dans des conditions rigoureusement identiques; manque certain d'homogénéité du matériel, aucune station ne pouvant, à elle seule, fournir tous les individus d'origine indispensables à l'obtention des portées datées nécessaires pour ce travail. Il sera néanmoins possible d'envisager cette différenciation sexuelle ♂ chez *St. virei* sous ses trois aspects: analyse des étapes morphologiques de la différenciation, aspect chronologique et âge de puberté ♂ dans cette espèce, aspect dimensionnel (taille des différents stades et taille de puberté), ces deux derniers points faisant l'objet de remarques sur la question du synchronisme de la différenciation entre individus de même âge et de même taille.

a. Aspect morphologique de la différenciation sexuelle externe ♂:

Les trois premières intermues de vie libre montrant une indifférenciation externe des jeunes (période larvaire postmarsupiale, pour l'essentiel), la différenciation de type ♂

va s'effectuer, normalement, au cours des 6 intermues suivantes (intermue 4 à intermue 9). Décrivons sommairement ces 6 stades morphologiques:

a1. *Premier stade* (intermue 4, en principe): A l'issue de sa troisième mue isopodienne, le futur ♂ (2,2 à 2,5 mm) montre, à la face sternale de son péréonite VII, deux petits bourgeons de papilles génitales. Ces bourgeons globuleux ne dépassent pas 40-50 μ , tant en longueur qu'en diamètre (fig. 43 A). Leur extrémité n'est pas ouverte. Lors de ce premier stade, il n'y a pas encore apparition de pléopodes I, toutefois, il arrive que de rares individus montrent, à la face sternale du pléonite I, deux infimes bombements, à l'emplacement de l'insertion de ces futurs appendices. Par ailleurs, les pléopodes II restent de type ♀, sous forme de lamelles triangulaires (fig. 43 B). Chez certains individus, toutefois, la marge externe de ces pléopodes, normalement rectiligne, devient légèrement convexe au niveau de la soie exopodiale.

Le fouet des antennules comprend maintenant 4-5 articles avec 2 lames olfactives, tandis que le fouet des antennes comporte 11-12 articles. Les péréiopodes VII (fig. 43 D) ont atteint une longueur pratiquement égale à celle des péréiopodes VI (fig. 43 C), (à 2% près).

a2. *Deuxième stade* (intermue 5, en principe): Les bourgeons de papilles génitales s'allongent quelque peu (60 à 80 μ , pour un diamètre voisin de 40 μ). Il apparaît deux bourgeons indépendants de pléopodes I, sous forme de petites lamelles transversales assez polymorphes selon les individus (subovales, subcirculaires ou subtriangulaires), souvent asymétriques, insérées sur la crête transversale postérieure du sternite du pléonite I (fig. 44 K). Ces lamelles sont normalement uniaarticulées et toujours glabres. Leur largeur à la base est d'environ 70 μ et leur longueur est de 60-90 μ . Dans de rares cas, celle-ci n'atteint que 30 μ , mais peut s'élever jusqu'à 120 μ (fig. 44 E,F,G,H). Les pléopodes II conservent un aspect ♀ pratiquement parfait, mais ils possèdent toujours une légère convexité sur la marge externe (s), (fig. 44 I): longueur: 180-210 μ ; largeur: 150-170 μ .

a3. *Troisième stade* (intermue 6, en principe): Les bourgeons de papilles génitales, conservant très sensiblement leur diamètre, s'accroissent pour atteindre couramment une centaine de μ de long. Les pléopodes I s'allongent considérablement (souvent 150 à 240 μ et plus) et s'élargissent. Leur forme se précise. C'est à ce stade qu'apparaît l'articulation protopodio-exopodiale et parfois l'ébauche du muscle correspondant: l'appendice est désormais biarticulé, comme chez l'adulte. Toutefois, il reste, dans les cas les plus fréquents, totalement glabre (fig. 45 L), le rétinacle protopodial et les soies marginales exopodiales ne devant se former qu'ultérieurement (fig. 45 N). L'état des pléopodes II marque une nette évolution: sur la marge externe de l'appendice se forme un lobe subovale ou subcirculaire bien individualisé dans le cas général (fig. 45 M). Ce lobe porte distalement la soie exopodiale (s) mentionnée précédemment: il s'agit du futur exopodite du pléopode II. Le reste de l'appendice reste indivis et doit comprendre une aire protopodiale proximale et une aire endopodiale distale, portant 1-2 soies marginales. Dans la partie proximale interne de l'aire protopodiale, l'ébauche du muscle sterno-protopodial commence à être visible (fig. 45 M). Sur quelques individus, j'ai pu observer que l'évolution du pléopode II était moins poussée: l'aire exopodiale était

simplement séparée du reste de l'appendice par une profonde incisure, mais ne formait pas de lobe pédiculé, comme dans le cas général (fig. 45 O).

a4. *Quatrième stade* (intermue 7, en principe): Restant toujours isodiamétriques, les papilles génitales s'allongent encore, atteignant généralement 150μ , parfois plus. Les pléopodes I ont une longueur de $220-280 \mu$; l'articulation protopodio-exopodiale est parfaite et la musculature généralement bien visible. Par contre, le

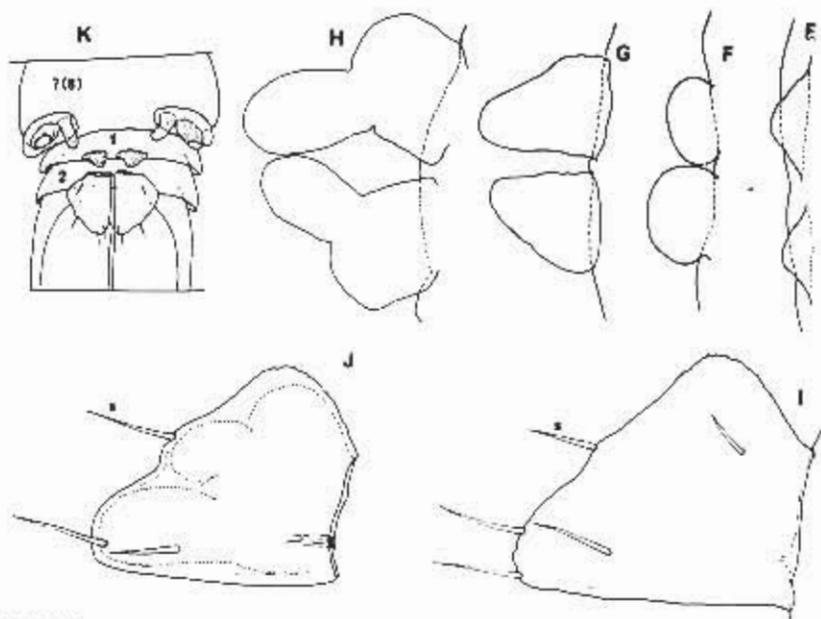


FIGURE 44
Différenciation sexuelle externe chez le jeune ♂ de *St. virei*, deuxième stade (intermue 5, en principe):

Ce stade est marqué par l'apparition des bourgeons de pléopodes I sur la marge postérieure du sternite du pléonite I. Ces bourgeons prennent des aspects différents, selon les individus (fig. E, F, G, H, à même échelle), le cas le plus courant étant celui de la fig. G. Largeur à la base voisine de 70μ , longueur variant de 30 à 120μ , le plus souvent $60-90 \mu$.

I. Aspect général des pléopodes II à ce stade. L'aire exopodiale forme une légère convexité sur la marge externe et porte la soie exopodiale (s), ($L = 210 \mu$).

J. Le même, d'un individu s'apprêtant à muer. L'épiderme rétracté montre l'aspect du futur appendice, avec la formation du lobe exopodial subovalaire, au niveau de la convexité précédente (cf. fig. 45 M), ($L = 180 \mu$).

K. Schéma, vue ventrale, d'un jeune ♂ au second stade. région du péréonite 7 (8) et des pléonites 1 et 2. Les ébauches de papilles génitales ($60-80 \mu$ de long et 40μ de diamètre), les bourgeons de pléopodes I et les pléopodes II sont pointillés (jeune *St. v. hussouii* de 37 mois et $2,8 \text{ mm}$).

rétinacle protopodial n'est pas encore présent. Chez certains individus, l'exopodite reste glabre, mais, dans d'autres cas, il apparaît jusqu'à 2-3 courtes soies lisses sur la marge distale de cette rame et, exceptionnellement, une tige lisse sur la marge interne (fig. 46 P). La transformation des pléopodes II est considérable, car ils apparaissent maintenant comme des appendices biarticulés. La partie proximale figure une pièce subpentagonale massive, plus large (150-180 μ) que longue (130-150 μ). Ce protopodite porte de fines écailles cuticulaires sur sa marge externe et sa musculature se développe (les muscles protopodio-exopodiaux, protopodio-endopodial et sterno-protopodial devenant alors visibles). L'exopodite s'allonge (90-110 μ). Il porte toujours, sur sa marge distale, la soie exopodiale initiale (s),

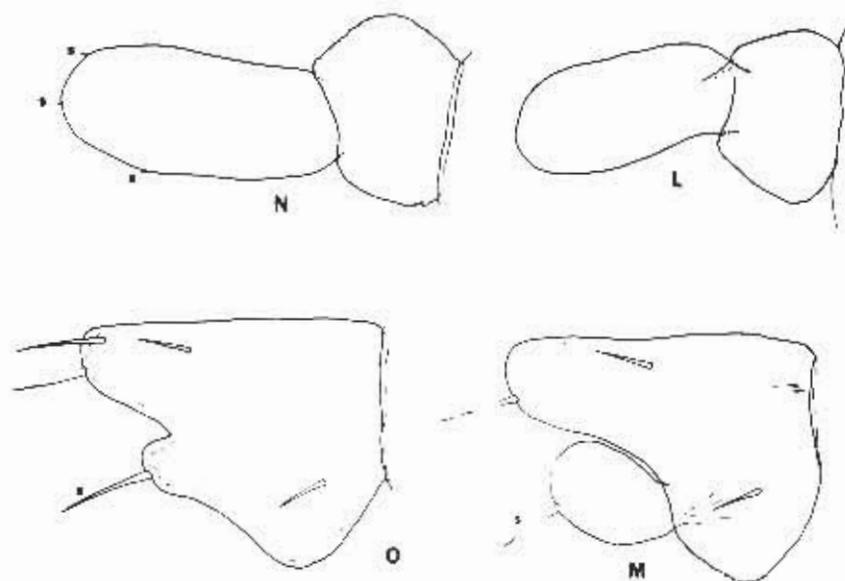


FIGURE 45

Différenciation sexuelle externe chez le jeune ♂ de *St. virei*, troisième stade (intertmue 6, en principe):

L. Un des pléopodes I du futur ♂, aspect général. L = 150-240 μ , parfois plus. L'articulation protopodio-exopodiale se forme. Ici: L = 240 μ .

M. Un des pléopodes II, aspect général. Le lobe exopodiale ovalaire ou circulaire, articulé à l'appendice, est bien individualisé. Il porte la soie exopodiale (s) distale. Le reste de l'appendice est indivis (L = 220-270 μ , dans la plupart des cas, ici 230 μ).

N. Chez de rares individus, la morphogénèse des pléopodes I est un peu plus avancée à ce stade et des bourgeons de soies exopodiales (s) (2-3) sont visibles sur la marge interne et distale (L = 280 μ).

O. Parfois, la morphogénèse des pléopodes II est moins avancée que dans le cas général (fig. M) et l'exopodite n'est, ni pédiculisé, ni articulé (L = 220 μ ; s = soie exopodiale).

déjà présente lorsque l'appendice était de type ♀, mais il apparaît, en général, une seconde soie marginale, toujours en position latéro-externe, par rapport à la première. Dans la plupart des cas, l'exopodite est encore indivis, mais parfois, un sillon incomplet préfigure la division en deux articles et l'ébauche du muscle exopodial peut commencer à apparaître. La partie distale interne de l'appendice primitif s'isole, par une constriction, du protopodite. Elle va constituer l'endopodite du futur appendice ♂. A ce stade, elle perd les soies marginales (1-2, selon les cas), qu'elle portait précédemment et elle s'allonge beaucoup (180-220 μ). Cet endopodite a, la plupart du temps, un aspect géniculé, car la zone articulaire entre les deux futurs articles est, d'emblée, marquée par un sillon ou une constriction. Cependant, le futur article distal est encore pratiquement plan, mais ses marges, surtout l'externe, commencent à se soulever et à se réfléchir dans la région distale, ébauchant ainsi la forme en cornet du futur organe copulateur (fig. 46 Q).

a5. *Cinquième stade* (intermue 8, en principe): Les papilles génitales poursuivent leur développement en longueur (190-220 μ), parfois même 230-240 μ , chez de jeunes *St. v. virei* du sous-écoulement du Dourdou. Les pléopodes I atteignent 280-320 μ de long. Souvent, c'est à ce stade qu'apparaît le rétinaclé protopodial, sous forme d'un minuscule crochet. Toutefois, chez certains individus, il ne sera visible qu'au sixième stade. L'exopodite porte, pratiquement toujours, des tiges marginales et on peut compter jusqu'à 5 soies marginales distales courtes et 2 tiges internes plus longues que les précédentes (fig. 46 R).

La morphogenèse des pléopodes II se poursuit, surtout notable au niveau des deux rames de ces appendices, dont l'architecture se précise. L'exopodite atteint et dépasse 100 μ de long; l'articulation entre premier et second article est bien formée. L'article proximal ne porte pas encore de tige marginale externe, tandis que le distal porte une rangée de 3-4 tiges, les plus récentes étant toujours latéro-externes, par rapport à la soie exopodiale initiale s (cf. quatrième stade). L'endopodite s'est beaucoup allongé, l'article proximal atteignant 100-120 μ et le distal 150-170 μ . Il est en général replié sur lui-même, l'articulation genouillée entre les deux articles paraissant fonctionnelle. L'article proximal est maintenant plus grêle que le distal, comme ce sera le cas chez l'adulte. L'article distal forme un dièdre bien net, ouvert en direction interne sur toute sa longueur, mais il n'est encore, ni vrillé sur lui-même, ni muni de ses ornements cuticulaires distales, comme chez l'adulte. On peut donc admettre que cet aspect transitoire de l'endopodite du pléopode II ♂, chez *St. virei*, rappelle l'aspect définitif de cet organe, chez certains *Stenasselidae* appartenant aux genres tropicaux primitifs (*Mexistenasselus* ou *Magniezia*, en particulier), (fig. 46 S).

a6. *Sixième stade* (intermue 9, en principe): La longueur des papilles génitales, variable avec la taille des individus, atteint 250 à 350 μ . Les pléopodes I poursuivent leur développement (350-450 μ de long). Le rétinaclé protopodial, formé d'un seul crochet, à droite comme à gauche, est maintenant long et épais, muni de denticules distaux, dans la plupart des cas. L'exopodite porte 2-4 (en général 3) longues tiges marginales internes et une rangée marginale distale et distale-interne de 5-8 soies plus courtes (fig. 47 T).

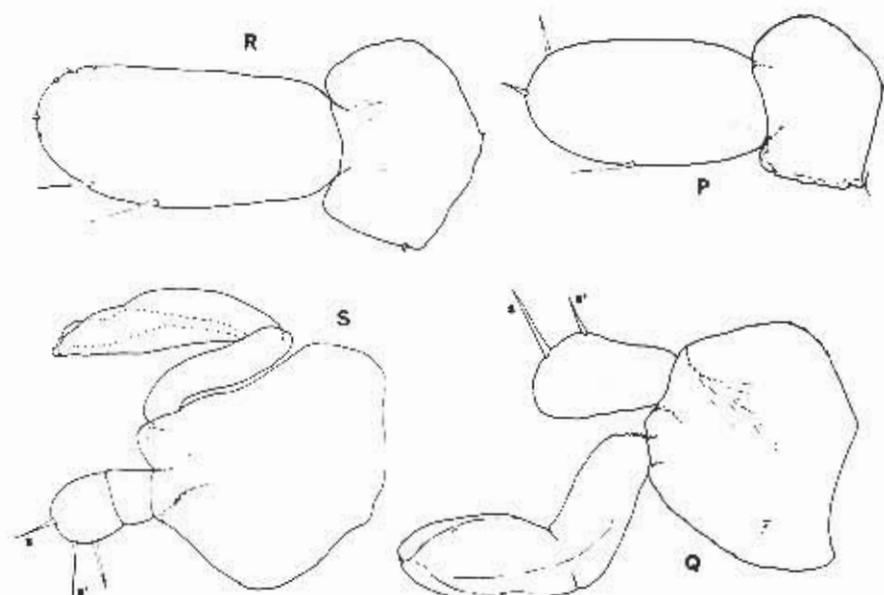


FIGURE 46

Différenciation sexuelle externe chez le jeune ♂ de *St. virei*, quatrième et cinquième stades (intermues 7 et 8, en principe):

P. Pléopode I, aspect général au quatrième stade (L = 220-280 μ). L'articulation entre protopodite et exopodite est formée. La musculature commence à être visible. L'exopodite peut rester glabre, mais porte souvent 2-3 tiges lisses sur la marge distale et parfois une sur la marge interne (L = 260 μ).

Q. Pléopode II, aspect général au quatrième stade. Les trois parties de l'appendice sont individualisées. Protopodite massif de 130-150 μ de long et 150-180 μ de large, dans lequel la musculature se développe. Exopodite allongé de 90-110 μ , non encore biarticulé, mais portant une seconde soie exopodiale (s'), plus petite que la soie primitive (s). L'endopodite perd ses soies et s'allonge (180-220 μ), son aspect devient gémiculé. L'article distal n'est pas encore conformé en cornet.

R. Pléopode I, aspect général au cinquième stade, L = 280-320 μ ou plus. Le rétinaele protopodial commence à apparaître. Il existe jusqu'à 5 soies distales et 2 tiges internes sur la marge de l'exopodite, L = 320 μ .

S. Pléopode II, aspect général au cinquième stade. L'exopodite est biarticulé et porte 3-4 soies marginales sur l'article distal maintenant individualisé (s , s' , etc...). L'endopodite s'allonge (article proximal de 100-120 μ et distal de 150-170 μ). L'article distal se replie sur lui-même, selon sa nervure médiane, formant un dièdre ouvert du côté interne. L'articulation entre les deux articles semble fonctionnelle.

Le pléopode II ressemble maintenant beaucoup à celui du futur adulte. Le protopodite, plus long que large, atteint et dépasse 200 μ . dans ses deux dimensions; il peut porter une forte soie sternale dans le quart externe-proximal. L'exopodite dépasse 100 μ de long. Son article proximal ne porte une soie marginale externe que dans de rares cas, tandis que son article distal porte une rangée distale-externe d'au moins 4 tiges, parfois plus. L'endopodite est fortement genouillé en position de repos. L'article proximal a une longueur de 100-130 μ , tandis que le distal, dont le diamètre est maintenant beaucoup plus fort que celui du premier, atteint 190-230 μ . Les deux bords du dièdre formé par cette pièce se sont rapprochés, dans sa moitié distale, tandis que la pièce elle-même s'est vrillée, si bien que l'infundibulum proximal est resté pratiquement sternal, tandis que l'ouverture distale de cet entonnoir imparfait est devenue, par rotation, tergale. Les marges de cette ouverture sont garnies d'une rangée de fins denticules chitineux (fig. 47 U).

a7. *Comparaison avec les Asellides*: La morphogenèse des caractères sexuels externes δ ayant été étudiée chez un certain nombre de formes, comparons les observations faites chez les *Asellidae* et les *Stenasellidae*:

Le travail de Henry (1969), relatif à l'espèce anophtalme *Proasellus cavaticus*, met bien en évidence l'existence de 5 stades successifs, mais les processus de morphogenèse, respectivement relatifs aux papilles génitales, aux pléopodes I et aux pléopodes II, ne se produisent pas dans le même ordre chronologique que chez les *Stenasellides*:

Chez les *Aselles*, la première manifestation externe du sexe δ du jeune réside dans la formation d'une protubérance sur la marge externe du pléopode II. Cette protubérance, qui porte la soie exopodiale, déjà reconnue par Balesdent (1964), sur *Asellus aquaticus*, est l'ébauche de l'exopodite du futur pléopode II de type δ (Henry 1969, fig. A). Chez les *Stenaselles*, au contraire, la première manifestation de la morphogenèse δ (stade I), consiste en l'apparition des bourgeons de papilles génitales, alors que les pléopodes II restent de type φ parfait.

