

Les Gnathiidæ

SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'IMPRIMERIE D'ANGERS, 4, RUE GARNIER, ANGERS

Mémoires
DE LA
SOCIÉTÉ DES SCIENCES NATURELLES
du **MAROC**

N^o XIII



25 février 1926

Théodore MONOD

Docteur ès sciences naturelles,
Préparateur au Muséum d'Histoire naturelle.

LES GNATHIIDÆ

ESSAI MONOGRAPHIQUE

(MORPHOLOGIE, BIOLOGIE, SYSTÉMATIQUE.)

RABAT

au siège de
l'Institut Scientifique Chérifien.

PARIS

11, Rue Victor-Cousin (V^e)
chez *Émile Larose, Éditeur.*

LONDRES w. c. 1

44, great Russell Street
chez *Janson et Sons.*

Prix : 60 fr.

« *Differentiis definita, nam nomina nosce oportet qui rem scire velit, confusis enim nominibus omnia confundi necesse est.* »

(LINNÆUS, *Syst. Nat.* I, *Ed. dec. ref.*,
Holmiæ, 1758, pp. 7-8.)

SOMMAIRE

I. — INTRODUCTION.....	3
II. — HISTORIQUE.....	7
III. — MORPHOLOGIE ET ÉTHOLOGIE DU GROUPE FONDÉE SUR L'ÉTUDE DE <i>Paragnathia formica</i>	39
A. — <i>Morphologie externe</i>	39
1. — Le corps.....	39
a) Remarques sur la forme et l'éthologie des mâles.....	39
b) Variabilité de la taille des adultes.....	45
c) La segmentation générale : le cas des 2 ^e et 8 ^e somites péréiaux ..	49
d) Les tagmas : céphalon-péréion-pléon.....	56
2. — Les appendices.....	82
a) Les pièces buccales.....	82
b) Les appendices non oraux.....	142
3. — La coloration.....	160
B. — <i>Anatomie et ontogénie</i>	176
a) Tégument	176
b) Tube digestif.....	177
c) Tissu conjonctif.....	190
d) Système nerveux et organes des sens.....	191
e) Musculature.....	193
f) Système circulatoire et sang.....	193
g) Organes excréteurs et glandes.....	195
h) Organes génitaux.....	202
i) Développement embryonnaire.....	223
C. — <i>Biologie</i> (Stades larvaires, phase parasitaire, métamorphose, vie à terre, etc.).....	232
IV. — REVISION SYSTÉMATIQUE DES <i>Gnathiidae</i>	267
1. — La terminologie et les principes de la taxonomie.....	267
2. — <i>Conspectus systematicus et tabula analytica generum et sub-generum</i> ..	280
3. — Liste des espèces décrites.....	287
4. — Description des genres, sous-genres et espèces.....	289
<i>Akidognathia</i>	289
<i>Thaumastognathia</i>	304
<i>Paragnathia</i>	308
<i>Euneognathia</i>	312
<i>Bathygnathia</i>	319
<i>Gnathia</i>	326
<i>Gnathia</i> s. str.....	329
<i>Perignathia</i>	554
<i>Elaphognathia</i>	558
Espèces fondées sur des larves.....	572
Espèces douteuses ou indéterminables.....	581
<i>Nomenclator generum et sub-generum</i>	608
<i>Nomenclator specierum</i>	609
5. — Répartition géographique et bathymétrie.....	613
V. — AFFINITÉS ET PHYLOGÉNIE.....	627
VI. — INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.....	645

I. — INTRODUCTION

L'origine de ce travail remonte au mois de juillet 1920 : au cours d'une excursion zoologique organisée par la station biologique de Roscoff pour l'étude faunistique du cours inférieur de la rivière de Penzé, je récoltai pour la première fois des spécimens de *Paragnathia formica* (HESSE), le Gnathiidé si abondant dans la vase des estuaires européens et nord-africains.

Un rapide examen de la bibliographie suffisait à montrer combien la famille était encore peu connue tant en ce qui concerne sa systématique que sa morphologie et son éthologie. Nous commençâmes en conséquence, mon excellent ami BARRABÉ et moi-même, quelques recherches sur l'anatomie et la biologie du *Paragnathia*.

Je m'aperçus bientôt que, tant au point de vue morphologique et éthologique qu'à celui de la taxonomie, tout, ou presque, restait à faire : la synonymie était prodigieusement compliquée par la réunion de nombreuses espèces sous un nom unique ou la création d'espèces nombreuses pour une même forme ; la morphologie, la biologie n'étaient guère mieux connues ; alors que d'autres groupes avaient bénéficié de travaux d'ensemble de premier ordre, les *Gnathiidae* restaient, parmi les Isopodes, des « parents pauvres », dont les uns ne parlaient que pour perpétuer d'antiques erreurs (nommant souvent *Gnathia maxillaris* tout Gnathiidé recueilli entre les îles Lofoten et les côtes dalmates !) et au sujet desquels les autres, plus avisés, observaient un silence prudent et se gardaient d'entrer dans de périlleuses précisions.

« Fur die ganze Familie ist eine Revision sehr nötig », affirmait TATTERSALL (1) en 1911 (p. 197). C'est à cette tâche que je me suis consacré depuis plusieurs années. Le plan à suivre était simple et impliquait deux ordres de recherches bien distincts : d'abord l'étude proprement systématique des espèces, fondée sur les matériaux des grands musées zoologiques, ceux que d'obligeants correspondants m'ont fournis, et ceux que j'ai moi-même récoltés — ensuite la monographie, à la fois morphologique et éthologique, d'une espèce banale de nos côtes, base indispensable pour l'étude du groupe tout entier.

Je suis loin d'avoir pu effectuer toutes les investigations nécessaires à une parfaite connaissance du groupe. Bien des points n'ont pu être

(1) Après BRIAN (1909, p. 13) : « Sarebbe necessario uno studio acurato e una revisione di esse per poterne stabilire esattamente le sinonimie. »

qu'effleurés ; d'autres restent obscurs. Je crois cependant que l'ensemble fournira aux carcinologistes désireux de pousser plus avant les recherches que j'ai ébauchées une base utile (1).

Ce travail a été effectué dans divers laboratoires (laboratoire de zoologie à la Faculté des Sciences de Paris, laboratoire de Roscoff, de Monaco, de la chaire des Vers et Crustacés au Muséum, au British Museum) et tout spécialement au Museum, (dans le laboratoire de M. le P^r GRUVEL, service auquel j'ai, depuis 1922, le privilège d'appartenir).

Beaucoup de points ont été étudiés sur place, sur les côtes du Calvados, à Courseulles-sur-mer où j'ai fait, durant ces dernières années, de fréquents séjours.

Il ne m'est pas possible d'exprimer ici ma gratitude à tous ceux qui d'une façon ou de l'autre m'ont apporté leur concours. Je veux cependant dire toute ma reconnaissance :

a) Aux maîtres qui ont bien voulu s'intéresser à mon travail ou m'en rendre l'exécution possible, MM. les P^{rs} A. GRUVEL, Ch. PEREZ et le D^r W. T. CALMAN, dont l'influence scientifique m'a orienté vers la carcinologie et dont la parfaite amabilité ne m'a jamais refusé un précieux concours.

b) A tous ceux qui ont facilité mes recherches par leurs conseils ou la communication de matériaux : MM. les D^{rs} C. ANDERSON, K. H. BARNARD, A. BRIAN, A. BRINKMANN, H. BROCH, T. J. EVANS, L. FAGE, H. J. HANSEN, J. G. de MAN, H. F. NIERSTRASZ, J. PEARSON, P. PELSENEER, O. PESTA, J. RICHARD, Ch. SANTORELLI, G. O. SARS, A. SCHELLENBERG, Col. T. SOOT-RYEN, T. R. R. STEBBING, K. STEPHENSEN, WOLLEBAECK, MM. les P^{rs} E. BRUMPT, Ch. GRAVIER, L. JOUBIN, A. PRENANT, L.-G. SEURAT, MM. F. BARQUI, E. CAZIOT, L. COULON, H. GAUTHIER, G. TEISSIER, mon excellent ami J. OMER-COOPER et mon collègue R.-Ph DOLLFUS.

c) Aux organisations qui ont bien voulu me rendre possible la réalisation matérielle de mon programme (Institut océanographique, Comité de la Maison de l'Institut de France à Londres, Association française pour l'avancement des sciences, Caisse des recherches scientifiques (2), Société des Sciences naturelles du Maroc (3).