Le second stade est marqué, chez les *Aselles*, par une évolution considérable: les bourgeons de papilles génitales apparaissent (apparition au stade I, chez les *Stenaselles*); les bourgeons de pléopodes I se forment (de même que chez les *Stenaselles* au stade II) et les pléopodes II deviennent profondément bilobés (chez les *Stenaselles*, ce sera seulement au stade III qu'ils auront cet aspect).

Si nous remarquons que, dans l'une et l'autre famille, le deuxième stade est caractérisé par le début de la formation des pléopodes I, il apparaît que la morphogenèse des papilles génitales débute plus précocement que celle-ci chez les *Stenaselles*, mais en est contemporaine chez les *Aselles*; il apparaît par contre que la morphogenèse des pléopodes II est plus précoce que celle-ci chez les *Aselles*, mais plus tardive chez les *Stenaselles*.

Au troisième stade, l'état d'évolution des pléopodes I reste très comparable dans les deux familles, mais, ultérieurement, le rétinacle protopodial apparaîtra plus précocement chez les *Aselles* (quatrième stade), que chez les *Stenaselles* (cinquième stade). L'endopodite du pléopode II a complètement perdu ses soies chez les *Aselles* et l'invagination de sa future cavité interne commence à se former, alors que celui des *Stenaselles* au stade III conserve ses 1-2 tiges glabres et ne subit encore aucune

évolution. En ce qui concerne cet organe, on pourrait dire que le troisième stade morphologique des Asellides est l'équivalent du quatrième des Sténasellides.

Les comparaisons des stades ultérieurs deviennent difficiles, car la morphogenèse porte maintenant, pour l'essentiel, sur l'endopodite du pléopode II, dont l'architecture est totalement différente dans les deux familles. Chez les Asellides, l'endopodite restera globuleux et uniarticulé. Il se creusera d'une vésicule interne, à partir d'une invagination sternale, débutant dans la région distale-externe de la pièce, tandis que chez les Sténasellides, il devient long et grêle, parfaitement biarticulé. L'article distal, par repliement de ses bords latéraux en direction interne donne d'abord une gouttière, ouverte du côté interne et s'étendant sur toute la

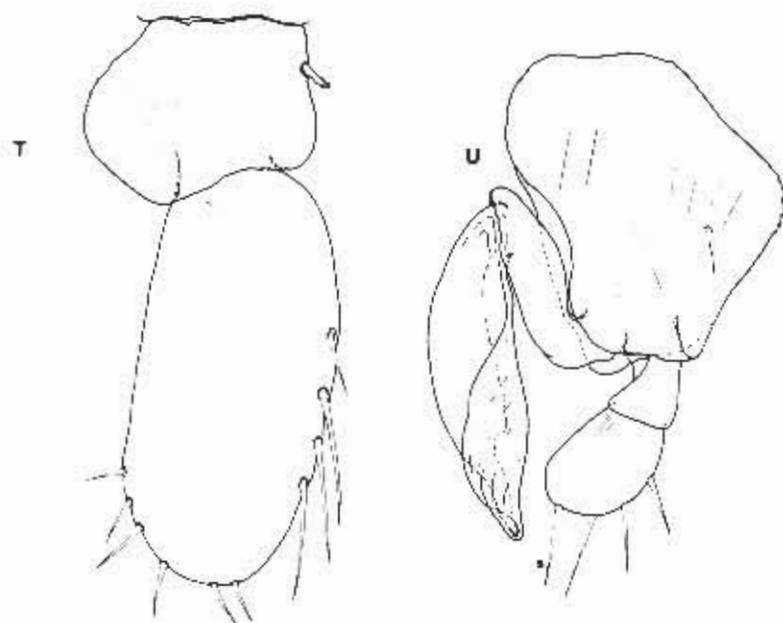


FIGURE 47

Différenciation sexuelle externe chez le jeune ♂ de *St. viridi*, sixième stade (intermue 9, en principe):

T. Pléopode I, aspect général. Le crochet rétinaculaire du protopodite est complètement différencié. L'exopodite porte au moins 3 longues tiges marginales internes et 5-8 soies distales. Longueur = 350-450 μ , ici 405 μ .

U. Pléopode II, aspect général. Le protopodite ressemble à celui de l'adulte et dépasse 200 μ de long et de large. L'article proximal de l'exopodite est encore démuné de soie, tandis que le distal en porte au moins 4 (s et suivantes). L'endopodite s'allonge (article proximal de 100-130 μ et distal de 190-230 μ). Le distal se referme en cornet dans sa moitié distale, se vrille sur lui-même et des denticules chitineux apparaissent autour de l'orifice efférent. L'organe copulateur ne semble toutefois pas encore fonctionnel à ce stade.

longueur de l'article. Ensuite, par affrontement des bords libres dans la moitié distale et par un léger enroulement autour de l'axe longitudinal, il se conforme en un cornet imparfait, largement ouvert en direction sternale-interne, dans sa moitié proximale (Magniez et Henry 1969), mais dont l'orifice distal est beaucoup plus réduit. En conclusion, il apparaît que l'organe copulateur des *Stenasellidae* possède une structure définitive relativement simple, même si l'observation des détails est difficile et cette structure peut être directement expliquée par l'aspect des stades morphologiques intermédiaires chez le ♂ juvénile. Au contraire, l'organe copulateur des *Asellidae* est beaucoup plus évolué, mais le nombre de stades intermédiaires est très faible et il est probable qu'un phénomène d'accélération morphogénétique en a effacé certains, si bien que l'étude de la différenciation des pléopodes ♂ n'apporte aucun document sur la parenté du groupe avec les autres Asellotes.

b. *Aspect chronologique de la différenciation sexuelle externe ♂:*

Les stades successifs de la morphogenèse des papilles génitales et des pléopodes I et II du jeune Sténaselle ♂ correspondent, comme nous venons de le voir, à une série de 6 intermues, de la quatrième à la neuvième. Comme la première partie de la vie libre de l'individu, qualifiée de période larvaire postmarsupiale, dure environ un an (11 mois, dans le cas général), il est intéressant d'envisager quelques données chronologiques sur la durée de la période suivante. Ces valeurs se rapportent uniquement à des jeunes (*St. v. hussoni*, en général), maintenus en élevage dès leur naissance.

Dans les conditions normales, c'est seulement dans des portées âgées de plus d'un an (13-14 mois) que commencent à apparaître des jeunes ♂ au stade 1 (intermue 4), mais, ici encore, une extrême variabilité se manifeste. Chez de nombreux futurs ♂, l'apparition des papilles génitales ne débute qu'à l'âge de 20-22 mois. Dans quelques cas même, des individus de 36, 43 et 48 mois n'étaient encore qu'au stade 1 de la morphogenèse ♂. Il semble donc, qu'assez fréquemment, la poussée des papilles génitales soit plus tardive que l'intermue 4. Comme par ailleurs, les durées des intermues homologues sont extrêmement variables, même entre individus-frères, des variations très importantes de la durée totale de la période de différenciation ♂ ont pu être notées. Ainsi, dans un lot d'une portée de 27 mois (*St. v. hussoni* de l'Estélas), nous trouvons 3 jeunes ♂, dont un au stade 2, un au stade 3 et un au stade 4. Dans un lot de 36 mois, (*St. v. hussoni* du gouffre du Sauvajou), trois jeunes ♂, dont un au stade 1, un au stade 2 et un au stade 6. Enfin, dans un lot de 36 mois (*St. v. hussoni* du Sauvajou), huit jeunes ♂, dont un au stade 1, un au stade 2, un au stade 3, un au stade 4, un au stade 5 et trois au stade 6!

Toujours dans les conditions normales, les jeunes *St. v. hussoni* ♂ parviennent au stade 6 de la morphogenèse vers l'âge de 4 ans (48 mois environ), les intermues de cette période durant approximativement 6 mois chacune. Mais certains des exemples cités indiquent que la morphogenèse peut être un peu plus rapide (36-42 mois seulement), ou au contraire, se prolonger jusqu'à l'âge de 5 ans ou plus.

c. *Taille des différents stades et taille de puberté:* Les jeunes *St. v. hussoni* font environ 2,1 mm à l'issue de la période larvaire postmarsupiale. Lors de leur quatrième intermue, les jeunes ♂ ont une longueur comprise normalement entre 2,3 et 2,5 mm. Cependant, dans les cas où la différenciation externe ♂ débute plus tardivement que cette quatrième intermue, la taille peut être beaucoup plus forte.

Dans le cas des jeunes ♂ précités, atteignant seulement le stade I à des âges de 36, 43 et 48 mois, les tailles respectives correspondantes étaient de 3,6; 3,7 et 3,85 mm. Chez de tels individus, on peut donc considérer que la croissance somatique a été normale, mais que la différenciation sexuelle externe est devenue beaucoup plus tardive que la normale.

Les échantillons étudiés, pour chaque stade, ont cependant des effectifs trop faibles pour avoir permis une étude détaillée de ces variations. Les jeunes ♂ atteignent normalement une taille de 4 à 4,4 mm, au stade 6. Toutefois, à ce stade, il ne semble pas encore exister de spermatozoïdes dans leurs canaux déférents. La

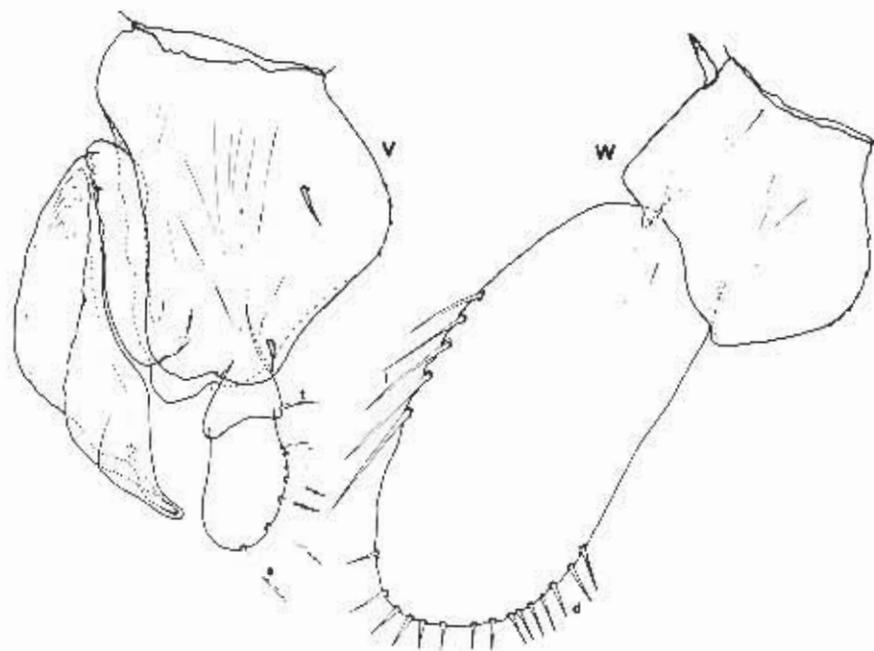


FIGURE 48

Aspect des pléopodes I et II d'un jeune ♂ de *St. virei hussoni* de 4,4 mm (48 mois), arrivant juste à la puberté (intermue 10):

V. Un des pléopodes II: le protopodite atteint 250-300 μ de long sur 250 μ de large. Sa musculature s'accroît. L'exopodite porte une tige (t) à l'article proximal et 5-7 tiges devenant plumées au distal (s et suivantes). L'article proximal de l'endopodite atteint 160-180 μ et son diamètre relatif diminue. L'article distal acquiert sa conformation définitive en cornet spiralé. Son extrémité s'affine et les ornements cuticulaires se développent. Sa longueur est de 260-300 μ . La spermatogenèse commence et l'on peut observer des faisceaux de spermatozoïdes faisant saillie à l'extrémité des papilles génitales.

W. Un des pléopodes I: L = 450-500 μ . Le nombre des soies lisses s'accroît: au moins 5 tiges marginales internes (i) et une quinzaine de marginales distales (d).

puberté paraît survenir pour des tailles de 4,5 à 5 mm, au cours de l'intermue ou des intermues suivantes. Dans la pratique, je n'ai jamais encore observé de reproductions entre individus d'une même portée, en élevage, la puberté des jeunes ♀ étant encore plus tardive que celle des ♂, comme indiqué plus haut. Il serait nécessaire de conserver la portée durant une dizaine d'années, pour parvenir à ce stade.

Si les données chronologiques relatives aux jeunes individus ne peuvent être obtenues qu'à partir des élevages, les données dimensionnelles peuvent être confirmées par les mesures effectuées sur des jeunes capturés dans le milieu naturel. Ces captures sont, je le rappelle, pratiquement nulles pour les populations karstiques, mais, certains lots d'origine hyporhéique sont assez peuplés pour contenir plusieurs jeunes ♂ à chacun des six stades de différenciation. Ainsi, un lot, provenant d'un sondage tubé dans le Dourdou, à Saint-Izaire, Aveyron (16-08-1973), renfermait une trentaine de ces jeunes ♂ de *St. v. virei*. Ceux du stade 1 atteignaient 2,5-2,8 mm, ceux du stade 2: 2,7-3,1 mm, ceux du stade 3: 2,9-3,8 mm et ceux du stade 6: 4,5 à 5 mm, montrant ainsi des variations de taille assez considérables, pour le même stade, de la même façon que chez les individus d'élevage.

F. Conclusions:

Le développement de *St. virei* comprend une phase intramarsupiale et une phase postmarsupiale, toutes deux d'une durée exceptionnellement longue.

1. *Développement intramarsupial*: Il a pu être suivi grâce aux reproductions survenues dans les élevages de Moulis et de Dijon, ainsi que par l'étude des portées des ♀ capturées ovigères. Ce développement intramarsupial est caractérisé par sa durée inhabituelle, qui atteint 9-10 mois, dans les conditions normales de température (9-11°). Cette durée d'incubation est environ 10 fois supérieure à celle qui a été relevée chez des *Asellidae* épigés de taille similaire, élevés dans des conditions comparables. L'accroissement considérable de la durée de gestation était déjà connu chez d'autres Péracarides souterrains (*Niphargus virei*, *Caecosphaeroma burgundum*, *Monolista caeca*, etc...) et semble être une règle générale pour les Crustacés cavernicoles.

Le séjour intramarsupial comprend, comme pour tous les Isopodes, une période embryonnaire, séparée d'une période larvaire intramarsupiale par le rejet des membranes ovulaires. Chez les Sténaselles pyrénéens, la première atteint 5 mois $\frac{1}{2}$ et la seconde 4 mois à 4 mois $\frac{1}{2}$.

a. *Période embryonnaire*: Les stades précoces sont marqués par l'extrême lenteur des premières divisions et de la formation de l'aire embryonnaire. L'apparition des organes latéro-dorsaux est relativement précoce, précédant celle des ébauches appendiculaires. Ces "branchies embryonnaires", en forme de coupe pédonculée, diffèrent de celles des *Asellidae*. Elles demeurent fonctionnelles très longtemps, jusqu'à la deuxième mue larvaire intramarsupiale. Vers la fin de la période embryonnaire, la croissance en longueur des antennules et des antennes semble entraîner la déhiscence du chorion et de la cuticule blastodermique.

b. *Période larvaire intramarsupiale*: Encore appelée période postembryonnaire intramarsupiale, elle peut être subdivisée en trois phases, car elle est entrecoupée de

deux mues larvaires. Ces mues en une pièce ne sont pas de type isopodien.

b1. Au cours de la première intermue larvaire intramarsupiale, la larve reste globuleuse et conserve sa flexion dorsale embryonnaire. Ses appendices s'accroissent en longueur et sont libres. La première mue intramarsupiale amène une très rapide disparition de la courbure dorsale (fig. 37).

b2. La seconde intermue larvaire intramarsupiale montre une larve quasi rectiligne (atteignant finalement 1,25-1,30 mm, chez *St. v. hussoni*). La bosse vitelline dorsale régresse en direction céphalique et les tergites thoraciques se constituent. La seconde mue larvaire intramarsupiale amène le rejet des organes latéro-dorsaux et la libération des ongles dactyliens et des premières soies. La larve devient mobile et les pléopodes III, IV et V deviennent fonctionnels.

b3. Au cours de l'intermue qui suit, la larve sortira du marsupium. Cette intermue n'est donc que très partiellement intramarsupiale. Dans une même portée, le séjour marsupial des larves à ce stade est très variable (28 jours en moyenne). Extraites du marsupium dès cette seconde mue terminée, les larves sont déjà capables de creuser un terrier.

c. *Naissance des jeunes*: La libération des larves est très progressive et n'est jamais causée par la mue intermédiaire (rejet des oostégites fonctionnels de la mère), car cette mue ne survient jamais que 2 à 8 mois après le départ du dernier pullus du marsupium.

2. *Développement postmarsupial*: Il dure plusieurs années chez *St. v. hussoni*. On peut le subdiviser en deux périodes:

a. *Période larvaire postmarsupiale*: Au cours de cette période, les jeunes de l'un et l'autre sexe gardent le même aspect externe. Elle s'étend sur 3 intermues:

a1. La première intermue (qui n'est extramarsupiale que dans sa seconde partie, cf. § II D 1, dure en moyenne 76 jours (dont 48 de vie libre). La larve est alors dépouvue de péréiopodes VII et il n'est pas certain qu'elle se nourrisse. Sa taille est de 1,5 mm environ, chez *St. viréi* et de 2,1 mm, chez *St. buili*, ce qui est considérable par rapport aux autres Asellotes. Cette première intermue est l'équivalent des stades manca I + manca II ou larve primaire + larve secondaire, des autres Isopodes, tout comme chez *Microcharon*.

a2. La seconde intermue se caractérise par l'apparition des péréiopodes VII rudimentaires, non-fonctionnels. C'est l'équivalent du stade manca III ou larve tertiaire des Isopodes.

a3. La troisième intermue est caractérisée par l'existence de péréiopodes VII normaux et garnis de soies, mais nettement plus courts que les péréiopodes VI. Le jeune n'a plus un aspect larvaire, mais la différenciation sexuelle externe ne débute pas encore.

Dans les conditions normales, cette période larvaire postmarsupiale dure quelques 11 mois, chez *St. v. hussoni*, mais parfois beaucoup plus (jusqu'à 22 mois). Ces durées sont énormes et montrent que, tout comme le développement intramarsupial, le développement larvaire postmarsupial est prodigieusement dilaté, par rapport à celui des Isopodes épigés.

b. *Période juvénile*: Les élevages de portées entières de jeunes *St. viréi*, de même que les observations faites sur des lots capturés dans certains biotopes interstitiels, ont

permis de montrer qu'il existe, dans le cycle vital, une longue période, qui suit la période larvaire postmarsupiale, mais précède la puberté.

b1. Pour les futures femelles, elle est caractérisée par une croissance importante et dure au minimum 5-6 ans pour *St. v. hussoni*. Elle se termine par l'acquisition des oostégites. La taille de puberté est de l'ordre de 7 mm, ce qui est considérable par rapport à la taille maximale de l'espèce.

b2. Pour les jeunes mâles, cette période se caractérise par l'apparition et la croissance des papilles génitales et des pléopodes I, ainsi que par la transformation progressive des pléopodes II (initialement de type ♀ et identiques chez toutes les larves) en appendices biramés de type ♂ parfait. Les stades intermédiaires de cette morphogenèse ont été étudiés. Typiquement, elle s'étend de la quatrième à la neuvième intermue et dure au minimum 3 ans, souvent 4, parfois plus. Le synchronisme de la morphogenèse des papilles génitales, des pléopodes I et II, n'est pas identique à celui qui existe chez les *Asellidae*. La taille de puberté est d'environ 4,5 mm. Toutefois, comme pour les ♀, il existe des variations importantes, entre individus-frères, entre populations, entre sous-espèces différentes.