(1) Et une importante iconographie de la famille ; à part un très petit nombre de figures empruntées aux auteurs (fac-similés de dessins anciens destinés à éclairer le chapitre historique et copie des représentations des rares espèces que je n'ai pas vues moi-même) toutes les illustrations ont été dessinées par moi.

(2) Je suis heureux de pouvoir ici exprimer toute ma gratitude à M. le P^r E.-L. BOUVIER qui a bien voulu témoigner de l'intérêt qu'il portait à mes recherches en m'assurant le concours infiniment précieux de la Caisse des Recherches.

(3) Je remercie tout spécialement M. le D^r J. LIOUVILLE et M. A. THÉRY qui ont bien voulu s'intéresser à mon ouvrage et en accepter la publication dans la présente série de mémoires ; l'examen des Gnathiidés des collections de l'Institut Scientifique (héritien m'a été d'une très grande utilité pour l'étude systématique des espèces européennes.

d) Aux musées qui m'ont communiqué des échantillons, ouvert leurs collections ou donné les autorisations nécessaires :

British Museum (N. H.)

U. S. National Museum.

Universitetets Zoologiske Museum (Copenhague).

Naturhistorisches Museum (Vienne).

Zoologisk Museum (Oslo).

Australian Museum (Sydney).

Bergens Museum.

Tromsø Museum.

Office de faunistique et de parasitologie marocaines.

Muséum de l'Institut Scientifique Chérifien.

Muséum d'histoire naturelle (Elbeuf).

Station biologique (Roscoff).

Station Zoologique (Naples).

Laboratoire Marion (Marseille).

N. B. *On trouvera, pp. 643-644, les échelles de grossissement des figures.*

Muséum national d'histoire naturelle, 1^{er} mars 1925.

II. — HISTORIQUE

I. — DE SLABBER A HESSE

(1778-1855).

Dans sa « Fauna del Regno di Napoli », ORONZIO-GABRIELE COSTA, à la suite de la description du genre *Praniza*, affirme que cette forme n'était point inconnue des naturalistes de l'antiquité : « ce petit crustacé, dit-il, ne fut certainement pas inconnu des anciens. RONDELET le fait clairement reconnaître dans son *Oestro sive Asilo*, au livre des Insectes, p. 112, bien qu'il soit grossièrement figuré » (1). Il s'agit là, pour COSTA, de toute évidence, d'une pranize : les détails morphologiques concordent ; quant à la différence de taille, qui est notable puisque RONDELET ne dit pas avoir figuré l'animal agrandi, il n'y a pas lieu de s'en inquiéter : l'on sait en effet que les familles d'insectes renferment des espèces très petites et, de plus, le parasite signalé par ARISTOTE et RONDELET se trouvant sur le thon, le dauphin et l'espadon, « il est probable que ces grosses espèces reçoivent des pranizes de plus grand développement » que celui de celles qui infestent le palais des *Cerna gigas* Bp. de Naples ! En réalité il faut beaucoup d'imagination et une égale bonne volonté pour voir dans l'*Oestrus sive Asilus* un stade larvaire de Gnathiidé et BRIAN, en 1906, (*I Copepodi parassiti dei pesci d'Italia*, p. 106), a montré que l'animal figuré par RONDELET était tout simplement un copépode

(1) La description de RONDELET n'évoque en aucune façon une pranize et l'erreur de COSTA n'en est que plus surprenante : « De Oestro sive Asilo. — Pro ore tubulum sive fistula habet, pro corporis ratione longam. Utrunque sitae sunt veluti manus duae quae ad os flectuntur, sequitur alvus cum incisuris, cui affixi sunt sex pedes, duo qui in extrema alva sunt, crassiores sunt et longiores, qui sequuntur utrinque locati, paulo minores, reliqui duo qui magis in lateribus sunt, omnium minimi. Ore sive fistula scorpionis terrestris caudae, pedibus, ejusdem brachiis similis est, alvo et magnitudine, araneo. Qualis vero sit Asilus marinus pauci noverunt qui exiguus est admodum, et raro, vigente tantum canicula, nec in multis piscibus, sed in Thymis et Xiphiis nonnunquam in Delphinis, nec tamen omnibus conspicitur. Sanguinem exugit hircinam ritu, usque dum prae plenitudine decidat et moriatur. » (*Libri de Piscibus marinis*, 1554, *De Insectis*, p. 112).

parasite de la famille des *Lerneopodidæ*, le *Brachiella thynni* CUVIER.

S'il n'est donc pas possible de faire remonter jusqu'à ARISTOTE la découverte des *Gnathiidæ*, il faut cependant lui assigner une origine relativement ancienne puisque la première mention certaine qui en soit faite se trouve dans le remarquable ouvrage de MARTIN SLABBER intitulé : « Naturkundige Verlostingen behelzende Microscopise waarneemingen

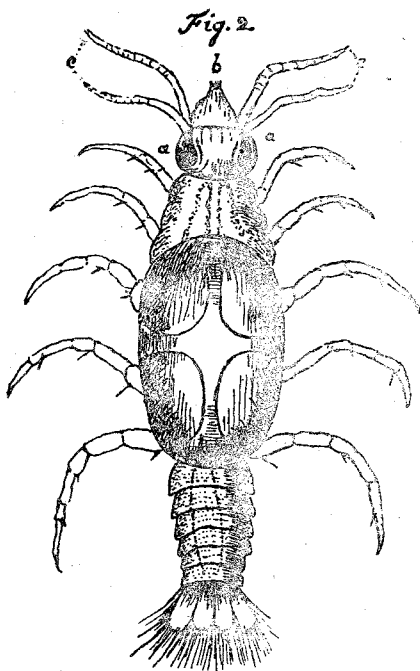


FIG. 1. — *Oniscus marinus*, copie de la figure de SLABBER (1778, pl. IX, fig. 2).

van in- en Uitlandse Water- en Land-Dieren door MARTINUS SLABBER », et publié à Haarlem, in-4^o, en 1778 (1).

SLABBER a trouvé pour la première fois le 15 juin 1768 — date mémorable dans l'histoire des *Gnathiidæ*! — sur la côte de l'île de Walcheren (*vide* MAITLAND, 1874, p. 247) un « insecte » étrange dont la

(1) Une traduction allemande parut également : « Physicalische Belustigungen oder Microscopische Wahrnehmungen von drey und vierzig in- und ausländischen Wasser — und Landthierchen. » Nürnberg, 1775, in-4^o. — L'édition hollandaise daterait, *vide* STEBBING (1888, p. 32) de 1769 : « It seems reasonable to accept the date 1769 for SLABBER's book in preference to 1778, since the translation by P. L. ST. MULLER is dated 1775 ».

position systématique le plonge dans de cruelles incertitudes (1).

La figure 1 de la planche IX représente la pranize grandeur naturelle, la figure 2 considérablement agrandie (fig. 1). SLABBER décrit les yeux, les deux paires d'antennes, inégales, et il a parfaitement reconnu que le cône rostral de cette larve était un appareil suceur : « *b* se présente sous la forme d'un étui (ou fourreau, gaine, « koker » dans le texte) comme on en trouve chez les papillons et dans lequel ceux-ci enferment leur bec ou suçoir. » SLABBER considère la partie dilatée du péreion comme formée de « quatre parties ou élytres membraneuses, bien distinctes les unes des autres, mais cependant très rapprochées ». Quant aux couleurs de ces

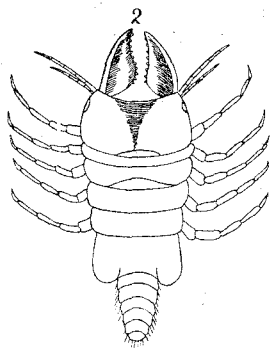


FIG. 2. — *Cancer maxillaris*, copie de la figure de MONTAGU (1804, pl. 6, fig. 2).