On sait que les *Asellides* épigés (*Asellus aquaticus*, *Conasellus communis*, *Lirceus fontinalis*, par exemple), ont un rythme des mues juvéniles extrêmement rapide et arrivent à la puberté quelques mois après la naissance. Les travaux de Henry (1969), sur l'*Asellide* hypogé *Proasellus cavaticus* prouvent que les ♀ sont pubères dès le sixième ou le septième mois de leur vie postmarsupiale et que la puberté des ♂ est au moins aussi précoce. La période de vie prépubérale des Sténaselles (6-7 ans et souvent plus pour les ♀, 4-5 ans au minimum pour les ♂) est donc incomparablement plus longue que celle des *Asellidae*, même souterrains. Cette durée est prodigieusement dilatée, comme pour la période intramarsupiale (9-10 mois), la période de vie adulte et la longévité totale de l'espèce (♂: 12 ans et ♀: 15 ans, pour les individus des populations kurtiques).

RESUME

OBSERVATIONS SUR LA BIOLOGIE DE STENASELLUS VIREI

(Crustacea Isopoda Asellota des eaux souterraines)

St. virei a été élevé au laboratoire pendant de longues années (1960-1974). La plupart des *St. v. hussoni* furent capturés dans les eaux karstiques des environs du laboratoire souterrain de Moulis. Les élevages ont aussi porté sur des *St. v. virei* du gouffre de Padirac, *St. v. buchneri* de grottes cantabres, *St. v. boui* et *St. v. virei* du milieu phréatique, *St. built* et *St. breuilh*. Les Sténasellides étant incapables de nager, des aquariums de faible hauteur sont utilisés, avec un fond d'argile de grotte, des fragments de calcaire, de bois macéré et des feuilles d'Orme macérées. La hauteur d'eau nécessaire est très faible.

Stenasellus est fondamentalement un carnivore, capable de capturer et de dévorer des proies, telles que les larves de Chironomes, mais les populations des eaux de grottes ont acquis des régimes différents: limivore, guanophage, végétarien, etc.... car elles se sont souvent trouvées isolées de leur biocénose phréatique origi-

nelle. Pourtant, l'existence du cannibalisme montre que le comportement prédateur n'a pas complètement disparu chez elles. Les adultes peuvent être nourris de Cerophyl.

Un certain nombre d'observations sur l'activité fouisseuse et sur les réactions à la lumière, à la température et à la salinité de l'eau ont été faites.

Toutes les mues postmarsupiales de *Stenasellus* sont en deux temps (mues isopodiennes). L'intramue est très longue (83h 30 mn pour la première mue, 8-12 jours pour les ♂ et ♀ adultes, 14 jours pour les mues parturielles de la ♀ et jusqu'à 16-21 jours pour les mues des individus âgés ou séniles). Les intermues durent de 2 mois $\frac{1}{2}$, pour la première intermue libre du jeune, à 9-12 mois pour les intermues de repos sexuel des ♀ et celles des ♂ adultes, 12-18 mois (15-16 en moyenne) pour les intermues parturielles de la ♀. La longévité normale des sous-espèces karstiques de *St. virei* et des espèces voisines peut être évaluée à 12 ans (♂) et 15 ans (♀). Toutes ces données numériques sont 10-20 fois supérieures à celles relatives à un Asellide épigé de taille semblable (*Asellus aquaticus*).

Le cycle de reproduction a été étudié. La ♀ adulte est plus grande que le ♂. Il n'existe pas de précopulation ("chevauchée nuptiale"), comme chez les Isopodes et Amphipodes épigés. Ceci semble dû au fait que le groupe vivait à l'origine dans les interstices ou des galeries dans les dépôts alluviaux, où un accouplement de longue durée paraît impossible. La copulation bilatérale successive est très rapide (une heure environ) et se produit pendant la mue parturienne de la ♀. Celle-ci pond environ 3-5 jours après le départ de son exuvie antérieure et la ponte peut durer 24 heures. Le nombre des oeufs (15-60, 32 en moyenne, pour *St. v. hussoni*) s'accroît avec la taille de la ♀. Les oeufs des Sténasellides sont significativement plus gros que ceux des Asellotes épigés.

Le développement intramarsupial de *St. virei* demande 9-10 mois à 9-11°C. Comme l'intermue parturienne dure 12-18 mois, la ♀ conserve son marsupium vide quelques 2-8 mois, après le départ des jeunes. Dans certaines grottes, la saison de ponte est la fin de l'hiver et le début du printemps, les jeunes naissant en automne. L'intermue de reproduction de la ♀ est toujours suivie d'une ou plusieurs intermues de repos génital (chacune de 9-11 mois), si bien qu'une ♀ ne peut pondre chaque année: l'intervalle minimal entre deux reproductions successives, pour une ♀ donnée, est de 2 ans. Il pourrait atteindre 5 ans ou plus, en fonction de la pauvreté des apports nutritifs dans le biotope.

Le séjour intramarsupial comprend la période embryonnaire (5 mois à 5 mois $\frac{1}{2}$), puis la période larvaire (4 mois à 4 mois $\frac{1}{2}$). Il existe deux mues larvaires intramarsupiales (en une seule pièce, donc non-isopodiennes).

La libération de la portée est très lente: en moyenne il s'écoule 28 jours entre le départ du premier et du dernier jeune. La taille à la naissance est d'environ 1,5 mm, pour *St. virei* et 2,1 mm, pour *St. builti*.

La période larvaire postmarsupiale comprend 3 intermues et dure quelques 11 mois depuis la naissance. Au cours de la première intermue, les péréiopodes VII sont absents (= stades manca I + manca II); lors de la seconde, des péréiopodes VII rudimentaires existent (= stade manca III) et lors de la troisième, les péréiopodes VII sont normaux, mais plus courts que les VI.

Le développement juvénile est très long. La taille et l'âge de puberté sont de 4,5 mm et 4-5 ans, pour le ♂; de 6,5-7 mm et 6-7 ans ou plus, pour la ♀. La morphogénèse des pléopodes I et II du ♂ s'effectue normalement au cours des intermue 4 à 9 et dure au minimum 3 ans. A partir de l'intermue 10, le ♂ semble apte à s'accoupler.

CONTRIBUTION A LA CONNAISSANCE DE LA BIOLOGIE DES STENASELLIDAE

(Crustacea Isopoda Asellota des eaux souterraines)

RESUME ET CONCLUSIONS

A l'origine, vers la fin de 1960, le présent travail devait se présenter comme une étude détaillée sur la biologie de l'espèce cavernicole *Stenasellus virii*, connue dans une trentaine de grottes, pyrénéennes pour la plupart. Cette étude était destinée à se développer dans la direction indiquée par les publications antérieures consacrées à ces isopodes (Viré 1899, Husson 1957 et 1959, en particulier).

Or, il s'est rapidement avéré que les bases faunistiques et écologiques, sur lesquelles cette étude devait s'appuyer, étaient très insuffisantes. Certains auteurs ne voyaient, dans le genre *Stenasellus* Dollfus, qu'un genre banal, faisant partie intégrante de la famille des *Asellidae*, au même titre que le genre *Asellus* de Geoffroy. D'autres acceptaient, parfois avec des réticences, de diviser la famille des *Asellidae* en deux sous-familles: les *Asellinae*, avec pour chef de file le genre *Asellus*, les *Stenasellinae*, où se trouvait isolé le seul genre *Stenasellus*. Créés très tôt, ces genres avaient vu, l'un comme l'autre, s'accumuler les espèces nouvelles, sans que l'homogénéité de ces entités évolutives ait été périodiquement rediscutée. Pourtant, de rares carcinologistes, comme Hansen, avaient entrevu que *Stenasellus* était morphologiquement fort différent des *Asellides*, et même avaient osé créer une famille indépendante pour lui (Dudich, puis Arcangeli).

Comme il est presque impensable de vouloir entreprendre une étude biologique sur une forme animale, tout en se désintéressant de son statut, j'ai pensé qu'il convenait d'acquiescer tout d'abord une connaissance faunistique suffisante des *Asellotes* d'eau douce, tant *Aselles* que *Sténaselles*. La lecture des oeuvres de Racovitza m'a fourni un encouragement dans cette voie, car l'illustre carcinologiste considérait la systématique comme la recherche des véritables liens de parenté entre les formes vivantes, négligeant les apparences résultant des convergences morphologiques. Son mémoire de 1919, dénonçant l'erreur taxonomique constituée par l'*Asellus aquaticus* des auteurs sait mêler heureusement la rigueur zoologique et l'ironie vis-à-vis de certains de ses prédécesseurs. Que faut-il penser alors des travaux biologiques publiés avant cette date? Concernent-ils le véritable *Asellus aquaticus* ou tout simplement *Prousellus meridianus*? Il importe donc de toujours conserver en mémoire cette citation du grand zoologiste roumain: "...La taxonomie ne peut-être autre chose que de la phylogénie appliquée".... Elle s'est révélée utile à maintes occasions.

Le présent mémoire ne doit pas être compris comme un travail isolé. Il s'articule, du point de vue zoologique, avec des études préliminaires réalisées en collaboration avec mon collègue Jean-Paul Henry. Ces études portent sur la description d'un nombre important d'espèces nouvelles d'*Aselles* hypogés, principalement d'Europe méridionale, à la suite desquelles une refonte taxonomique de l'ancien genre *Asellus* des auteurs a été effectuée, complétant des travaux déjà publiés au Japon, par Matsumoto. Cette refonte a abouti à la création de genres nouveaux (*Brasasellus*, par exemple), ou à l'élévation au niveau générique d'entités subgénériques anciennes (*Prousellus*, par exemple). Elle a permis de préciser les véritables

critères spécifiques et génériques qu'il convient d'utiliser dans la taxonomie des *Aselloidea*. Elle a fourni une vision nouvelle de la famille des *Asellidae*, d'où, tant pour des raisons morphologiques que biogéographiques, les *Stenasellus* devaient être absolument exclus.

Par ailleurs, j'ai entrepris une analyse poussée des descriptions des *Stenasellus*. Elle a été complétée par le ré-examen d'échantillons de toutes les espèces disponibles et par la description d'espèces récemment découvertes. Dès 1966, j'ai été amené à affirmer que le genre *Stenasellus* des auteurs devait en réalité être considéré comme un groupe de lignées relativement éloignées les unes des autres, lesquelles, pour des raisons tant morphologiques que biogéographiques, méritaient le statut de genres. Cette manière de voir a été confirmée par les spécialistes ayant depuis, décrit de nouvelles espèces tropicales de la famille: Lanza, puis Sket, Cole et Minckley et enfin Lincoln, puis Argano.

Du point de vue de la biospéléologie, mes recherches s'articulent avec celles de mon collègue J-P. Henry sur les *Proasellus* souterrains, prolongant ainsi les recherches initiales faites à l'Institut de Biologie animale de l'Université de la Sarre, par Hasson et Daum. Par ailleurs, elles complètent celles qui sont effectuées au Laboratoire souterrain de Moulis sur d'autres groupes de cavernicoles.

* * *

Ces diverses considérations justifient la première partie de ce mémoire, consacrée aux données faunistiques et écologiques sur la famille des *Stenasellidae*. Elle reprend, en les développant et en les actualisant (de nouveaux *Stenasellides* ayant été décrits entretemps), des données ébauchées dans plusieurs publications antérieures. Elle peut se résumer ainsi:

1. Les *Stenaselles* doivent être considérés comme un groupe indépendant d'*Asellotes*, ayant au moins valeur de famille et que l'on peut, pour l'instant, laisser dans les *Aselloidea*, bien qu'il ne semble pas proche parent des *Asellidae* proprement dits. Les *Stenaselles* montrent toute une série de caractères originaux: anophthalmie généralisée du groupe, présence de deux caecums entériques seulement, grand développement et indépendance des pléonites I et II, présence d'une squama à la hampe de l'antenne, absence d'épipodite aux maxillipèdes, lesquels, chez la ♀ ovigère, portent un oostégite; structure et insertion des mandibules très particulières, fort développement des péripodites I, formant des gnathopodes, etc.... qui permettent d'y voir la lignée la plus archaïque des *Asellotes*. Cette lignée s'est maintenue à côté des groupes expansifs d'*Asellotes* modernes (*Asellidae* et *Paraselloidea*), par suite de son confinement dans un type de milieu différent et dans une aire géographique particulière.

2. *Vie dans des galeries, vie interstitielle et expansion du groupe*: Les *Stenaselles* sont des organismes fouisseurs extrêmement actifs. J'ai insisté sur cet aspect de leur comportement, non pas dans la partie biologique de ce mémoire, comme il eût paru logique de le faire, mais dans la première partie. En effet, ce type d'activité, dans le groupe, a certainement contribué à l'expansion et à la répartition des genres et des espèces. Il semble que ce facteur essentiel a permis la colonisation des nappes phréatiques des bassins hydrographiques, puis, secondairement, des massifs karstiques, alors que précédemment, on croyait volontiers que l'installation de cette faune, dans les eaux souterraines de régions éloignées *actuellement* de la mer, devait nécessairement être liée à telle ou telle transgression marine du passé. L'installation des diverses espèces, dans les sites de leurs biotopes actuels est un événement de l'histoire *continentale* du groupe et le *résultat de l'activité propre des Crustacés*, mais non un phénomène passif. De ce point de vue, j'ai utilisé une comparaison imagée entre l'activité des *Stenaselles* dans les alluvions imbibées d'eau phréatique et celle des *Lombries* dans le sol aéré sus-jacent.

3. *Les Stenaselles d'Europe: relictos d'une faune phréatique thermophile antéquaternaire*: Jusqu'en 1938, les *Stenaselles* étaient connus comme un groupe d'*Asellotes* vivant dans les eaux karstiques et parfois interstitielles d'Europe méridionale, avec le seul genre *Stenasellus* Dollfus, 1897, cur. emend. Racovitza, 1924, comportant 9 espèces. Aujourd'hui, la famille s'est considérablement enrichie: 6 genres représentés par 32 espèces. Cet enrichissement s'est surtout poursuivi par addition de formes vivant dans les eaux souterraines des régions équatoriales et nord-tropicales de l'Ancien Monde, ainsi que du Mexique. On connaît ainsi 11 espèces d'Afrique

occidentale et équatoriale, au lieu de 2 en 1945, 4 espèces d'Amérique centrale (alors que les *Stenasellidae* n'ont été découverts dans le Nouveau Monde qu'en 1971) et une espèce du Cambodge. Toutes ces formes nouvelles vivent dans des eaux hypogées à température élevée: 20 à 30°, parfois plus encore. Certaines semblent confinées dans des sources thermales. L'opinion de Vandel (1964), selon laquelle *Stenasellus* est un reliquat thermophile (le maintien de formes endémiques confinées dans des sources thermales en Yougoslavie, au Turkménistan, en est une preuve) est parfaitement valable pour les espèces du genre qui, subsistant dans les eaux souterraines fraîches d'Europe, ont dû s'adapter aux conditions de ces biotopes, leur installation dans les eaux souterraines continentales remontant, au minimum, au milieu de l'ère tertiaire.

Pourtant, il apparaît aujourd'hui que le stock le plus important du groupe n'est pas constitué par les espèces européennes, comme *Stenasellus virei*, mais par les genres tropicaux (*Magnezia*, *Metastenasellus*, *Parastenasellus*, *Mexistenasellus*). Ces derniers ne sont pas des reliques, mais des constituants normaux de la faune phréatique de ces régions du globe. Ils représentent les lignées conservatrices de la famille, car leurs biotopes ont subi moins de bouleversements climatiques et de remaniements paléogéographiques, au cours des temps géologiques.

Les espèces européennes actuelles sont les survivants d'une faune phréatique ancienne, de climat chaud, ayant résisté aux conditions rigoureuses du quaternaire, soit par confinement dans des venues thermales pérennes, soit surtout par adaptation aux nouvelles conditions climatiques. Les cloisonnements hydrographiques et les migrations souterraines récentes (recolonisation de domaines glaciaires ou montagnards) dans ces régions, sont à l'origine de l'écllosion de certaines sous-espèces, dans les espèces polytypiques, comme *Stenasellus virei*.

4. *Les Stenasellidae de France*: Trois espèces seulement sont représentées en France:

- *Stenasellus buili* dans les eaux karstiques du Languedoc méditerranéen,
- *Stenasellus racovitzai*, dans les eaux souterraines phréatiques et karstiques de Corse.

Stenasellus virei est la forme la plus répandue, mais ne dépasse pas les limites du bassin aquitain et de la Catalogne.

5. *Stenasellus virei*: une espèce polytypique: L'étude des individus provenant des nombreuses (117) stations maintenant connues a permis de montrer que *St. virei* désigne une espèce polytypique dans laquelle 5 types morphologiques ont été reconnus, chacun correspondant à un ensemble de populations possédant une localisation géographique ou écologique propre:

- *Stenasellus virei virei* est largement disséminé dans les nappes phréatiques du bassin aquitain au sens large et du bassin de l'Ebre,
- *St. virei boui* est un variant interstitiel qui semble avoir divergé du précédent à une époque récente. Il est localisé dans le haut bassin du Salat et de ses affluents et son domaine hyporhéique est, pour une large part, un territoire de recolonisation postglaciaire.
- *St. virei buchneri* vit dans les eaux karstiques des massifs argoniens cantabres,
- *St. virei hussoni* est très répandu dans les eaux des massifs calcaires nord-pyrénéens, entre Foix et Bagnères-de-Bigorre. Il peut s'installer dans les aquifères interstitiels adjacents à ces massifs,
- *St. virei angelieri* est une forme, surtout phréatique, des nappes alluviales des fleuves côtiers des Pyrénées-Orientales et de Catalogne.

Les sous-espèces de *Stenasellus virei* ont été définies selon des critères morphologiques. Il reste à prouver que *St. virei* désigne bien une espèce biologique, dont les différents types sont interféconds entre-eux, certains des croisements, opérations qui peuvent demander des années d'attente, n'ayant pas encore abouti. Il n'est pas certain que le résultat soit positif pour tous, la divergence de *St. virei angelieri* et de *St. virei buchneri* avec la forme-type étant plus importante que celle de *St. virei virei* avec *St. virei boui*, d'une part et avec *St. virei hussoni*, d'autre part.

Dans la lignée tyrthénienne de *St. virei* (qui comprend *St. racovitzai*, *St. buili*, *St. nubrei* et *St. virei*), les limites biologiques de l'espèce polytypique *St. virei* restent incertaines et l'on peut affirmer que les sous-espèces actuelles représentant de futures espèces de la lignée.

La seconde partie de ce mémoire est consacrée à l'étude des milieux de vie de l'espèce franco-espagnole *St. virei* et aux observations sur ses populations naturelles. Elle est le résultat des prospections et des observations effectuées, pour l'essentiel, sur le terrain. Elle s'articule avec des publications antérieures consacrées à l'énumération et à la description sommaire des stations connues de l'espèce (Magniez 1967/68, 1971 a), ou à un essai de classification des biotopes souterrains de l'espèce (Magniez 1971 c).