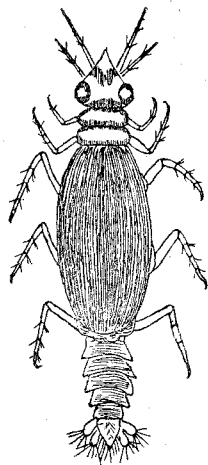


FIG. 3. — *Oniscus caeruleatus*, copie de la figure de MONTAGU (1813, pl. 4, fig. 2).

parties, l'auteur les décrit avec enthousiasme et signale « deux belles lignes pourpres », puis les parties supérieures du corps sur lesquelles « les rayons de lumière se réfractent de telle manière, que l'on voit les plus belles couleurs, de sorte que l'on peut ranger cette créature parmi les plus admirables du Créateur ». Ailleurs il compare à l'arc-en-ciel la magnificence des teintes de la pranize. Fait digne de remarque, SLABBER note parfaitement que la même espèce présente dans sa coloration une variabilité étendue (cf. p. 160).

L'abdomen « se divise en six parties flexibles, comme chez les crevettes, et se termine en quatre feuilles aplaties, munies de très longues soies ».

(1) Je prie M. le Prof. D^r H.-F. NIERSTRASZ, d'Utrecht, de trouver ici l'expression de mes meilleurs remerciements pour l'obligeance avec laquelle il a bien voulu me traduire le mémoire de SLABBER.

L'auteur signale que les dix pattes de l'animal ne sont pas natatoires mais ambulatoires, ce qui n'empêche celui-ci d'être « très rapide dans l'eau ». Chaque patte « est formée de six parties et se terminent toutes en un ongle aigu ».

Quant à l'occurrence de son insecte, SLABBER nous apprend seulement qu'il est « assez commun » et qu'on le trouve « durant quatre mois de l'été ».

Pour découvrir à sa pranzie une position systématique logique, le laborieux observateur est fort embarrassé. Il annonce, en tête de chapitre, sa description comme s'appliquant à un Cloporte marin (*Zee Pissebed*, *Oniscus marinus*) mais avoue aussitôt que l'on ne peut pas exiger de lui la preuve que l'animal en question s'apparente aux *Oniscus* et qu'il peut en cela se tromper.

Plus bas il soutient une opinion bien différente. Ayant vu dans l'Histoire Naturelle de M. HOUTTUYN (1) que RONDELET, ARISTOTE et GRONOVIVUS ont décrit certains animaux marins sous les noms de « Taon de mer » (*Zee-brems*), d'« Estre de mer » (*Zee-horzel*) et de « Punaise de mer » (*Zee-wans*), SLABBER en conclut que son espèce doit appartenir à ce « groupe » (sic) et conséquemment porter le nom de « Taon de mer » (*Asilus marinus*) puisque, d'après son opinion, « la tête ressemble à celle d'un Taon ».

Vingt-six ans après la découverte de l'observateur hollandais, le colonel MONTAGU, l'infatigable coureur de grèves auquel on a dû tant de nouveautés faunistiques, publie une description et une figure d'un mâle de Gnathiidé. Le dessin (fig. 2) est fruste (bord frontal régulièrement concave, absence d'uropodes, telson arrondi), mais permet cependant de reconnaître un *Gnathia* mâle. L'espèce n'est pas identifiable (cf. p. 532). L'auteur fut fort embarrassé par la place à assigner à son curieux animal dans la classification linnéenne) et finit par se décider pour le genre *Cancer*, nommant l'espèce *Cancer maxillaris* : « This singular insect has full as much the appearance of an *Oniscus* as a *Cancer*: but the formation of its tail, which is articulated (2), and received into a proper channel beneath the body, seems to demand a preference to the latter; though perhaps, in fact, it does not strictly belong to any of the Linnaean genera (1804, p. 66).

(1) F. HOUTTUYN (éditeur), *Natuurlyke Historie...*, XIII, 1769, p. 482 (*Asilus marinus*). Il s'agit ici encore de l'animal signalé par RONDELET et qui est un Copépode parasite : le rapprochement entre les pranzies et les *Asilus* a été repris par O.-G. COSTA (cf. p. 7). Il semble que dans le cas de SLABBER c'est le seul mot d'*Asilus* qui a déterminé la comparaison plutôt qu'une ressemblance des caractères comme le soutiendra COSTA.

(2) Le caractère « cauda articulata » est compris dans la diagnose du genre *Cancer* (Linné, *Syst. Nat.*, ed. X, 1758, p. 625).

En 1813, MONTAGU décrit et figure en couleur (fig. 3) une pranzie, *Oniscus caeruleatus*, trouvée sur le « father-lasher » (*Cottus bubalis* EUPHR.). Ici encore l'auteur se sent à l'étroit dans le cadre des genres linnéens : « Dr SHAW is of opinion that this insect might be permitted to constitute a distinct genus. At all events it appears sufficiently remote from that of *Oniscus*, and seems more nearly allied to some of the smaller divisions of the genus *Cancer*, though not properly belonging to any of them » (1813, p. 15, *en note*). MONTAGU signale aussi, après SLABBER, la variabilité de la coloration pranzienne mais ne décide pas s'il s'agit de différences spécifiques ou simplement sexuelles : « A species in every respect like this (*Oniscus caeruleatus*) except in colour has once occurred, but whether distinct or only a sexual difference is not to be determined. In this the body was white : the head, thorax and tail maculated with yellow » (1813, p. 16).

En 1813-1814, dans le volume VII de l'*Edinburgh Encyclopedia* (*Brewster Encycl.*), à l'article « Crustaceology », LEACH divise les Malacostracés en trois tribus, *Brachyuri*, *Macrouri* et *Gasteruri*. Cette dernière tribu ne comprend pas tous les Edriophthalmes puisque les Isopodes, sauf les *Gnathiidae*, forment la première tribu (*Tetracera*) de l'ordre des *Myriapoda*. Les *Gasteruri* comprennent cinq familles, *Gnathonii* (1) (*Gnathia*), *Gammarini* (*Talitrus*, *Orchestia*, *Gammarus*, *Maera*, *Melita*, *Leucothoe*), *Corophionii* (*Corophium*), *Caprellini* (*Caprella*, *Cyamus*), *Apseudii* (*Apseudes*). A l'appendice, la tribu des *Gasteruri* est élevée au rang d'ordre, contenant sept tribus, *Gnathides*, *Gammarides*, *Phronimarides*, *Caprellides*, *Apseudides*, *Asellides* et *Oniscides*.

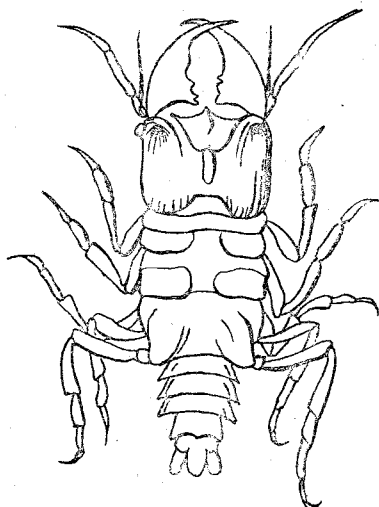
La diagnose générique de *Gnathia* fait appel aux mandibules, aux antennes, au nombre des pattes et à la morphologie du pléon : « Mouth with two strong porrected mandibles or jaws, concave above, convex below (2). Antennae setaceous ; the upper pair rather longest. Feet ten, all armed with a nail. Tail jointed, and furnished with a swimming tail, as in the family *Astacini* » (1813-1814, p. 402). L'espèce unique du genre est *Gnathia termitoides* (« *Cancer maxillaris* of MONTAGU, *Gnathia termitoides*, LEACH'S Mss. ») qui « habite l'océan britannique mais n'est pas commun ». Pourquoi LEACH n'accepte-t-il pas la priorité du nom de MONTAGU ? Aurait-il, avant la publication de celui-ci, déjà étiqueté *Gnathia termitoides* un échantillon de sa collection ?

Amené vraisemblablement à cette conclusion remarquable, véritablement prophétique, par le nombre des péréiopodes, et peut-être aussi par la morphologie du pléon et des antennes, ou la découverte simultanée des

(1) Écrit p. 402 : *Gnathionii*.

(2) Cette remarque montre que LEACH avait su examiner le *Gnathia* de profil, méthode que l'on ne recommencera à pratiquer que cent ans plus tard, avec HANSEN !

deux sexes, l'auteur ajoute : « Mr. LEACH suspects, that *Oniscus coeruleatus* of MONTAGU Linn. Trans. vol. XI, is the female of this animal. » C'est probablement cette supposition, dont la preuve (1) allait être fournie environ cinquante ans plus tard qui empêcha LEACH de créer un genre pour *Oniscus coeruleatus* dans l'Encyclopédie d'Edimburgh. Il est impossible, par contre, de décider de la raison pour laquelle LEACH a omis les



10.