Le nombre des stations dépasse très largement la centaine. Alors que les biotopes classiques étaient représentés par des collections d'eau permanentes ou quasi permanentes des grottes dénoyées, l'espèce a été mise en évidence dans le réseau actif (zone amphibie) des massifs karstiques et, même plus bas, dans la zone d'imbibition générale ou zone noyée.

Pourtant, le fait le plus important pour l'écologie de *St. virei* a été sa découverte dans les milieux d'interstices: nappes éluviales alimentant les sources et surtout nappes alluviales des alluvions récentes des vallées, y compris dans un milieu annexe de ces dernières: le sous-écoulement des rivières épigées. Il faut insister sur l'importance des travaux de chercheurs, tels que Mesdemoiselles Gourbault et Lescher-Moutoué, ainsi que Monsieur Bou, qui ont apporté des preuves matérielles de la densité de ces peuplements hyporhéiques, de leur continuité dans l'inféoflux et de leur grande extension géographique. Le peuplement d'un massif karstique ne doit plus être considéré comme un peuplement insulaire, mais comme un point singulier d'un peuplement plus important, installé dans l'ensemble des eaux souterraines du réseau hydrographique dans l'aire duquel se trouve le massif.

1. *Les discontinuités apparentes et les discontinuités réelles du milieu aquatique souterrain:* Cette conception des aquifères souterrains a permis d'expliquer l'isolement apparent de certaines populations. Le meilleur exemple est celui fourni par la population du gouffre de Padirac. *St. virei* qui vit dans cette rivière souterraine, n'est pas un relicté cavernicole, en voie de disparition, comme on a pu l'écrire quelquefois, mais une colonie adventice du peuplement phréatique de la Dordogne, peuplement fort peu accessible, mais dont le procédé des sondages tubés Bou-Rouch a permis de montrer la réalité. Le lien matériel qui unit les différents peuplements phréatiques du bassin aquilain (*St. virei virei*) est constitué par les chenaux d'alluvions du fleuve et de ses affluents de divers ordres.

Dans certaines conditions géologiques (creusement d'une vallée alluviale récente dans un massif karstifié antérieurement), des populations de *St. virei*, appartenant à deux sous-espèces différentes, (*housi* et *hussoni*), peuvent vivre au voisinage immédiat l'une de l'autre, mais dans des conditions d'isolement écologique remarquable. Elles ne sont pas contemporaines et ne dérivent pas l'une de l'autre. La population karstique est autochtone, tandis que l'interstitielle, plus récente, provient d'une colonisation du sous-écoulement depuis l'aval.

2. *La température: un facteur non limitatif de la répartition actuelle:* Les relevés des températures des biotopes de *St. virei* montrent qu'en milieu karstique, l'éventail est relativement fermé (6° à 14°). Dans chaque station, la température peut ne subir que des variations annuelles de l'ordre de 1° seulement. En milieu interstitiel, surtout dans le sous-écoulement, des populations supportent des variations annuelles atteignant 15° dans certains cas (8° à 23° environ). L'espèce ne peut donc être qualifiée de sténotherme, mais certaines de ses populations vivent dans des conditions de sténothermie presque parfaite.

3. *Les populations cavernicoles: des peuplements adventices:*

De multiples observations dans les biotopes accessibles, associées à de nombreuses captures, ont permis d'améliorer notre connaissance des peuplements souterrains de *St. virei*.

Les seuls groupements observables sont ceux des collections d'eau des grottes dénoyées. En général, ce sont de petites concentrations, correspondant à des accumulations d'individus ayant migré depuis les systèmes aquifères vers la grotte, où ils sont retenus plus ou moins étroitement prisonniers dans les collections d'eau. Les véritables populations, qui se perpétuent essentiellement par reproduction *in situ*, sont rares à ce niveau des massifs karstiques.

Les populations karstiques des zones inférieures du massif et surtout les populations phréatiques, sont les plus importantes numériquement, mais les moins accessibles. On ne les connaît que par des échantillons, d'interprétation délicate. Toutefois ceux-ci montrent toujours une large prédominance des stades jeunes, ce qui caractérise les populations normales. Dans ces biotopes, l'espèce fait partie d'une biocénose riche (Tricladés, Gastéropodes, Ostracodes,

Copépodes, Amphipodes, Isopodes *Microcharon* et *Prouseilus*), où se trouvent à la fois des prédateurs et des proies à sa taille.

Les populations des gours de grottes comprennent un large excès d'adultes, auxquels se joignent des subadultes et un pourcentage anormalement faible de jeunes.

Lorsqu'aucun prélèvement n'y a été opéré, les individus peuvent atteindre la plus grande taille et sans doute l'âge maximal, caractéristiques de l'espèce. Les ponctions répétées provoquent une diminution rapide de la taille moyenne, ainsi qu'un accroissement du pourcentage des immatures, c'est-à-dire un relèvement du taux de remplacement dans la population.

Cette observation montre qu'il s'agit de groupes à faible effectif et apporte la preuve de leur confinement plus ou moins parfait dans les collections d'eau. Dans ces biotopes, la prolificité des *Sténaselles* est excessive et seul le cannibalisme cause un amenuisement rapide des classes jeunes *St. virei* y étant plus ou moins isolé de sa biocénose caractéristique. On peut en déduire que ces populations des grottes dénoyées sont des peuplements adventices, dont l'importance écologique est accessoire. D'une manière plus générale, il est possible de conclure que *St. virei* n'est pas une espèce vraiment cavernicole, mais une forme originellement phréatique, dont certaines lignées seulement se sont adaptées aux *eaux libres* du domaine karstique.

* * *

La troisième partie de ce travail a trait aux observations sur la biologie de *Stenasellus virei*. Elles sont la continuation de celles que le Professeur Husson n'avait pu poursuivre que pendant deux ans (1955-57).

1. *Les élevages et leurs enseignements*: Des élevages de très longue durée ont pu être entrepris, à la fois à la grotte-laboratoire de Moulis (1960-1974), à la grotte d'Anthecuil (1961-1965) et dans les chambres isothermes du laboratoire de Biologie Animale et Générale de l'Université de Dijon (1963-1974). Ces élevages ont porté surtout sur les formes cavernicoles *St. virei hussoni* et *St. virei buchneri*, les sous-espèces phréatiques n'étant connues et ne pouvant être capturées efficacement que depuis peu d'années. L'impossibilité de capturer de jeunes individus dans les biotopes cavernicoles a beaucoup retardé l'étude du développement de l'espèce.

— Par analogie avec les Asellides, *St. virei* a été considéré, à tort, comme végétarien et détritivore. C'est, en réalité, un organisme charnassier, doué d'un comportement de prédateur et capable d'immobiliser des proies robustes. Toutefois, les lignées adaptées au milieu cavernicole ont subi une déviation de leur régime initial, devenant saprophages, guanophages et limivores. Il en est résulté une atténuation du comportement prédateur, dont on retrouve la manifestation dans le cannibalisme qui existe aussi bien dans les biotopes confinés qu'en élevage.

St. virei hussoni est insensible à la lumière, dans la limite des effets thermiques. Son activité ambulatoire en eau libre est extrêmement faible, l'activité étant représentée essentiellement par le comportement fouisseur que le conduit à creuser des réseaux de galeries très développés. Ce comportement a été interprété comme l'activité atavique d'un organisme initialement phréatique, vivant au sein d'alluvions imbibées d'eau et non comme une nécessité liée à la vie cavernicole.

La tolérance thermique de *St. virei* est importante en élevage et conforme aux mesures effectuées dans les biotopes naturels. Dans les conditions climatiques actuelles, l'aire de répartition pourrait s'étendre considérablement. Le confinement de l'espèce au bassin aquitain est donc d'ordre hydrographique et non thermique.

— L'euryhalmité de *St. virei*, à tous les stades de sa vie, est considérable, ce qui peut passer pour un argument en faveur de l'origine marine des lignées des *Stenasellidae*, comme c'est le cas pour les Sphéromiens cavernicoles (Dresco-Derouet 1959).

2. *L'allongement du cycle vital* : mues, intermues et longévité:

— Comme c'est la règle chez les Isopodes, toutes les mues postmarsupiales de *St. virei* et des autres espèces observées, sont des mues en deux temps. L'exuviation postérieure est suivie d'une phase de repos ou intramue, puis de l'exuviation antérieure. Chez les Isopodes épigés, la durée du phénomène reste de l'ordre de 24 heures, parfois moins. Par contre, chez *St. virei* adulte, la

durée des mues est de l'ordre de *deux semaines*: 13-14 jours pour les ♂; 8-16 jours pour les différents types de mues des ♀, jusqu'à 16-21 jours chez des individus très âgés. La mue d'un Sténaselle adulte demande au moins 10 fois plus de temps que celle d'un Asellote de surface, de taille similaire (*Asellus aquaticus*), placé dans les mêmes conditions.

— Les intermues des adultes sont très longues: 9-12 mois pour les intermues normales, mais 12-18 mois pour les intermues de reproduction des femelles. Ces valeurs sont 10 à 20 fois supérieures à celles rencontrées chez *A. aquaticus*, pour des intermues homologues.

Chez les *Stenasellus* adultes, le rythme des mues peut pratiquement être considéré comme *quasi annuel*. Une telle dilatation de la durée de ces processus a déjà été observée chez les Sphéromiens cavernicoles (Daup 1954).

— En conséquence, la longévité naturelle des Sténaselles cavernicoles est énorme. Pour *St. virei hussoni* et *St. virei buchneri*, tant en élevages que dans les biotopes karstiques, elle doit atteindre au moins une douzaine d'années pour les ♂ et une quinzaine d'années pour les ♀. Tout porte à croire qu'il en est de même pour *St. bulli*, *St. brevuli* et même pour des formes thermophiles. Cette longévité est donc 10-15 fois supérieure à celle de l'épige *A. aquaticus*. Le ralentissement des processus vitaux, qui affecte les organismes souterrains est particulièrement évident chez les *Stenasellidae*.

3. *La reproduction*: L'anatomie de l'appareil génital du ♂ et de la ♀ n'est pas sensiblement différente de celle des autres Isopodes. Le développement de l'ostégite des maxillipèdes constitue un caractère sexuel externe ♀ temporaire remarquable. On note l'existence d'un pseudohermaphroditisme masculin externe tardif chez certaines femelles.

— Contrairement au cas de nombreux Isopodes, le ♂ est plus petit que la ♀. Ceci est à lier au caractère très éphémère de la formation du couple. La chevauchée nuptiale, courante chez les Péracarides, démesurément allongée chez les Sphéromiens cavernicoles, est inexistante chez les Sténaselles. Cette absence semble être corrélative de l'écologie originelle du groupe: la vie dans les galeries forcées ou dans les interstices, incompatible avec une précopulation durable.

— L'accouplement est très bref et bilatéral successif. Il ne s'opère que durant l'intermue parturienne, lorsque la femelle est réceptive, les orifices génitaux de celle-ci ne devenant fonctionnels que lors du rejet de l'exuvie postérieure de la mue parturienne. La ponte, qui dure jusqu'à 24 heures, ne survient que 3-5 jours après la formation du marsupium par l'exuviation antérieure.

— Les oeufs sont plus gros que ceux des Asellides (0,4 mm pour *St. virei* et près de 0,6 mm, pour *St. bulli*), mais ces tailles sont nettement inférieures à celles qui existent dans d'autres groupes d'Isopodes. Ces oeufs sont très riches en vitellus. Les Sténasellides étant tous des Asellotes de taille absolue moyenne ou forte, il n'existe pas de disproportion entre taille de l'oeuf et taille de la ♀ adulte, comme c'est le cas chez les Isopodes nains, adaptés à la vie psammique (*Microparasellidae* en particulier).

— Le nombre des oeufs par ponte semble lié assez étroitement à la taille de la femelle. L'effectif varie de 15 à 60 oeufs chez *St. virei hussoni* (maximum absolu: 70), la taille des ♀ correspondantes croissant de 7 à 11 mm environ. Dans la population cavernicole de la grotte du Mont-de-Chac, on trouve une moyenne de près de 32 oeufs par ponte. Si la prolificité de *St. virei* est 4-5 fois plus faible que celle de l'Asellide épige *A. aquaticus*, de taille similaire, elle reste cependant élevée. Il ne se pose jamais, chez les Sténaselles, de problèmes de natalité, comme c'est le cas chez les Isopodes psammiques, tels que *Microcharon* ou *Angeliera*, dont les pontes se réduisent à 2, ou même à un seul oeuf.

— Les Sténaselles ♀ ont la possibilité de se reproduire 2 et même 3 fois au cours de leur vie adulte. Toutefois, dans certaines stations cavernicoles, il n'est, ni certain que les ♀ se reproduisent plusieurs fois, ni même que toutes les ♀ se reproduisent.

— L'intermue parturienne (12-18 mois) est toujours supérieure à la durée du séjour intramarsupial de la progéniture, si bien que la ♀ conserve son marsupium vide durant 2 à 8 mois après le départ de la portée. L'intermue parturienne se termine toujours par une mue intermédiaire, qui ramène les ostégites à l'état non-fonctionnel. Ainsi, les intermues de reproduction sont toujours séparées par une ou plusieurs intermues de repos génital (9 mois à plusieurs années).

En conséquence, une même ♀ ne peut jamais se reproduire chaque année. Ses pontes sont espacées d'*au moins deux ans*, parfois davantage (5 ans à la grotte de l'Estelas). C'est peut-être l'état de ses réserves vitellines et le rythme de leur accroissement, selon la richesse en nourriture du biotope, qui constitue l'horloge biologique propre à chaque individu.

Dans les populations naturelles observées (grotte du Mont-de-Chaie, en particulier), il semble exister une pulsation annuelle des reproductions, avec une concentration des pontes en fin d'hiver et au début du printemps, les naissances des jeunes intervenant à la fin de l'automne suivant. Ce phénomène ne paraît pas se maintenir longtemps en élevage. Il s'agit vraisemblablement d'une synchronisation relative des mues parturielles des femelles aptes à subir celle-ci, sous l'action des facteurs écologiques extérieurs du biotope (flood factor).

Ainsi, il semble que, chez les Sténaselles, le phénomène qui a pris un rythme annuel ou quasi annuel soit la mue; la reproduction, qui est liée à certaines des mues ayant une périodicité encore plus longue.

4. Le développement intramarsupial et postmarsupial:

Il a été suivi grâce à des élevages de longue durée, entretenus à la grotte-laboratoire de Moulis et à Dijon, puis complété par des observations sur les portées de femelles capturées ovigères.

— *Développement intramarsupial*: Sa durée est inhabituelle (9-10 mois, dans les conditions normales de température de 9-11°), environ 10 fois plus importante que celle des Asellidés épigés de taille similaire. Cette très longue gestation est connue chez d'autres Pétacarides souterrains: *Niphargus virei*, *Caecosphaeroma burgundum*, *Monolistra caeca*. Elle semble être la règle pour les Crustacés cavernicoles.

Le séjour intramarsupial comprend une période embryonnaire de 5 mois à 5 mois 1/2, séparée d'une période larvaire ou postembryonnaire intramarsupiale (4 mois à 4 mois 1/2), par le rejet des membranes ovulaires.

* *Période embryonnaire*: les stades précoces sont marqués par l'extrême lenteur des premières divisions et de la formation de l'aire embryonnaire. Les organes latéro-dorsaux apparaissent tôt, précédant les ébauches appendiculaires. Ces branchies embryonnaires, en forme de coupe pédonculée, diffèrent de celles des Asellidés. Elles demeurent fonctionnelles jusqu'à la seconde mue larvaire intramarsupiale. Vers la fin de la période embryonnaire, la croissance en longueur des antennules et des antennes semble être une cause de la déhiscence du chorion et de la cuticule blastodermique.

* *Période larvaire intramarsupiale*: on y reconnaît 3 phases, car elle est entrecoupée de 2 mues larvaires. Ces mues en une seule pièce ne sont pas de type isopodien. Elles constituent des jalons importants dans l'édification du futur organisme:

Au cours de la première phase, la larve, très globuleuse, conserve la flexure dorsale embryonnaire et ses appendices sont libres. La première mue intramarsupiale amène une rapide disparition de la courbure embryonnaire dorsale.

La seconde intermue montre une larve quasi rectiligne. La bosse vitelline dorsale régresse en direction céphalique et les tergites thoraciques se constituent.

La seconde mue larvaire amène le rejet des organes latéro-dorsaux, la libération des ongles dactyliens et des premières soies. La larve devient mobile.

L'intermue qui suit verra la sortie de la larve du marsupium. Cette intermue n'est que très partiellement intramarsupiale. Dans une même portée, le séjour marsupial des larves à ce stade est très variable. Il dure 28 jours, en moyenne.

* *Naissance des jeunes*: La mère ne libère ses jeunes que très progressivement. Leur départ n'est jamais provoqué par la mue réductrice des oostégites, car celle-ci ne survient que 2 à 8 mois après le départ du dernier pullus.

Développement postmarsupial. Il dure 4-5 ans, au minimum, chez les jeunes mâles et 6-7 ans, au minimum, chez les jeunes femelles des souches cavernicoles. Nous y distinguons deux périodes:

* *Période larvaire postmarsupiale*: Les jeunes acquièrent des périopodes VII, mais conservent le même aspect externe dans les deux sexes. Cette période s'étend sur 3 intermues:

La première intermue, qui n'est extramarsupiale que dans sa seconde partie, dure 76 jours en moyenne (dont les 48 derniers de vie libre). La larve est dépourvue de périopodes VII externes et il n'est pas certain qu'elle se nourrisse. Sa taille est de 1,5 mm environ, chez *St. virei* et de 2,1 mm, chez *St. builti*, ce qui est considérable par rapport aux autres Asellotes. Cette première intermue est l'équivalent des stades manca I + manca II ou larve primaire + larve secondaire des autres Isopodes.

La première mue isopodienne dure plus de 83 heures, en moyenne, chez *St. virei*, ce qui est énorme.

La seconde intermue libre est caractérisée par l'existence des périopodes VII externes, mais non fonctionnels. C'est l'équivalent du stade manca III ou larve tertiaire des Isopodes.

La troisième intermue est caractérisée par l'existence des périopodes VII fonctionnels et garnis de soies, mais plus courts que les périopodes VI. Comme la différenciation sexuelle externe des mâles ne débute qu'après, cette intermue est incluse dans la période larvaire libre. Normalement cette période dure 11 mois, au minimum, chez *St. virei*, parfois jusqu'à 22 mois chez certains jeunes. Elle est démesurément allongée par rapport à celle des Asellotes de surface.

**Période juvénile*: C'est la période postlarvaire et prépubérale, au cours de laquelle le dimorphisme sexuel externe s'établit.

Pour les jeunes femelles, cette période est caractérisée par une croissance importante. Elle dure au minimum 5-6 ans en élevage, souvent plus, pour *St. virei hissoni*. Elle se termine par l'acquisition des oostégites. La taille de puberté, variable selon les individus et les stations, est souvent de l'ordre de 7 mm, c'est-à-dire plus de la moitié de la taille maximale de l'espèce.

Pour les jeunes mâles, cette période est caractérisée par l'apparition et la croissance des papilles génitales et des pléopodes I, ainsi que par la transformation progressive des pléopodes II (qui sont de type ♀ chez toutes les larves) en appendices hiramés de type ♂ fonctionnel. Les stades intermédiaires de cette morphogénèse ont été étudiés. Typiquement, elle s'étend de la quatrième à la neuvième intermue postmarsupiale. Elle dure au minimum 3 ans, souvent 4 ou davantage. La taille de puberté ♂ est de l'ordre de 4,5 mm, chez *St. virei hissoni*.