FIG. 4. — *Anceus forficularius*, copie de la figure de Risso (1816, pl. 2, fig. 10).

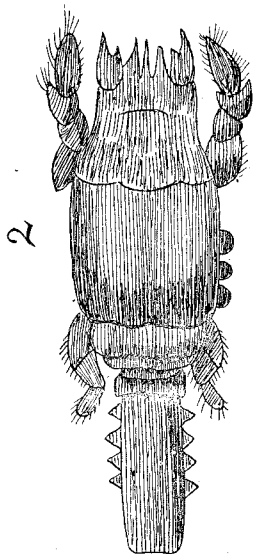


FIG. 5. — Hippe sans mains, copie de la figure de Bosc (Hist. Nat. Crust., 1802, vol. II, pl. 10, fig. 2).

Gnathiidae dans son « General arrangement of the classes Crustacea, etc. », en 1815.

Risso en 1816 crée, pour un Gnathiidé mâle, le genre *Anceus* (2) et

(1) *Oniscus coeruleatus* n'était cependant pas vraiment une femelle adulte mais une larve ; mais on a longtemps confondu la larve et la femelle sous le nom de Pranize.

(2) Risso ne donne pas l'étymologie du mot *Anceus* : étant donnée la prédilection de l'auteur pour les noms antiques (*Agenor*, *Nemesis*, *Calypso*, *Melicerta*, *Hebe*, *Zenobia*, *Olympia*, etc.), il s'agit certainement du nom de l'un des Argonautes (Ἄγκαιος). L'orthographe adoptée par HOPE en 1851, HESSE en 1874, et d'autres (*Ancaeus*), serait en ce cas grammaticalement plus correcte. — L'histoire naturelle des Crustacés des environs de Nice était imprimée en 1813 et les « circonstances du temps » ne l'ont fait paraître, à l'insu d'ailleurs de l'auteur, qu'en 1816 (cf. Risso, 1826, p. 33, et DESMAREST, 1825, p. 403). Cette remarque était utile à faire quoiqu'elle n'affecte en rien la priorité de *Gnathia* LEACH car même — la chose est possible — si *Anceus* avait été imprimé avant *Gnathia*, comme la date de sa parution officielle est postérieure de trois ans à son impression, il faudrait conserver *Gnathia* LEACH.

l'espèce *forficularius* qu'il figure (fig. 4). Il caractérise ainsi le genre nouveau : « Corcelet carré ; mandibules très longues, falciformes, dentelées ; queue munie de trois lames natatoires. » Risso place son genre *Anceus* parmi les Macroures, dans la famille des Paguriens et la section des « Paguriens à mains adactyles », à côté du genre *Hippa*. STEBBING (1900, p. 626) parle avec sévérité de « l'absurdité » de la taxonomie de Risso : il faut cependant remarquer, d'abord, que l'*Hippa coerulea* décrite par Risso et placée à côté d'*Anceus* n'a aucun rapport avec le genre *Hippa* FABR., ce que STEBBING ne semble pas soupçonner, et ensuite que des figures du genre *Hippa* FABR., représentées avec le pléon en extension, telle que celle du « Manuel » de Bosc (1802 vol. II, pl. X fig. 2, cf. fig. 5) pouvaient suggérer pareil rapprochement.

En 1817, dans le tome III du Règne Animal, LATREILLE place les Ancées au voisinage des *Typhis* et les fait suivre d'un nouveau genre qui fait ici son apparition (1) : « Les Pranizes (Praniza LEACH). » C'est donc LEACH qui a *in litteris* créé le genre *Praniza*, ayant changé d'opinion sur les rapports unissant l'*Oniscus coeruleatus* au *Cancer maxillaris* ; une note de LATREILLE porte en effet (1817, p. 54, note 1) : « genre communiqué par M. LEACH. »