L'âge de puberté est donc bien plus élevé, chez les Sténaselles, que chez les Asellotes épigés (4-5 ans pour le ♂, 6-7 ans pour la ♀, au lieu de 6 mois, au maximum). Nous retrouvons encore ici ce coefficient d'allongement, de l'ordre de 10 fois, qui semble valable aussi bien pour le développement intramarsupial, le développement larvaire postmarsupial, la période juvénile, que pour la durée de vie adulte. Ces résultats confirment et généralisent les observations faites sur d'autres organismes souterrains.

- * -

Ce mémoire ne constitue qu'un apart modeste à la connaissance d'une famille discrète d'Asellotes: les *Stenasellidae*. Il a été conçu avec la double préoccupation d'apporter une contribution à l'étude des Crustacés Isopodes (*aspect zoologique*), et de montrer les conséquences biologiques du confinement des Sténaselles dans les eaux souterraines continentales (*aspect biospéologie*).

L'étude des Sténasellides est loin d'être achevée. Il serait intéressant qu'elle se développe dans les directions suivantes:

- Amélioration des données faunistiques par la poursuite des prospection des eaux souterraines nord-tropicales et même d'Europe méridionale et insulaire.
- Amélioration des données écologiques et biogéographiques sur *Stenasellus virei* et les espèces voisines, plus spécialement dans la partie espagnole de l'aire de l'espèce pyrénéenne.
- Amélioration des connaissances sur la biologie du groupe, par l'étude en élevage des espèces thermophiles, qui compléterait celle réalisée sur l'espèce tempérée qu'est *St. virei*.
- Amélioration des connaissances sur la physiologie du groupe. On sait que les Sténasellides possèdent généralement des pigments rouges en solution dans l'hémolymphe. Comme ils sont très résistants à l'asphyxie et comme la teneur en pigments est particulièrement importante chez les formes vivant dans des eaux souterraines pauvres en oxygène (nappes profondes, eau à température élevée), mais tend à se réduire chez les formes des milieux bien oxygénés (gours des grottes, eau souterraine fraîche, sous-écoulements), il a été suggéré qu'il s'agit de pigments respiratoires. La démonstration biochimique du fait reste à fournir.

BIBLIOGRAPHIE.

Ce mémoire constitue la troisième et dernière partie d'un travail qui sera présenté comme thèse d'Etat de Sciences Naturelles sous le titre:

CONTRIBUTION A LA CONNAISSANCE DE LA BIOLOGIE DES STENASELLIDAE
(*Crustacea Isopoda Asellota* des eaux souterraines).

Références des deux premières parties:

1. DONNEES FAUNISTIQUES ET ECOLOGIQUES SUR LES STENASELLIDAE (*Crustacea Isopoda Asellota* des eaux souterraines). *Int. J. Speleol.*, VI pp. 1-80, 1974.

2. OBSERVATIONS SUR STENASELLUS VIREI DANS SES BIOTOPES NATURELS (*Crustacea Isopoda Asellota* des eaux souterraines). *Ibid.*, VI, pp. 115-171, 1974.

AMAR, R. 1957: *Gnathostenetroides laodicense* nov. gen., nov. sp. Type nouveau d'*Asellota* et classification des Isopodes Asellotes. *Bull. Inst. Océanogr. Monaco*, 54, 1100, 1-10.

ANDERSSON, E. 1969: Life-cycle and growth of *Asellus aquaticus*, with special reference to the effects of temperature. *Rep. Inst. Freshwater Res. Drottningholm*, 49, 5-26.

ANDRÉ, M. 1960: Les écrevisses françaises. *Lechevalier, Paris*, 293 pp.

ANDRIEUX, Cl. 1969: Etude du climat de la grotte de Sainte-Catherine en Ariège selon le cycle 1967. *Ann. Spéléol. Fr.*, 24, 19-74.

ANGELIER, E. 1953: Recherches écologiques et biogéographiques sur la faune des sables submergés. *Arch. Zool. expér. gén. Fr.*, 90, 37-162.

— 1959: Hydrobiologie de la Corse. *Actual. Sci. Indust. Hermann, Paris*, 277 pp.

ARCANGELI, A. 1938: *Stenasellus racovitzai* Razzauti, Crustaceo Isopodo acquatico cavernicolo italiano. La famiglia *Stenasellidae*. *Boll. Mus. Zool. Anat. Comp. Torino*, 46, 17-50.

ARGANO, R. 1968: Due nuovi *Stenasellus* di Sardegna (*Crustacea Isopoda Asellota*). *Fragm. Entomol. Roma*, 6, 1-22.

— 1972: An Asellid of the subterranean waters of Vera-Cruz, Mexico (*Crustacea Isopoda*). *Accad. Naz. Lincei. Roma*, 171, 35-42.

— 1973: *Mexistenasellus magniezi* n. sp., a blind isopod from Veracruz, Mexico (*Crustacea*). *Ibid.*, 171, 97-103.

ARIAGNO, D. & GINET, R. 1963: La grotte de Corveissiat (Ain); topographie et faune. *Ann. Spéléol. Fr.*, 18, 533-537.

BALAZUC, J., BONNET, A., BOURNIER, E. & CAILAR, J. du, 1951: Crustacés des eaux souterraines du Languedoc. Remarques sur leur répartition. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, 86, 80-87.

BAIRDWIN, E. & BEATTY, R. A. 1941: The pigmentation of cavernicolous animals I. The pigments of some Isopod Crustacea. *J. exper. Biol. G.B.*, 18, 136-143.

BALESIDENT, M. L. 1964: Recherches sur la sexualité et le déterminisme des caractères sexuels d'*Asellus aquaticus* Linné (Crustacé Isopode). *Th. Sc. Nat. Univ. Nancy*, 231 pp.

BANTA, A. M. 1910: A comparison of the reactions of a species of surface Isopod with those of the subterranean species. Part. I. Experiments with light. *J. exper. Zool., U.S.A.*, 8, 243-310.

BARNARD, K. H. 1955: A new *Protojanira* from Natal (*Isopoda Asellota*). *Ann. Natal. Museum*, 13, 249-251.

BAYLAC, P. 1949: Cavités souterraines de la rive droite du Salat, près de Saint-Girons. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, 84, 161-174.

BEATTY, R. A. 1941: The pigmentation of cavernicolous animals. II: Carotenoids pigments in the cave environment. *J. Exper. Biol., G.B.*, 18, 144-152.

BENEDEX, E. Van 1869: Recherches sur l'embryogénie des Crustacés. I. Observations sur le développement de l'*Asellus aquaticus*. *Bull. Acad. Roy. Sci. Let. Arts. Belg.*, 2ème sér., 28, 54-87.

BFRON, P. 1972: Aperçu sur la faune cavernicole de la Corse. *Publ. Lab. souterrain Moulis*, 3, 1-56.

- BERTOSI, E. 1938: Ricerche sulla pigmentazione di *Androniscus boldorii* Strouhal, in condizioni normali e sperimentali. *Boll. zool. Ital.*, 9, 125-129.
- BERTRAND, J-Y. 1973: Sur le peuplement des eaux souterraines des karsts du Languedoc et des Corbières. *Ann. Spéléol. Fr.*, 28, 675-684.
- 1974: Recherches sur l'écologie de *Faucheria faucheri* (Crustacés Cirolanides). *Th. 3ème cycle Univ. Paris VI*, 123 + x pp.
- BIRSTEIN, J. A. 1951: Faune de l'U.R.S.S., VII/5. *Asellota* (en russe). Moscou. (traduction en anglais: *Jerusalem*, 1964, 148 pp.)
- 1961: *Microthambena tenuis* n. gen. n. sp. (*Isopoda Asellota*), and relations of some Asellote Isopods. *Crustaceana*, 2, 132-141.
- 1962: *Paleophreatoicous sojanensis* gen. et sp. nov. and some problems of phylogeny and distribution of Isopoda. *Paleontol. Zh. SSSR*, 3, 65-80.
- 1972: Une nouvelle espèce africaine du genre *Stenasellus* (*Crustacea Isopoda Asellota*) du bassin du Niger. *Int. J. Speleol.*, 4, 9-18.
- BIRSTEIN, J. A. & LJOVUSCHKIN, S. I. 1965: Subterranean *Paraselloidea* (*Crustacea Isopoda*) in USSR. *Russk. Zool. Zh.*, 44, 997-1013.
- BIRSTEIN, J. A. & STAROSTIN, I.V. 1949: Sur une forme nouvelle pour l'URSS de *Stenasellus* provenant du Turkménistan (en russe). *C.R. Acad. Sc. Moscou, N.S.*, 69, 691-694.
- BISCALDI, R. 1968: Problèmes hydrogéologiques des régions d'affleurement de roches éruptives et métamorphiques sous climat tropical. *Bull. B.R.G.M., Fr., 2ème série*, 3, 7-22.
- BITSCIL, J. 1951: La faune de la grotte d'Antheuil. *Suppl. 11. Bull. Sci. Bourgogne*.
- BOCQUET, Ch. 1953: Recherches sur le polymorphisme naturel des *Jacra marina* (Fabr.) (Isopodes Asellotes). *Arch. Zool. expér. gén. Fr.*, 90, 187-450.
- BOCQUET, Ch. & LEVI, Cl. 1955: *Microjaera antisopoda* nov. gen. n. sp., Isopode psammique de la sous-famille des *Microjantrinae*. *Ibid.*, 92. *Notes Rev.* 3, 116-134.
- BONNET, A. 1953: Les Crustacés aquatiques cavernicoles et la paléogéographie de l'Oligocène. *Actes 1er Cong. Intern. Spéléol. Paris*, 3, 55-60.
- BOTOSANEANU, L. 1971: Observations sur la faune aquatique hypogée des Monts du Banat (Roumanie). *Trav. Inst. Spéol. "Emile G. Racovitza", Bucarest*, 10, 123-166.
- BOU, Cl. 1966a: Activités (Sept. 1964 à Sept. 1965): Groupe Spéléologique du Couserans. *Spelunca. Fr.*, 6, 56.
- 1966 b et 1968: Faune souterraine du Sud-ouest du Massif Central. I. *Ann. Spéléol. Fr.*, 21, 689-706 et 23, 441-473.
- 1971: *Parasalentinella rouchi* n.g.n.sp., des eaux souterraines de Pyrénées françaises (*Amphipoda Gammaridae*). *Ibid.*, 26, 481-494.
- 1972: La faune des eaux souterraines d'Albi. *La Revue du Tarn*, 399-413.
- BOU, Cl. & BOUILLON, M. 1965: Sur quelques cavités du Massif de Saurouque (St-Gérons, Ariège). *Ann. Spéléol. Fr.*, 20, 55-63.
- BOU, Cl. & ROUCH, R. 1967: Un nouveau champ de recherches sur la faune aquatique souterraine. *C.R. Acad. Sc. Fr.*, 265, 369-370.
- BOUILLON, M. 1964: Contribution à l'étude écologique des Amphipodes du genre *Niphargus* dans les Pyrénées centrales. *Ann. Spéléol. Fr.*, 19, 537-551 et 813-818.
- 1972: Découverte du monde souterrain. *Laffont, Paris*, 317 pp.
- BOUTIN, Cl. 1971: Observations biospéologiques en Asie du Sud-Est. *Ann. Fac. Sc. Phnom. Phen.*, 4, 168-186.
- BRAGA, J. M. 1942: Un Isopode nouveau du Portugal, *Stenasellus nobrei* n. sp. *Mem. Mus. Zool. Univ. Coimbra*, 132, 1-11.
- 1950: Sur deux *Stenasellus* (Crust. Isop.) de la Guinée Portugaise. *Ann. Fac. Cién. Porto*, 35, 50-56.
- 1960: *Synasellus albicastrensis*: un nouvel Asellide troglobie du Portugal. *Ibid.*, 43, 1-15.
- 1962: Sur la distribution géographique des *Stenasellus* de la péninsule ibérique et description d'une espèce nouvelle de ce genre. *Ibid.*, 84, 1-28.
- BREHM, V. 1955: Süswasserfauna und Tiergeographie. *Öster. zool. Z.*, 6, 250-270.
- BÜRESCH, I. 1929: Die Höhlenfauna Bulgariens. *C. R. 10ème Congr. Intern. Zool. Budapest*, 1927, 2, 1427-1437.

- BURESCH, I. & GUÉORGUIEV, V. 1962: Contribution à la connaissance des espèces du genre *Stenasellus* (Crustacea Asellota) en Bulgarie avec description d'une nouvelle espèce. *Bull. Inst. Zool. Mus. Sofia*, 11, 189-206.
- CARRÈRE, F. 1954: Le réseau spéléo-hydrologique des grottes de Moulis et du Portillou (Ariège). *Bull. Com. Nat. Spéleol. France*, 3, 44-45.
- CAUMARTIN, V. 1957: La microflore des cavernes. *Notes biospéol. Fr.*, 12, 59-64.
- 1959: Quelques aspects nouveaux de la microflore des cavernes. *Ann. Spéleol. Fr.*, 14, 147-157.
- CAVAILLÉ, A. 1960: Les argiles des grottes. Introduction à l'étude des sédiments souterrains. *Ibid.*, 15, 383-401.
- 1964: Observations sur l'évolution des grottes. *Int. J. Speleol.*, 1, 71-100.
- CERRUTI, M. 1968: Materiali per una primo elenco degli Artropodi speleobii della Sardegna. *Fragm. Entomol. Roma*, 5, 207-257.
- CHAPPUIS, P. A. 1927: Die Tierwelt der unterirdischen Gewässer. *Schweizerbart, Stuttgart*, 175 pp.
- 1942: Eine neue Methode zur Untersuchung der Grundwasserfauna. *Act. Sci. Math. Nat. Kolozsvár*, 6, 3-7.
- 1946: Un nouveau biotope de la faune souterraine aquatique. *Bull. Sect. Sci. Acad. Roumanie*, 29, 1-18.
- 1948: Sur deux genres d'Asellides aberrants: *Stygasellus* et *Synasellus*. *Bull. Soc. Sc. Chuj.*, 10, 282-286.
- 1950: La récolte de la faune souterraine. *Notes Biospéol. Fr.*, 5, 7-35.
- 1951: Isopodes et Cypripodes cavernicoles. *Rev. Zool. Bot. Afr.*, 44, 342-359.
- 1952: Un nouveau *Stenasellus* du Congo belge. *Ibid.*, 45, 353-357.
- 1953: Sur certaines reliques marines dans les eaux souterraines. *Actes 1er Congr. Intern. Spéleol. Paris*, 3, 47-53.
- CHAPPUIS, P. A. & DELAMARE-DEBOUTTEVILLE, Cl. 1954: Recherches sur les Crustacés souterrains VII. Les Isopodes psammiques de la Méditerranée. *Arch. Zool. expér. gén. Fr.*, 91, 103-138.
- 1956: Présence de la sous-famille des *Microcerberinae* à Madagascar: *Microcerberus pauliani* n. sp. (Crustacés Isopodes). *Mem. Inst. Sci. Madagascar*, A, 10, 81-88.
- 1957: Un nouvel Asellide de l'Afrique du Sud. *Notes biospéol. Fr.*, 12, 29-36.
- CHAPPUIS, P. A. & JEANNEL R. 1951: Énumération des grottes visitées, 1927-1949. (8ème série). *Arch. Zool. expér. gén. Fr.*, 88, 81-230.
- CHAPUT, E. 1927: Recherches sur l'évolution des terrasses de l'Aquitaine. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 56, 1, 17-100.
- CHARNIAUX-LEGRAND, H. 1952: Le cycle d'intermue des Amphipodes et ses particularités chez les formes terrestres. *Arch. Zool. expér. gén. Fr.*, 88, 178-204.
- CHODOROWSKI, A. 1962: Différences écologiques entre les populations d'Asellides cavernicoles. *C. R. Acad. Sc. Fr.*, 255, 3487-3489.
- 1963: Sur la coaction biocénotique chez les cavernicoles aquatiques. *C. R. Acad. Sc. Fr.*, 256, 2049-2051.
- CIRY, R. 1959: Une catégorie spéciale de cavités souterraines; les grottes eutanées. *Ann. Spéleol. Fr.*, 14, 23-30.
- 1962: Le rôle du froid dans la spéléogenèse. *Speleoa, Mem. Fr.*, 2, 29-34.
- COIFFAIT, H. 1959: Énumération des grottes visitées, 1950-1957 (9ème série). *Arch. Zool. expér. gén. Fr.*, 97, 209-465.
- COINEAU, N. 1968: Contribution à l'étude de la faune interstitielle Isopodes et Amphipodes. *Mém. Mus. nation. Hist. Nat. Fr.*, A, 55, 145-216.
- 1971: Les Isopodes interstitiels. Documents sur leur écologie et leur biologie. *Ibid. N.S. A.*, 64, 1-170.
- COLE, G. A. & MINCKLEY, W. L. 1970: *Sphaerolana*, a new genus of cirrolanid Isopod from northern Mexico, with description of two new species. *Southwestern Nat. USA*, 15, 71-81.

- 1972 Stenaseiid Isopod Crustaceans in the Western Hemisphere - A new genus and species from Mexico - With a review of other north-american fresh-water Isopod genera *Proc. Biol. Soc. Washington*, 84, 39, 313-326.
- CREASER, E. P. 1931: A new blind Isopod of the genus *Caecidotea*, from a Missouri cave. *Occas. Pap. Mus. Zool. Univ. Michigan, Ann. Arbor*, 222, 10, 1-7.
- CUÉNOT, L. 1909: Le peuplement des places vides dans la nature et l'origine des adaptations. *Rev. gén. Sci. Fr.* 20, p. 9.
- CYETKOV, L. 1963: Nouveaux représentants du genre *Microcerberus* trouvés en Bulgarie. *Bull. Inst. Zool. Mus. Sofia*, 14, 153-163.
- 1967: Au sujet de la faune des *Stenaseilus* de la péninsule balkanique et sur l'origine des *Stenaseilus*. *Ibid.*, 23, 139-165.
- DAGUFRE DE HURLAUX, N. 1966a: Etude du cycle biologique de *Sphaeroma serratum* au Maroc. *Bull. Soc. Sci. Nat. Phys. Maroc*, 46, 19-52.
- 1966b: Le cycle de mue chez *Sphaeroma serratum*. *Ibid.*, 46, 181-195.
- DALENS, H. 1962: Influence de la température sur la sexualité d'*Armadillidium vulgare* (Latreille). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 88, 132-139.
- 1966: Contribution à l'étude des phénomènes d'intersexualité et de monogénie dans le genre *Chaetophiloscia* (Isopoda Oniscoidea). *Th. Sc. Nat. Univ. Toulouse*, 180 pp.
- DAUM, J. 1954: Zur Biologie einer Isopodenart unterirdischer Gewässer: *Caecosphaeroma burgundum* Dollfus. *Ann. Univ. Sarov., Sr.*, 3, 104-159.
- DEJDAR, I. 1930: Die Funktion der "blattförmigen Anhänge" der Embryonen von *Axellus aquaticus* (L.). Versuch einer Analyse mit Hilfe vitaler Flektivfärbung. *Z. Morphol. Ökol. Tiere, Dtsch.*, 19, 321-329.
- DELAMARE-DEBOUTTEVILLE, Cl. 1954a: Le développement postembryonnaire des Mystacocarides. *Arch. Zool. expér. gén. Fr.*, 91, 25-34.
- 1954b: Description d'un appareil pour la capture de la faune des eaux souterraines littorales sous la mer. Premiers résultats. *Vie et Milieu Fr.*, 4, 411-421, (1953).
- 1957: Lignées marines ayant pénétré dans les eaux souterraines continentales. Un problème de biogéographie actuelle. *C. R. Soc. Biogéogr. Fr.*, 269/297, 53-67.
- 1960: Biologie des eaux souterraines littorales et continentales. *Hermann, Paris*, 740 pp.
- DELAMARE-DEBOUTTEVILLE, Cl. & CHAPPUIS, P. A., 1956: *Angeliara phreaticola* Chapuis et Delamare, le premier Microparaselline souterrain de Madagascar. *Mém. Inst. Sci. Madagascar*, A, 10, 89-94.
- DELAMARE-DEBOUTTEVILLE, Cl. & JUBERTHIE, Ch. 1970: Activités récentes du Laboratoire Souterrain du C.N.R.S. (1968-69). *Speleoca, Fr.*, 10, 31-33.
- DELAY, B. 1968: Données sur le peuplement de la zone de percolation temporaire. *Ann. Spéléol. Fr.*, 23, 705-716.
- 1969: Sur le peuplement des circulations d'eau de la zone de percolation temporaire des massifs karstiques. *C. R. Acad. Sc. Fr.*, 268, 1917-1920.
- 1970: Données sur l'écologie, l'anatomie et la biologie d'*Haplotaxis* (*Pelodrilus*) *teratii* (Hrabě), (Oligochète, *Haplotaxidae*). *Ann. Spéléol. Fr.*, 25, 621-649.
- DELFURANCE, S. & DILFURANCE, E. Ph. 1964: L'absence de cycle saisonnier de reproduction chez les Insectes Coléoptères troglodytes (Bathysciines et Trechinés). *C. R. Acad. Sc. Fr.*, 258, 5995-5997.
- DEROUIT, L. 1953a: Vie aérienne de quelques Crustacés aquatiques cavernicoles et épigés. *Actes 1er Congr. Intern. Spéléol. Paris*, 3, 233-236.
- 1953b: Etude comparée du métabolisme respiratoire chez certaines espèces de Crustacés cavernicoles et épigés. *Notes Biospéol. Fr.*, 8, 103-109.
- DEXTER, R. W. 1954: A record of the blind Isopod *Axellus tridentatus* from an open stream habitat. *Amer. Middl. Nat.*, 52, 1, p. 256.
- DOLLFUS, A. 1897: Sur deux types nouveaux de Crustacés Isopodes appartenant à la faune souterraine des Cévennes. *C. R. Acad. Sc. Fr.*, 125, 130-131.
- 1898: *Id. Bull. Mus. Hist. Nat. Paris*, 4, 35-38.

- DOLLFUS, A. & VIRÉ, A. 1904: Sur quelques formes d'Isopodes appartenant à la faune souterraine d'Europe. *Ann. Sc. Nat., Zool.*, 20, 365-412.
- DRACH, P. 1939: Mue et cycle d'intermue chez les Crustacés Décapodes. *Ann. Inst. Océanogr. Monaco*, 19, 103-391.
- DRACH, P. & TCHERNIGOVITZIEF, C. 1967: Sur la méthode de détermination des stades d'intermue et son application générale aux Crustacés. *Vie Milieu, Fr.* 18, 595-609.
- DRESCO-DEROUFT, L. 1959: Contribution à l'étude de la biologie de deux Crustacés aquatiques cavernicoles: *Caecosphaerona burgundum* Dollfus et *Niphargus oreinus virei* Chev. *Ibid.*, 10, 321-346.
- DUDICH, F. 1924: Über *Protelsonia hungarica* Mähely. *Zool. Anz. Dtsch.*, 60, 151-155.
- DUSSART, B. 1966: Limnologie, l'étude des eaux continentales. *Gauthier-Villars, Paris*, 677 pp.
- ELLIS, R. J. 1961: A life history study of *Asellus intermedius* Forbes. *Trans. amer. micr. Soc.*, 80, 80-102.
- 1971: Notes on the biology of the Isopod *Asellus tomalensis* Harford, in an intermittent pond. *Ibid.*, 90, 51-61.
- EMDFN, F. Van 1922: Zur Kenntnis der Brutpflege von *Asellus aquaticus* nebst einigen Bemerkungen über die Brutpflege anderer Isopoden. *Arch. f. Naturgesch., Berlin*, 88, 91-133.
- ERHART, H. 1967: La genèse des sols en tant que phénomène géologique (2ème édition). *Masson, Paris*, 177 pp.
- ERMIN, R. 1944: Über Farbe und Färbung bei Asseln. *Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul*, B, 9/3, 181-203.
- FISCHBACH, J. 1954: Licht, Schwere und Geruchssinn bei Isopoden. *Zool. Jb. (Allg. Zool.)*, 65, 141-170.
- FORSMAN, B. 1944: Beobachtungen über *Jacra albifrons* Leach an der schwedischen Westküste. *Ark. Zool. Sverige*, 35A, 11, 1-33.
- FRADJ, F. 1945: Crustaceos dulciaquícolas de Portugal. *Bol. n° 26 Com. Pisc. Aguas de Lisboa*, 91-98.
- FRANZL, W. 1940: Die Atmungsorte von *Asellus aquaticus* L. *Zool. Anz., Dtsch.*, 132, 44-48.
- LEISI, F. & SCHIECK, U. 1968: *Caecostenetroides ischitanum* (Isopoda Parastenetroidae) a new genus and species from the bay of Naples. *Pubbl. Staz. zool. Napoli*, 36, 427-436.
- GADEL, F. & GOT, H. 1968: Sédimentation plio-quaternaire dans la plaine de l'Agly (Roussillon). Conséquences hydrogéologiques. *Bull. B. R. G. M. Fr., 2ème sér.*, 3, 51-60.
- GAUTHIER, H. 1928: Recherches sur la faune des eaux continentales de l'Algérie et de la Tunisie. *Minerva, Alger*, 419 pp.
- GEORGE, R. W. & SHEARD, K. 1954: Ecdysis in the Isopod *Porcellio scaber* (Latreille). *Austral. J. Zool.*, 2, 75-85.
- GEORGE, R. Y. 1972: Biphase moulting in Isopod Crustacea and the finding of an unusual mode of moulting in the antarctic genus *Glyptonotus*. *J. Nat. Hist.*, 6, 651-656.
- GIÉZI, B. 1958: Sur quelques caractères fondamentaux des circulations karstiques. *Ann. Spéleol. Fr.*, 13, 5-22.
- GINET, R. 1955: Etudes sur la biologie d'Amphipodes troglobies du genre *Niphargus*. I. Le creusement des terriers; relation avec le limon argileux. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 80, 332-349.
- 1956: Stations de *Niphargus pyrénéens* Amphipodes Gammaridés troglobies. *Notes biospéol. Fr.*, 11, 17-22.
- 1960: Ecologie, éthologie et biologie de *Niphargus* (Amphipodes Gammaridés hypogés). *Ann. Spéleol. Fr.*, 15, 127-376.
- 1966: Influence de la nutrition sur la durée de la vie des Poecilothermes. *Année biol. Fr.*, 5, 75-93.
- 1969: Rythme saisonnier des reproductions de *Niphargus* (Crust. Amphip. hypogé). *Ann. Spéleol. Fr.*, 24, 387-397.
- GOUNOT, A. M. 1960: Recherches sur le limon argileux souterrain et sur son rôle nutritif pour les *Niphargus*. *Ibid.*, 15, 501-526.

- GOURBAULT, N. 1972: Recherches sur les Tricladés paludicoles hypogés. *Mém. Mus. nation. Hist. nat. Fr. N.S., Zool.*, 73, 1-249.
- GOURBAULT, N. & LESCHER-MOUTOUÉ, F. 1967: Sur la faune hypogée peuplant le sous-écoulement d'une rivière de moyenne altitude. *C. R. Acad. Sc. Fr.*, 256, 1813-1816.
- 1968: Etude de la faune hypogée peuplant le sous-écoulement du Nert. *Ann. Spéleol. Fr.*, 23, 735-742.
- GRAF, F. 1962: Intersexualité et glande androgène chez *Orconectes limaxus* (Rafinesque). *Crustaceana*, 4, 2, 151-157.
- 1968a: Le stockage de Calcium avant la mue chez les Crustacés Amphipodes *Orchestia* (Talitridé) et *Niphargus* (Gammaridé hypogé). *Th. Sc. Nat. Univ. Dijon, Berthier Dijon*, 216 pp.
- 1968b: Le cycle d'intermue du Crustacé hypogé *Niphargus virei* Chevreux (Amphipode Gammaridae). *C. R. Acad. Sc. Fr.*, 266, 823-825.
- 1972: Stockage de Calcium et formation des soies chez l'embryon d'*Orchestia* (Crustacé Amphipode Talitridé). Notion d'intermue embryonnaire. *Ibid.*, 275, 1669-1672.
- GRAVIER, Ch. 1931: La ponte et l'incubation chez les Crustacés. *Ann. Sci. Nat. Fr. Zool.*, 14, 303-418.
- GRINDLEY, J. R. 1963: A new *Protojanira* (Crustacea Isopoda) from a Cape peninsula cave. *Ann. Transvaal Mus.*, 24, 4, 271-274.
- GRUNER, H. E. 1965: Krebstiere oder Crustacea, V. Isopoda. I Tierwelt Dtsch., Fischer, Jena, 149 pp.
- GUYEYSSI, A. 1907: Etude des organes digestifs chez les Crustacés. *Arch. Anat. microsc. Fr.*, 9, 343-494.
- HAEMMELI-BOVERI, V. 1926: Über die Determination der sekundären Geschlechtsmerkmale (Brutsackbildung der weiblichen Wasserassel durch das Ovar). *Z. Vergleich. Physiol. Dtsch.* 4, 668-598.
- HANSEN, H. J. 1905: On the morphology and classification of the *Asellota*-group of Crustaceans, with descriptions of the genus *Stenetrium* Hasw. and its species. *Proc. zool. Soc. London*, 1904, 2, 302-331.
- HASWELL, W. A. 1881: On some new Australian Marine Isopoda. *Proc. linn. Soc. N.S. Wales*, 5, 478-479.
- HENRY, J-P. 1965: Contribution à l'étude de la biologie d'*Asellus cavaticus* Leydig. *Int. J. Speleol.*, 1, 279-286.
- 1966a: Sur une anomalie de segmentation du péricéon chez un Crustacé Isopode troglobie *Asellus cavaticus* Leydig mâle. *Crustaceana*, 10, 151-154.
- 1966b: Une anomalie sexuelle chez les femelles d'*Asellus cavaticus* Leydig, subsp. *puteanus* (Crustacé Isopode hypogé). *Bull. Soc. zool. Fr.*, 91, 655-659.
- 1967: Le nombre de chromosomes de l'isopode hypogé *Asellus cavaticus* Leydig. *C. R. Acad. Sc. Fr.*, 264, 2126-2129.
- 1969a: Différenciation de l'appareil génital externe mâle de *Proasellus cavaticus* (Leydig). *Ibid.*, 268, 1084-1087.
- 1969b: Remarques sur le cycle biologique d'*Asellus cavaticus* Leydig (Crustacé Isopode troglobie). *Actes 4ème Congr. Intern. Spéleol. Ljubljana*, 1965, 4/5, 121-124.
- 1971: Contribution à l'étude du genre *Proasellus* (Crustacea Isopoda Asellidae): le groupe *cavaticus*. *Vie Milieu, Fr.*, 22, C, 33-77.
- 1972: Etude de la constitution chromosomique des *Asellidae* (Crustacea Isopoda). *Bull. Soc. zool. Fr.*, 97, 119-131.
- 1973: Données récentes sur la faune hypogée d'Asellides de France. *C. R. 96ème Congr. Nat. Soc. Sav. Toulouse*, 1971, 165-171.
- HENRY, J P. & MAGNIEZ, G. 1968a: Sur la systématique et la biogéographie des Asellides. *C. R. Acad. Sc. Fr.*, 267, 87-89.
- 1968b: Un nouvel Aselle hypogé d'Espagne: *Proasellus cantabricus* n.sp. (Crustacé Isopode). *Ann. Spéleol. Fr.*, 23, 2, 409-417.

- 1968c: Premier Aselle hypogé de Corse: *Proasellus heroni* n.sp. (*Crustacea Isopoda*). *Ibid.*, 23, 419-423.
 - 1968d: Description d'un Aselle cavernicole d'Espagne: *Proasellus chappuisi* n.sp. (*Crustacea Isopoda*). *Ibid.*, 23, 633-639.
 - 1969: Un nouvel Aselle interstitiel de France: *Proasellus boui* n.sp. (*Crustacea Isopoda Asellota*). *Ibid.*, 24, 413-420.
 - 1970a: Contribution à la systématique des Asellides (*Crustacea Isopoda*) *Ibid.*, 25, 335-367.
 - 1970b: Sur la faune d'Asellides du sous-écoulement d'un affluent de la Saône. *C. R. Acad. Sc. Fr.*, 270, 2366-2368.
 - 1972a: Un Aselle interstitiel de Tunisie: *Proasellus bagradicus* n.sp. (*Crustacea Isopoda Asellota*). *Ann. Spéléol. Fr.*, 27, 183-193.
 - 1972b: Observations sur un Aselle obscuricole de France: *Proasellus racovitzi* n.sp. (*Crustacea Isopoda Asellota*). *Int. J. Speleol.*, 4, 171-188.
 - 1973: Un nouvel Asellide cavernicole d'Espagne centrale: *Bragasellus lagari* n.sp. (*Crustacea Isopoda Asellota*). *Ibid.*, 5, 273-282.
 - 1974: Un nouvel Asellide interstitiel d'Espagne méridionale: *Bragasellus boui* n.sp. (*Crustacea Isopoda Asellota*) et considérations sur les genres européens d'Asellides. *Ibid.*, 6, 217-230.
- HOFFMANN, C. H. 1933: The Biology of *Caecidotea tridentata* Hungerford (*Isopoda Crustacea*). *J. Kansas entomol. Soc.* 6, 26-33.
- HOWES, N. H. 1939: Observations on the biology and post-embryonic development of *Idotea viridis* from New-England Creek, South-East Essex. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 23, 279, 310.
- HRABÉ, S. 1958: A new species of *Oligochaeta* from the south-west of France. *Notul. biospéol. Fr.*, 13, 171-179.
- HUSSMANN, S. 1956: Untersuchungen über die Grundwasserfauna zwischen Harz und Weser. *Arch. Hydrobiol. Dtsch.*, 52, 184 pp.
- 1966: Die Ökologische Stellung der Höhlen- und Spaltengewässer innerhalb der subterraneanquintilen Lebensbereiche. *Int. J. Speleol.*, 2, 409-446.
 - 1970: Weitere Vorschläge für eine Klassifizierung subterraneaner Biotope und Biocenosen der Süßwasserfauna. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 55, 1, 115-129.
- HUSSON, R. 1936: Contribution à l'étude de la faune des cavités souterraines artificielles. *Ann. Sc. Nat., Zool. Fr.*, 19, 5-30.
- 1949-1950: Observations biologiques sur l'Amphipode *Niphargus virei* Chev. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 74, 126-131 et 75, 211-217.
 - 1953: Considérations sur la biologie des Crustacés cavernicoles aquatiques (*Niphargus*, *Caecosphaeroma*, *Asellus*). *C. R. 1er Congr. Intern. Spéléol. Paris*, 3, 65-70.
 - 1956: A propos de recherches en cours sur la biologie de Crustacés aquatiques cavernicoles. *Russ. Speleol. Ital., Mem.* 3, 254-255.
 - 1957: A propos de la biologie du Crustacé troglobie aquatique *Stenasellus virei* Dollfus. *Ann. Univ. Saraz. Sc.*, 6, 4, 259-269.
 - 1959: Les Crustacés Péricarides des eaux souterraines. Considérations sur la biologie de ces cavernicoles. (avec projection d'un film en couleurs). *Bull. Soc. zool. Fr.*, 84, 219-231.
 - 1960: Les Crustacés Péricarides des eaux souterraines. *Arch. Inst. G. Duc. Luxembourg, Sc.*, 27, 107-120.
 - 1962: Les ressources alimentaires des animaux cavernicoles. *Cahiers Etud. biol., Tron.* 8/9, 103-116.
 - 1964: Considérations sur la taille des troglobies aquatiques. *C. R. 3ème Congr. Intern. Spéléol., Wien*, 1961, 3, 71-74.
 - 1970: Les recherches biospéléologiques en Bourgogne. *Speleowia, Fr.*, 7, 107-121.
 - 1971: Rythmes biologiques et vie cavernicole. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 96, 301-316.
- HUSSON, R. & DAUM, J. 1953a: Sur la biologie de *Caecosphaeroma burgundum*. *C. R. Acad. Sc. Fr.*, 236, 2345-2347.

- 1953b Zur Biologie einer Isopodenart subterranean Gewässer: *Caecosphaeroma burgundum* (*Vireia burgunda*) Dollfus. *Ann. Univ. Sarav., Sc.*, 2, 166-173.
- 1954: Sur le dimorphisme sexuel des maxillipèdes de *Caecosphaeroma burgundum* Dollfus et sa signification physiologique. *C. R. Acad. Sc. Fr.*, 238, 2121-2123.
- 1955: Über Haltung, Zucht und Biologie von *Asellus cavaticus* Leydig. *Ann. Univ. Sarav., Sc.*, 4, 137-144.
- HUSSON, R., GRAF, F., HENRY, J.-P., MAGNIEZ, G., MARVILLET, C. 1973: Les recherches biospéologiques poursuivies au laboratoire de Biologie Animale et Générale de la Faculté des Sciences de Dijon. Livre du cinquantenaire de l'Institut de Spéologie Emile Racovitza. *Ed. Acad. Rep. soc. Roumanie*, 113-133.
- HUSSON, R. & PALÉVODY, C. 1966: Adaptation du Collembole troglophile *Folsomia candida* var. *distincta* à la vie sur les miroirs d'eau. *C. R. Acad. Sc. Fr.*, 262, 1586-1588.
- INAGAKI, H. & BERREUR-BONNENFANT, J. 1970: Croissance et sénescence chez un Crustacé Isopode *Ligia oceanica* (L.). *C. R. Acad. Sc. Fr.*, 271, 207-210.
- JANCKE, O. 1926: Über die Brutpflege einiger Malakostraken. *Arch. Hydrobiol. Dtsch.*, 17, 678-698.
- JEANNEL, R. 1926: La faune cavernicole de la France. *Lechevalier, Paris*, 334 pp.
- 1950: Quarante années d'explorations souterraines. *Notes biospéol. Fr.*, 6, 5-93.
- JEANNEL, R. & RACOVITZA, E. G. 1907-1908-1910-1912-1914-1918-1929: Sept séries d'énumérations de grottes visitées, de 1904 à 1927. *Arch. Zool. expér. gén. Fr.*, IV, 6, 489-536; IV, 8, 327-414; V, 3, 67-185; V, 9, 501-667; 53, 325-558; 57, 203-470 et 68, 293-608.
- JEGLA, T. C. 1966: Reproductive and molting cycles in cave crayfish. *Biol. Bull. U.S.A.*, 130, 345-358.
- JUBERTHIE-JUPÉAU, L. 1969: Données sur la reproduction d'un Crustacé Décapode des eaux souterraines, *Troglocaris anophthalmus*. *C. R. Acad. Sc. Fr.*, 269, 1111-1113.
- JUCHAULT, P. 1966: Contribution à l'étude de la différenciation sexuelle mâle chez les Crustacés Isopodes. *Th. Sc. Nat. Univ. Poitiers*, 57, 111 pp.
- 1967: Contribution à l'étude de la différenciation sexuelle mâle chez les Crustacés Isopodes. *Année Biol. Fr.*, 6, 191-212.
- JUCHAULT-STOLL, C. 1964: La mue en deux temps chez *Paragnathia formica* (Hesse), (Isopode Gnathiidae). *Arch. Zool. expér. gén. Fr.*, 104, *Notes Rev.*, 1-22.
- KARAMAN, S. 1934: Beiträge zur Kenntniss der Isopoden-Familie *Microparasellidae*. *Mitt. Höhl. Karstforsch. Dtsch.*, 42-44.
- 1935: Die Fauna der unterirdischen Gewässer Jugoslaviens. *Verh. Intern. Ver. theor. angew. Limnol.*, 7, 46-73.
- 1936: Ein *Stenasellus* aus dem Grundwasser von Skoplje. *Stenasellus gjorgjevici skopljensis* n. subsp. *Bull. Soc. Sc. Skoplje*, 17, 137-141.
- 1940: Die unterirdischen Isopoden Südserbien. *Ibid.*, 22, 19-53.
- 1948: Über die Männchen von *Stenasellus skopljensis* Karaman. *Prirod. Istraž. Jugosl. Akad.*, 24, 45-50.
- 1953: Über subterrane Amphipoden und Isopoden des Karstes von Dubrovnik und seines Hinterlandes. *Act. Mus. macedon. Sci. Nat. Skoplje*, 1, 137-167.
- 1954a: Über unsere unterirdische Fauna. *Ibid.*, 1, 195-216.
- 1954b: Über die jugoslavischen *Stenasellus*-Arten. *Fragm. Balkan. Skoplje*, 1, 7-20.
- KINNE, O. 1954: Eidonomie, Anatomie und Lebenszyclus von *Sphaeroma houkeri* (Isopoda). *Kieler Meeresforsch.*, 10, 100-120.
- KOSSWIG, C. & L. 1940: Die Variabilität bei *Asellus aquaticus*, unter besonderer Berücksichtigung der Variabilität in isolierten unter- und oberirdischen Populationen. *Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul*, 5, 78-132.
- 1944: Zur Evolution der Höhlentiermerkmale. *Ibid.*, 9, 285-287.
- LAGOUTTE, C. 1966: Etude des surfaces d'échange respiratoires et zones d'échange de quelques Asellides (Crustacés Isopodes). *D.E.S. Sc. Nat. Univ. Dijon*, 57 pp.
- LANG, K. 1960: Contribution to the knowledge of the genus *Microcerberus* Karaman (*Crustacea Isopoda*) with a description of a new species from the central Californian coast. *Ark. Zool. Sverige*, 13, 493-510.

- LANZA, B. 1961: La fauna cavernicola della Toscana. *Rass. Speleol. Ital.*, 13, 23-51.
- 1966: *Stenasellus pardi* sp. n. della Somalia e note sistematiche sugli *Stenasellinae* (Crustacea Isopoda). *Monit. zool. ital.*, 74, 221-256.
- LANZA, B., CHELAZZI, L. & MISSANA, G. 1970: *Stenasellus costai* sp. n. Isopode freatico gigante della Somalia. *Ibid.*, N.S., Suppl. III, 5, 133-158.
- LATTINGIER-PENKO, R. 1970a: Vérification expérimentale de l'interdépendance de la distribution de *Stenasellus hungaricus thermalis* (Crustacés Isopodes) et des conditions de température du biotope. *Ann. Spéleol. Fr.*, 25, 319-334.
- 1970b: Analiza Prirodne Populacije *Stenasellus hungaricus thermalis* Meštrov (Crustacea Isopoda). *Ekologija, Beograd*, 5, 117-124.
- 1972: Contribution à la biologie de *Stenasellus hungaricus thermalis* Meštrov. *Crustaceana, Suppl.* 3, 117-133.
- LAVAUR, G. de 1950: Le gouffre et la rivière souterraine de Padirac. *Ann. Spéleol. Fr.*, 5, 51-84.
- LEGRAND, J.-J. 1955: Rôle endocrinien de l'ovaire dans la différenciation des oostégites chez les Crustacés Isopodes terrestres. *C. R. Acad. Sc. Fr.*, 241, 1083-1087.
- 1958a: Comportement sexuel et modalités de la fécondation chez l'Oniscoïde *Porcellio dilatatus* Brdt. *Ibid.*, 246, 3120-3122.
- 1958b: Induction de la maturité ovarienne et de la mue parturiale par la fécondation chez l'Oniscoïde *Porcellio dilatatus*. *Ibid.*, 247, 754-756.
- 1964: Les facteurs de la différenciation sexuelle des Crustacés Isopodes Gonochoriques. *C. R. Soc. Biol. Fr.*, 158, 340-343.
- LEGRAND, J.-J. & JUCHAULT, P. 1961a: Sur la glande androgène d'un certain nombre de Péracarides en particulier d'Isopodes marins. *Ibid.*, 155, 1360-1362.
- 1961b: Glande androgène, cycle spermatogénétique et caractères sexuels temporaires mâles chez *Cyathura carinata* Krüyer. (Crust. Isopode Anthuridé). *C. R. Acad. Sc. Fr.*, 252, 2318-2320.
- LELUP, N. 1956: La faune cavernicole du Congo Belge et considérations sur les Coléoptères reliques d'Afrique intertropicale. *Ann. Mus. R. Congo Belge, Zool.*, 46, 165 pp.
- LELONG, F. & LEMOINE, J. 1968: Les nappes phréatiques des arènes et des altérations argileuses. Leur importance en zone intertropicale. Les difficultés de leur exploitation. *Bull. B.R.G.M. Fr. 2ème série*, 2, 41-52.
- LEMERCIER, A. 1957: Sur le développement in-vitro des embryons d'un Crustacé Isopode Asellote: *Jaera marina* (Fabr.). *C. R. Acad. Sc. Fr.*, 244, 1280-1283.
- LÉPINEY, L. de 1962: Sur l'élevage de Copépodes au laboratoire. *Hydrobiologia*, 20, 217-222.
- LE ROUX, L. 1933: Recherches sur la sexualité des Gammariens. *Bull. Biol. Fr.-Belg, Suppl.* 16, 138 pp.
- LERUTH, R. 1938: La faune de la nappe phréatique du gravier de la Meuse à Hermalle sous Argenteau. *Bull. Mus. Hist. nat. Belgique*, 14, 1-37.
- 1939a: Une méthode intéressante pour l'étude de la faune phréatique. *Bull. Soc. R. Liège*, 8, 136-141.
- 1939b: La biologie du domaine souterrain et la faune cavernicole de la Belgique. *Mém. Mus. R. Hist. nat. Belgique*, 87, 506 pp.
- LESCHER-MOUTOUË, F. 1967: Note sur la biogéographie et les biotopes du genre *Speocyclops* dans la région pyrénéenne. *Speunca, Fr.*, 5, 277-284.
- 1968: La faune d'une nappe éluviale de déversement; étude préliminaire des Cyclopidés hypogés. *Ann. Spéleol. Fr.*, 23, 743-751.
- 1973: Sur la biologie et l'écologie des Copépodes Cyclopidés hypogés (Crustacés). *Th. Sc. Nat. Univ. Toulouse*, 341 pp.
- LESCHER-MOUTOUË, F. & GOURBAULT, N. 1970: Etude écologique du peuplement des eaux souterraines de la zone de circulation permanente d'un massif karstique. *Ann. Spéleol. Fr.*, 25, 765-848.
- LIČAR, P. & SKET, B. 1971: The morphology of the stomach within the families *Asellidae* and *Stenasellidae* (Isopoda Asellota) and its phylogenetic aspects. *Biol. Vest. Ljubljana*, 19, 131-138.

- LINCOLN, R. J. 1972: *Metastenasellus wikkiensis* sp. n., from warm-water springs in north-eastern Nigeria (*Asellota*). *Bull. br. Mus. nat. Hist. (Zool.)*, 24, 213-221.
- LORIOU, B. de 1968: Inventaire des cavités souterraines de la région Arredondo-Ramales de la Victoria, Province de Santander. *Ann. Spéléol. Fr.*, 23, 315-324.
- MAERCKX, H. H. 1930: Sexualbiologische Studien an *Asellus aquaticus* L. *Zool. Anz. Dtsch.*, 48, 399-508.
- MAGNIEZ, G. 1963: A propos d'une anomalie de certaines femelles de *Stenasellus virei* Dollfus (Crustacé Isopode troglobie). *Ann. Spéléol. Fr.*, 18, 483-490.
- 1965: Un Aselle phréatique du Bassin Aquitain: *Asellus (Prousellus) albigensis* n. sp. *Ibid.*, 20, 69-80.
- 1966a: Contribution à la systématique des *Stenasellinae* d'Afrique (Crustacés, Asellotes). *Int. J. Spéléol.*, 2, 173-190.
- 1966b: Répartition et validité de l'espèce troglobie *Asellus lusitanicus* Frade (Crustacé Asellote). *Ibid.*, 2, 315-317.
- 1966c: Contribution des spéléologues à la connaissance de certains Crustacés des grottes cantabres. *Sous le Plancher, Fr.*, 5, 30-41.
- 1966d: Les Sténaselles (Crustacés, Isopodes, troglobies) de la Province de Santander (Espagne). *Ann. Spéléol. Fr.*, 21, 827-837.
- 1967-1968: Les stations de *Stenasellus virei* Dollfus (Crustacé Isopode troglobie). *Sous le Plancher, Fr.*, 6, 36-58; 7, 1-11, 21-28 et 38-40.
- 1968a: L'espèce polytypique *Stenasellus virei* Dollfus, 1897, (Crustacé Isopode hypogé). *Ann. Spéléol. Fr.*, 23, 363-407.
- 1968b: Los estenaselidos (Crustaceos, Isopodos, troglobios) de la provincia de Santander (traducido por José A. San Miguel Ruiz). *Cuadernos de espeologia, Santander*, 4, 89-94.
- 1969a: Données récentes sur quelques Asellotes hypogés (*Crustacea Isopoda*). *Speunca, Fr.*, 6, 87.
- 1969b: Sur deux types d'anomalies chez *Stenasellus virei* Dollfus (Crustacé Isopode troglobie). *Actes 4ème Congr. Intern. Spéléol. Ljubljana, 1965*, 4/5, 155-159.
- 1970: Sur un groupe original de Crustacés des eaux souterraines: les *Stenasellidae* (Isopodes Asellotes). *Speunca, Fr.*, 7, 133-136.
- 1971a: Les stations de *Stenasellus virei* Dollfus (Crustacé Isopode troglobie). (suite). *Sous le Plancher, Fr.*, 10, 13-24.
- 1971b: Durée de la mue, de l'intermue des adultes et longévité de *Stenasellus virei* Dollfus (Crustacé Asellote troglobie). *Int. J. Speicol.*, 3, (1968), 333-349.
- 1971c: Les milieux de vie de *Stenasellus virei* Dollfus, 1897 (Crustacé Asellote troglobie); données préliminaires. *Ibid.*, 3, (1968), 397-421.
- 1972a: Deux *Stenasellidae* cavernicoles nouveaux de l'Amérique centrale: *Mexistenasellus parzefalli* n. sp. et *Mexistenasellus wikkiensis* n. sp. (*Crustacea Isopoda Asellota*). *Ibid.*, 4, 19-31.
- 1972b: A propos du *Stenasellus laticarpus* Birstein (*Crustacea Isopoda Asellota*). *Ibid.*, 4, 33-35.
- 1973a: Les populations naturelles de *Stenasellus virei* Dollfus (Crustacé Asellote troglobie). *Ibid.*, 5, 31-48.
- 1973b: Description du mâle de *Mexistenasellus parzefalli* (*Crustacea Isopoda Asellota*) cavernicole du Mexique) et observations sur cette espèce. *Ibid.*, 5, 163-170.
- 1973c: Données récentes sur les Sténaselles (*Crustacea Asellota*) des eaux souterraines continentales. *C. R. 96ème Congr. Nat. Soc. Sav., Toulouse, 1971, Sci.*, 3, 179-191.
- MAGNIEZ, G. & HENRY, J.-P. 1969: Un nouvel Aselle hypogé de France: *Prousellus vandeli* n. sp. (*Crustacea Isopoda Asellota*). Remarques sur les *Prousellus* ibéro-aquitains. *Ann. Spéléol. Fr.*, 24, 399-411.
- 1970: Sur la structure des pléopodes copulateurs des *Aselloidea* (*Crustacea, Isopoda Asellota*). *C. R. Acad. Sc. Fr.*, 270, 93-95.

- MAGNIN, E. & LÉCONTE, O. 1971: Cycle vital d'*Asellus communis* sensu Racovitza (1920) (*Crustacea, Isopoda*) du lac Saint-Louis près de Montréal. *Canad. J. Zool.*, 49, 647-655.
- MAISSIAT, J. & GRAF, F. 1973: Action de l'ecdystérone sur l'apolyse et l'ecdysis de divers Crustacés Isopodes. *J. Insect. Physiol.*, 19, 1265-1276.
- MANIER, J-F. 1964: Endophytes parasites d'Arthropodes cavernicoles récoltés dans des grottes de l'Ariège et de la Haute-Garonne. *Ann. Spéol. Fr.*, 19, 803-812.
- MANTON, S. M. 1963: Jaw Mechanisms of Arthropoda with Particular Reference to the evolution of *Crustacea*. *Mus. Comp. Zool. Spec. Publ. G.B.*, 9, 111-144.
- MARGALEFF, R. 1953: Los crustaceos de las aguas continentales ibéricas. *Inst. Forest. Invest. exp. Minist. Agr. Madrid*, 10, 1-243.
- MARKUS, H. C. 1930: Studies on the morphology and life-history of the Isopod *Mancasellus*. *Trans. amer. mic. Soc.*, 49, 220-237.
- MARVILLET, Cl. 1970: Quelques données nouvelles sur la biologie de *Caecosphaeroma burgundum* Dollfus. Crustacé Isopode des eaux souterraines. *Speleunca, Fr.*, 7, 137-140.
- MATJAŠIČ, J. 1963: Une nouvelle *Choanophrya* (Ciliata, Suctorina) sur *Stenasellus viréi*. *Ann. Spéol. Fr.*, 18, 267-270.
- MATSAKIS, J. 1955: Développement postembryonnaire chez *Ligia italica*. *Vie Milieu, Fr.*, 6, 113-119.
- 1956: Développement postembryonnaire d'*Idotea viridis* (Slahber) provenant de l'étang de Leucate. *Ibid.*, 7, 287-300.
- 1962: Contribution à l'étude du développement postembryonnaire et de l'évolution de la forme chez quelques Crustacés Isopodes. *Bull. biol. Fr. Belg.*, 96, 531-690.
- MATSUMOTO, K. 1956: On the two new subterranean water Isopods *Mackinia japonica* gen. et sp. nov. and *Asellus hubrichti* sp. nov. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, 21, 1219-1225.
- 1962: Two new genera and a new subgenus of the family *Asellidae* of Japan. *Annot. Zool. Japan.*, 35, 162-169.
- 1968: Studies on the subterranean Isopoda of Japan with notes on the well-water fauna of Japan (part I), studies on the subterranean Isopoda of Japan (N°3). *Rep. Tokyo-to Lab. Med. Sci.*, 26, 103-116.
- MEAD, F. 1963: Recherches sur l'écologie et le comportement d'un Isopode terrestre *Helleria brevicornis* Ebner. *Th. 3ème cycle Fac. Sc. Univ. Marseille*, 78 pp.
- 1965: Observations sur l'accouplement chez l'Isopode terrestre *Helleria brevicornis* Ebner. *C. R. Acad. Sc. Fr.*, 261, 1752-1755.
- 1967: Observations sur l'accouplement et la chevauchée nuptiale chez l'Isopode *Tylos latreilli* Audouin. *Ibid.*, 264, 2154-2157.
- MEAD, F. & GABOURIAUT, D. 1971: Déclenchement du comportement sexuel du mâle d'*Helleria brevicornis* Ebner (Isopode terrestre) par la mue du partenaire. *Ibid.*, 272, 1538-1541.
- MÉHELY, L. 1924: *Protelsonia hungarica* nov. gen. nov. sp., ein blinder Isopode aus Ungarn. *Zool. Anz. Dtsch.*, 58, 353-357.
- 1925: Ein lebendes Fossil. *Protelsonia hungarica* nov. gen. nov. sp., ein blinder Isopode aus Ungarn. *Math. Term. Ent. Budapest*, 41, 185-192.
- 1927: Neue Würmer und Krabbe aus Ungarn. *Budapest*, 1-18.
- MENZIES, R. J. 1962: The Isopods of Abyssal Depths in the Atlantic ocean. *Verna Research*, 1, 79-206.
- MEŠTROV, M. 1960: *Stenasellus hungaricus thermalis* ssp. n. (*Crustacea Isopoda*). Fund einer vorglazialen Art in warmen Quellen bei Zagreb. *Biol. Glasnik, Zagreb*, 13, 345-350.
- 1962: Un nouveau milieu aquatique souterrain: le biotope hypotelminorhéique. *C. R. Acad. Sc. Fr.*, 254, 2677-2679.
- MEŠTROV, M. & LATTINGER-PIŃKO, R. 1971: *Stenasellus skopljensis thermalis* ssp. n. (*Crustacea Isopoda*) d'une source chaude en Bosnie. *Int. J. Speleol.*, 3, 305-309.
- MILLER, M. A. 1933: A new blind Isopod: *Asellus californicus* and a revision of subterranean Asellids. *Univ. Calif. Publ. Zool.*, 39, 97-110.

- MINCKLEY, W. L. 1961: Occurrence of subterranean Isopods in epigeal waters. *Amer. Middl. Nat.*, 66, 452-455.
- MITCHELL, R. W. 1969: A comparison of temperate and tropical cave communities. *Southwest. Nat. USA*, 14, 73-88.
- MOCQUARD, J.-P. 1968: Effets du groupement sur la croissance pondérale de *Porcellio dilatatus* Brandt (Crustacé Isopode), en relation avec le cycle de mue et l'état sexuel. *C. R. Acad. Sc. Fr.*, 266, 2199-2201.
- MONOD, Th. 1924: Sur quelques Asellides nouveaux des eaux douces de l'Afrique du Nord. *Bull. Soc. Hist. nat. Afr. Nord*, 15, 327-336.
- 1925: Tanaidacés et Isopodes aquatiques de l'Afrique occidentale et septentrionale. *Mém. Soc. Sc. Nat. Maroc*, 5, 233-247.
- 1932: Sur un Asellus aberrant: *A. Remyi* n. sp. du lac d'Ohrid. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 57, 206-217.
- 1945: Un nouveau *Stenasellus* ouest-africain. *Bull. Inst. fr. Afr.*, 7, 101-114.
- 1972a: Sur les localités originales de deux Crustacés Isopodes algériens cavernicoles. *Ann. Spéleol. Fr.*, 27, 177-181.
- 1972b: Sur la distribution de quelques Crustacés Malacostracés d'eau douce ou saumâtre. *Actes 17ème Congr. Intern. Zool. Monte-Carlo*, 1, 1-12.
- MORREALE, E. 1924: L'*Asellus aquaticus* (auct.) nel Lario ed in altre acque d'Italia. In MONTI R.: La Limnologia del Lario, 125-182. *Publ. Minist. Econom. Naz. Roma*.
- MOTAS, C. 1962: Procédé des sondages pluriatiques - Division du domaine souterrain - Classification écologique des animaux souterrains - Le psammon. *Act. Mus. Macedon. Sci. Nat.*, 8, 135-173.
- 1963: On a recent report concerning the so-called hyporheic fauna. *Rev. Biol. roum.*, 8, 367-370.
- MUGNIER, Cl. 1968: Le karst de la région d'Ason et son évolution morphologique (Santander, Espagne). *Th. 3ème cycle Géol. Univ. Dijon*, 219 pp.
- MUNRO, W. R. 1953: Intersexuality in *Asellus aquaticus* L. parasitized by a larval Acanthocephalan. *Nature, G. B.*, 172, 4372, p. 313.
- MUNRO-FOX, H. & VILVERS, C. 1960: The nature of animal colours. *Sidwick and Jackson, London*, 246 pp.
- MURRICH, J. P. Mc. 1895: Embryology of the Isopod Crustacea. *J. Morphol. U.S.A.*, 11, 63-155.
- NAYLOR, E. 1955: The life-cycle of the isopod *Idotea emarginata* (Fabricius). *J. Anim. Ecol.*, 24, 270-282.
- NEEDHAM, A. E. 1937: On relative growth in *Asellus aquaticus*. *Proc. zool. Soc. London*, A, 3, 289-313.
- 1938: Abdominal appendages in the female and copulatory appendages in the male *Asellus*. *Quart. J. Micr. Sci., G. B.*, 81, 127-150.
- 1941: Abdominal appendage of *Asellus*. *II. Ibid.*, 82, 61-90.
- 1943: On relative growth in *Asellus aquaticus*. *II. Proc. Zool. Soc. London*, 113, 44-75.
- 1949: Growth and regeneration in *Asellus aquaticus* L. in relation to age, sex and season. *J. exper. Biol. G. B.*, 112, 49-78.
- NICHOLAS, G. 1960: Checklist of macroscopic troglobitic organisms of the United States. *Amer. Middl. Nat.*, 64, 123-160.
- NOODT, W. 1968: Deuten die Verbreitungsbilder relikitärer Grundwasser-Crustaceen alte Kontinentzusammenhänge an? *Naturwiss. Rund. Stuttgart*, 21, 470-476.
- ORGHIDAN, T. 1959: Ein neuer Lebensraum des Untertirdischen Wassers: Der Hyporheische Biotop. *Arch. Hydrobiol. Dtsch.*, 55, 392-414.
- ORTIZ, F. 1968: Algunos Crustaceos y Myriapodos cavernícolas de la región de Matienzo (Santander). *Cuad. Espeleol. Santander*, 4, 85-87.
- PACKARD, A. S. & PUTMAN, F. W. 1872: The Mammoth Cave and its inhabitants, or descriptions of the Fishes, Insects and Crustaceans found in the cave. *Salem Natur. Agency, USA*, 1-62.

- PALÉVODY, Cl. 1966: Adaptation du Collembole troglophile *Folsomia candida* Willem. var. *distincta* Bagnall aux conditions de vie de l'épéneuston. *Bull. Sci. Bourgogne*, 23, 153-193.
- PENNAK, R. W. 1940: Ecology of the microscopic Metazoa inhabiting the sandy beaches of some Wisconsin lakes. *Ecol. Monogr. USA.*, 10, 537-615.
- PIGEAULT-DAGUERRE de HURFAUX, N. 1959: Contribution à l'étude du développement postembryonnaire de *Sphaeroma serratum* Fabricius (Crustacé Isopode). *Bull. Soc. Sc. Nat. Phys. Maroc*, 39, 167-174.
- PLESA, C. 1967: Recherches sur la périodicité de la reproduction chez les cavernicoles *Speleoca*, Fr., 5, 295-299.
- POISSON, R. 1932: *Asellaria Cautleryi* n. g. n. sp., type nouveau d'Entophyte, parasite intestinal des Aselles (Crustacés Isopodes), descriptions des stades connus et d'une partie de son cycle évolutif. *Bull. biol. Fr. Belg.*, 66, 232-254.
- POTIER, L. 1951: Croissance relative et profils de croissance des périopodes du Crustacé Isopode *Sphaeroma serratum* Fab.. C. R. Acad. Sc. Fr., 232, 2041-2043.
- PRENANT, M. 1932: L'analyse mécanique des sables littoraux et leurs qualités écologiques. *Arch. Zool. expér. gén. Fr.*, 74, 581-595.
- PRETNER, E. 1963: Les recherches biospéologiques en Serbie. *Acad. Sc. Sloven., Ljubljana*, 139-147.
- PRUNUS, G. 1963: Sur l'existence d'un dimorphisme chez les mâles d'une population de *Jaera marina* sveci Bouquet (Isopode Asellote). C. R. Acad. Sc. Fr., 256, 2043-2045.
- RACOVITZA, E. G. 1907: Essai sur les problèmes biospéologiques. *Arch. Zool. expér. gén. Fr.*, 4, 371-488.
- 1920: Notes sur les Isopodes. 7: Les pléopodes I et II des Asellides; morphologie et développement. *Ibid.*, 58, *Notes Rev.*, 95-115.
- 1923: Notes sur les Isopodes. 10: Orientation de l'Isopode et essai de nomenclature pratique des bords et faces de son corps et de ses appendices. 11: Morphologie et phylogénie des périopodes et de leurs phanères. *Ibid.*, 61, *Notes Rev.*, 75-122.
- 1924a: Notes sur les Isopodes. 12: Morphologie et morphogénie des pléopodes I et II des femelles des Asellides. *Ibid.*, 62, *Notes Rev.*, 35-48.
- 1924b: Diagnose des genres *Asellus* et *Stenasellus* et description de deux *Stenasellus* nouveaux. *Bull. Soc. Sc. Cluj*, 2, 81-92.
- 1925: Notes sur les Isopodes. 13: Morphologie et phylogénie des antennes II. A. Le fouet. *Arch. Zool. expér. gén. Fr.*, 63, 533-622.
- 1950: Asellides: Première série: *Stenasellus*. *Ibid.*, 87, 1-94.
- RATHKÉ, M. 1834: Recherches sur la formation et le développement de l'Aselle d'eau douce (*Oniscus aquaticus* Lin.). *Ann. Sci. Nat. Fr.*, (Zool.), 2ème sér., 2, 139-157.
- RAZZAUTI, A. 1925: Sopra un nuovo Crostacea troglabio italiano *Stenasellus racovitzae* sp. n.). *Att. Mem. Accad. Petrarca, Arezzo*, 5, 27-28.
- REDDEL, J. R. & MITCHELL, R. W. 1971: A checklist of the cave fauna of Mexico. I. Sierra de El Abra, Tamaulipas and San Luis Potosi. *Ass. Mexic. Caves Stud. Austin, Bull. n°4*, 137-180.
- REMY, P. 1925: Contribution à l'étude de l'appareil respiratoire chez quelques Invertébrés. *Th. Sc. Nat. Univ. Nancy*, 222 pp.
- 1926a: Sur la faune aquatique des fissures du sol. *Bull. Soc. linn. Lyon*, 5, p. 70.
- 1926b: Les *Niphargus* des sources sont-ils des émigrés des nappes d'eau souterraine? C. R. Congr. Soc. sav. France, Sc., 418-421.
- 1938: Un *Stenasellus* en Afrique Occidentale française: *S. chappuisi* n.sp. de la Côte d'Ivoire. *Arch. Zool. expér. gén. Fr.*, 79, 69-74.
- 1948: Sur quelques Crustacés cavernicoles d'Europe. *Notes biospéol. Fr.*, 3, 35-47.
- 1949: *Stenasellus buili* n.sp. de la grotte de la Giraudasso à Soulatgé, Aude. *Bull. Soc. linn. Lyon*, 18, 153-157.
- 1950: Grottes de Corse., *Ann. Spéleol. Fr.*, 5, 1-47.
- ROUBAULT, A. 1954: Influence de la salinité sur certaines formes d'Asellides. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 79, 184-188.

- ROUCH, R. 1968a: Contribution à la connaissance des Harpacticidés hypogés (Crustacés Copépodes). *Ann. Spéléol. Fr.*, 23, 5-167.
- 1968b: Sur les eaux souterraines continentales et l'importance de leur peuplement. *Ibid.*, 23, 693-703.
- 1970a: Recherches sur la faune aquatique souterraine continentale. *Bull. Ecol. Fr.*, 1, 205-214.
- 1970b et 1972: Le système karstique du Bagez. *Ann. Spéléol. Fr.*, 25, 665-709 et 27, 139-176.
- ROUCH, R., JUBERTHIE-JUPEAU, L. & JUBERTHIE, Ch. 1968: Essai d'étude de peuplement de la zone noyée d'un karst. *Ibid.*, 23, 717-733.
- ROULE, L. 1896: Etudes sur le développement des Crustacés. *Ann. Sc. Nat. Paris. (Zool. Pal.)*, 8ème série, 1, 163-196.
- ROUSSET, A. 1967: Quelques aspects du climat de la grotte d'Antheuil (Côte d'Or). *Ann. Spéléol. Fr.*, 22, 269-295.
- ROUX, A.-L. 1970: Le cycle de reproduction de deux espèces étroitement parentes de Crustacés Amphipodes: *Gammarus pulex* et *G. fossarum*. *Ann. Limnol. Toulouse*, 6, 27-49.
- RUFFO, S. 1959: La fauna delle caverne. In "La Fauna", vol. VIII coll. "Conosci l'Italia", 154-164. *Touring Club Italiano*.
- 1961: Problemi relativi allo stadio della fauna interstiziale iporreica. *Boll. Zool. Union. Zool. Ital. Torino*, 28, 273-319.
- SALVAT, B. 1967: La macrofaune carcinologique endogée des sédiments meubles intertidaux (Tanaïdés, Isopodes et Amphipodes), éthologie, bionomie et cycle biologique. *Mém. Mus. nation. Hist. nat. Fr., N.S., A. Zool.*, 45, 275 pp.
- SARS, G. O. 1899: An account of the Crustacea of Norway with short descriptions and figures of all the species. Vol. II, Isopoda. *Bergen*, x + 270 pp.
- SAUDRAY, Y. 1954: Utilisation de réserves lipidiques au cours de la ponte et du développement embryonnaire chez deux Crustacés *Ligia oceanica* Fahr. et *Homarus vulgaris* Edw. *C. R. Soc. Biol. Fr.*, 148, 814-816.
- SAUDRAY, Y. & LEMERCIER, A. 1960: Observations sur le développement des oeufs de *Ligia oceanica* Fahr. Crustacé Isopode Oniscoïde. *Bull. Inst. océanogr. Monaco*, 1162, 1-11.
- SCHÖBL, J. 1880: Über die Fortpflanzung isopoder Crustaceen. *Arch. Mikr. Anat. Dtsch.*, 17, 125-140.
- SCHULTZ, T. W. 1973: Digestive anatomy of *Lirceus fontinalis* Rafinesque (Crustacea Isopoda). *Trans. Amer. micr. Soc.*, 92, 13-25.
- SCHWOERBEL, J. 1961: Über die Lebensbedingungen und die Besiedlung des hyporeischen Lebensraumes. *Arch. Hydrobiol. Dtsch.*, 25, 182-214.
- SEITZ, I. 1954: Jahreszeitliche Schwankungen im Geschlechtsverhältnis freilebender Populationen von *Asellus aquaticus* L. *Zool. Anz. Dtsch.*, 153, 269-275.
- SEXTON, F. W. 1928: On the rearing and breeding of *Gammarus* in laboratory conditions. *J. mar. Biol. Ass. U.K.*, 15, 33-55.
- SIEWING, R. 1959: *Angeliera xarifae*, ein neuer Isopod aus dem Küstengrundwasser der Insel Abd-El-Kuri (Golf von Aden). *Zool. Anz. Dtsch.*, 163, 365-370.
- SKET, B. 1967: Catalogus Faunae Jugoslaviae. III/3 Crustacea (*Isopoda aquatica*) *Acad. Sci. Art. Sloven. Ljubljana*, 1-20.
- 1969: Eine neue Art der *Stenasellinae* (*Isopoda Asellota*) aus Senegal. *Bull. Sci. Univ. Ljubljana, A*, 14, 386-387.
- 1970: Über Struktur und Herkunft der unterirdischen Fauna Jugoslawiens. *Biol. Vest. Ljubljana*, 18, 69-78.
- SNODGRASS, R. E. 1956: Crustacean metamorphoses. *Smiths. Misc. Coll. Washington*, 131, 1-78.
- SOLIGNAC, M. 1972: Comparaison des comportements sexuels spécifiques dans la super-espèce *Jaera albigravis* (Isopoda Asellotes). *C. R. Acad. Sc. Fr.*, 274, 2236-2239.
- STAIGER, H. & BOCQUET, Ch. 1956: Les chromosomes de la super-espèce *Jaera marina* (F.) et de quelques autres *Janiridae* (Isopodes Asellotes). *Bull. biol. Fr. Belg.*, 90, 1-32.

- STAMMER, H. J. 1936: Fine Höhlenwasserassel aus Spanien, *Stenasellus buchneri* und die Verbreitung der Gattung *Stenasellus*. *Zool. Anz. Dtsch.*, 114, 137-141.
- STEELE, F. A. 1961: Some observations on the life history of *Asellus aquaticus* L. and *Asellus meridianus* Racuvitzka. (*Crustacea Isopoda*). *Proc. zool. Soc. London*, 137, 71-87.
- STEELE, D. H. & STEELE, V. J. 1972: The biology of *Jaera* spp. (*Crustacea, Isopoda*) in the northwestern Atlantic. I. *Jaera ischiosetosa*. *Canad. J. Zool.*, 50, 205-211.
- STRÖMBERG, J. O. 1965: On the embryology of the Isopod *Idothea*. *Ark. Zool. Sverige*, 17, 421-473.
- TAIT, J. 1971: Experiments and observations on *Crustacea*. Part. I: moulting of Isopods. *Proc. R. Soc. Edinburgh*, 37, 59-68.
- TALIN, J. 1970: Sur le cycle biologique de *Sphaeroma hookeri* Leach (Isopode Flabellifère) dans les eaux de la Durançole (B. du Rh.). *Hydrobiologia*, 36, 295-303.
- TARDY, Y. 1967: Etude géochimique des eaux d'une nappe d'arène en pays cristallin (Korhogo, Côte d'Ivoire). *Bull. Serv. Carte. Géol. Alsace-Lorraine*, 20, 235-256.
- TCHERNIGOVITZEFF, C. & RAGAGE-WILLIGENS, J. 1968: Détermination des stades d'intermue chez *Sphaeroma serratum* (Isopode Flabellifère). *Arch. Zool. expér. gén. Fr.*, 109, 305-318.
- THIENEMANN, A. 1909: Das Vorkommen echter Höhlen- und Grundwassertiere in oberirdischen Gewässern. *Arch. Hydrobiol. Dtsch.*, 4, 17-36.
- TRILLES, P.-P. 1973: Sur la structure des pléopodes et des ostéogites chez les *Cymothoidae* (Isopoda Flabellifera) et ses rapports avec les caractéristiques écologiques des espèces. *Bull. Mus. nation. Hist. nat. Fr., 3ème série*, 91, (1972), *Zool.*, 70, 1269-1278.
- TSCHEWRIKOFF, S. 1911: Beiträge zur Anatomie der Wasserassel (*Asellus aquaticus* L.) *Bull. Soc. Natural. Moscou, N.S.*, 24, 377-509.
- UNWIN, E. E. 1920: Notes upon the reproduction of *Asellus aquaticus*. *J. Linn. Soc. Zool. London*, 34, 335-343.
- VANDEL, A. 1925: Recherches sur la sexualité des Isopodes. Les conditions naturelles de la reproduction chez les Isopodes terrestres. *Bull. biol. Fr. Belg.*, 59, 317-371.
- 1926: La reconnaissance sexuelle chez les Aselles. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 51, 163-172.
- 1937: Recherches sur la sexualité des Isopodes. *Bull. biol. Fr. Belg.*, 71, 206-219.
- 1938: Les chromosomes des Asellotes. *C. R. Acad. Sc. Fr.*, 206, 261-263.
- 1943: Essai sur l'origine, l'évolution et la classification des Oniscoidea (Isopodes terrestres). *Bull. biol. Fr. Belg., Suppl. 30*, 1-136.
- 1947: Recherches sur la génétique et la sexualité des Isopodes terrestres — X — Etude des garnitures chromosomiques de quelques espèces d'Isopodes marins, dulçaquicoles et terrestres. *Ibid.*, 81, 154-176.
- 1948: La faune isopodique française. (Oniscoïde ou Isopodes terrestres). Sa répartition, ses origines et son histoire. *Rev. Fr. Entomol.*, 15, 101-139.
- 1950: L'évolution d'une coaptation unisexuelle et son interprétation ontogénique. *Bull. biol. Fr. Belg.*, 84, 1-34.
- 1964: Biospéologie — La biologie des animaux cavernicoles. *Gauthier-Villars, Paris*, 619 pp.
- 1965: Sur l'existence d'Oniscoïdes très primitifs menant une vie aquatique et sur le polyphylétisme des Isopodes terrestres. *Ann. Spécul. Fr.*, 20, 489-518.
- 1968: Le milieu aquatique souterrain. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 93, 209-25.
- 1969: La faune souterraine de l'Afrique tropicale. *Trans. Cave Res. Group G.B.*, 11, 111-114.
- 1972: De l'utilisation des données biogéographiques dans la reconstitution des anciens visages du globe terrestre. *C. R. Acad. Sc. Fr.*, 274, 38-41.
- VERHOEFF, K. W. 1917: Über die Larven, das Marsupium und die Bruten der *Oniscoidea*. *Arch. f. Naturg. Dtsch.*, 83, 1-54.
- 1920: Zur Kenntnis der Larven, des Brutsackes und der Bruten der *Oniscoidea*. *Zool. Anz. Dtsch.*, 51, 169-289.
- VERRIER, M.-L. 1932: Etude des rapports de la forme, de l'habitat et du comportement de quelques Crustacés Isopodes. *Bull. biol. Fr. Belg.*, 66, 200-231.

- VIRÉ, A. 1896a: Animaux cavernicoles. La faune des catacombes de Paris: faune des cavernes du Plateau Central et du Jura. *Bull. Mus. Hist. nat. Fr.*, 2, 323-328.
- 1896b: Modifications apportées aux organes de relation et de nutrition chez quelques Arthropodes, par leur séjour dans les cavernes. *C. R. Acad. Sc. Fr.*, 122, 486-487.
- 1897a: Organes des sens des Crustacés obscuricoles des catacombes de Paris et de cavernes du Plateau Central. *Bull. Mus. Hist. nat. Fr.*, 3, 62-65.
- 1897b: La faune obscuricole des conduites d'eau de Seine de la Ville de Paris. *Ibid.*, 3, 237-239.
- 1897c: Remarques sur les organes des sens du *Sphaeromiales raymondi*, de *Stenasellus virvi* et de quelques Asellides. *Ibid.*, 125, 131-132.
- 1899: Essai sur la faune obscuricole de France. Etude particulière de quelques formes zoologiques. *Baillière, Paris*, 157 pp.
- 1902: La faune et la flore souterraines du Puits de Padirac (Lot.) *Bull. Mus. Hist. nat. Paris*, 8, 601-607.
- 1904: La biospécologie. *C. R. Acad. Sc. Fr.*, 139, 992-995.
- VOUVÉ, J., CAZAL, A., PLAUD, M. & POUCHAN, P. 1969: Introduction à l'étude hydrogéologique du Bassin d'Aquitaine. *Publ. Centre Hydrogéol. Fac. Sc. Bordeaux*, 1-54.
- WILLIAMS, W. D. 1962: Some remarks on phenotypic and genetic isolation in *Asellus* (*Isopoda Asellota*). *Crustaceana*, 3, 279-284.
- WISZNIEWSKI, J. 1948: Remarques relatives aux recherches récentes sur le psammion d'eaux douces. *Arch. Hydrobiol. Ichthyol., Gdynia*, 13, 7-36.
- WOLFF, B. 1934-1938: Animalium cavernarum Catalogus. *Junk. Berlin*, 3 vol. 108, 822 et 918 pp.
- WOLFF, T. 1962: The systematics and biology of bathyal and abyssal *Isopoda Asellota*. *Galathea Rep. Copenhagen*, 6, 1-320.
- WOLFF, W. J. 1973: The distribution of *Asellus aquaticus* (L.) and *Proasellus meridianus* (Rac.) in the southwestern part of the Netherlands. *Hydrobiologia*, 42, 381-392.