Non seulement on exprimait quelques doutes sur l'origine leachienne du genre *Praniza*, mais on admettait comme un article de foi que l'auteur anglais qui avait eu en 1813 la « sagacité » (HARGER) de soupçonner l'identité générique des formes de MONTAGU, n'avait jamais ensuite, ni publié, ni désiré publier un nom de genre pour la larve et la femelle. BATE et WESTWOOD (1866, p. 172), HARGER (1880, p. 410), STEBBING (1900, p. 626) perpétuent cette légende ; ce dernier auteur affirme que LEACH « not only never published but probably never wished to publish » le terme *Praniza*. La note de LATREILLE citée plus haut établit que ce n'est pas involontairement qu'il a « communiqué » ce nom, et l'année suivante, dans l'article « Crustacés » du Dictionnaire des Sciences Naturelles, LEACH donne en terminant une liste des genres (2) de crustacés où l'on relève les noms de « Gnathie » et de « Pranize ». Il ressort de ces remarques que non seulement LEACH a lui-même choisi le nom de *Praniza* (3) pour la larve ou (4) la femelle des *Gnathia* mais qu'il a, en toutes lettres, publié cette appellation.

(1) La première mention du genre Pranize est donc *antérieure* à l'explication des planches de l'Encyclopédie Méthodique, contrairement à l'opinion générale des auteurs.

(2) Que l'on ne suppose pas qu'il s'agit d'une liste complète de tous les noms proposés : beaucoup manquent (*Anceus*, *Autonomea*, *Egeon*, etc.) et il faut sûrement considérer cette liste comme *critique* et renfermant seulement les genres considérés par LEACH comme valables.

(3) Etymologie insoupçonnée.

(4) Probablement : *et* la femelle.

Dans l'atlas du Tableau encyclopédique et méthodique des trois règnes de la nature (1818), LATREILLE figure plusieurs Gnathiidés.

La figure 24, planche 329, représente « *oniscus marinus* Slabber; crustacé du genre praniza du docteur Léach ». On a toujours cru et répété que c'était là la première apparition du genre *Praniza* dans la littérature; la figure 25 (« la femelle, vue en dessous (1) et très grossie ») est aussi reproduite d'après SLABBER. A la planche 336 (fig. 24), on trouve une copie de l'Ancée figuré par RISSO et (fig. 28) une copie de l'*Oniscus coeruleatus* de MONTAGU porté à la légende sous cette dénomination : « *oniscus* (Coelino, Léach) *thoracicus*, Montagus; grossi ». Il y a là une erreur, *Ione thoracica*, un Epicaride, étant bien représenté, mais à la figure 46 de la planche 339. DESMAREST (1825, p. 284) soupçonne une méprise et remarque que l'*Oniscus thoracicus* de la figure 28 pourrait bien être la « Pranize bleuâtre ». LATREILLE (1825, p. 198) avoue la faute typographique et rectifie le texte : « il faut lire (fig. 28) : *oniscus coeruleatus* au lieu d'*oniscus thoracicus* ». Ce malheureux *lapsus calami* a induit en erreur BREBISSON qui décrit un *Ione thoracicus* LEACH qui « se trouve sous les pierres baignées par la mer » (1825, p. 30). Comme l'indiquent SPENCE BATE et WESTWOOD (1866, p. 256, cf. *ibid.* p. 188), puis BONNIER (1887, p. 140 et 1900, p. 238) et GIARD et BONNIER (1887, p. 72) cette erreur vient sans doute de la confusion des légendes dans l'Encyclopédie méthodique.

LAMARCK en 1818, dans le Tome V de son « Histoire Naturelle des Animaux sans vertèbres » divise les Crustacés en Homobranches (Décapodes, Mysidacés et Leptostracés) et Hétérobranchés (le reste des Crustacés). Les Isopodes, l'une des quatre sections des Hétérobranchés (Branchiopodes, Isopodes, Amphipodes, Stomapodes), sont divisées à leur tour en quatre groupes :

1. Cloportides (*Armadillo*, *Oniscus*, *Philoscia*, *Ligia*).
2. Asellides (*Asellus*, *Idotea*, *Sphaeroma*, *Cymothoa*, *Bopyrus*).
3. Ionelles (*Typhis*, *Anceus*, *Praniza*, *Apseudes*, *Ione*).
4. Caprellines (*Leptomera*, *Caprella*, *Cyamus*).

L'auteur cite *Anceus forficularius* RISSO, *Anceus maxillaris* (MONT.) pour la diagnose duquel il trouve un caractère sur le dessin erroné de Montagu (« cauda... apice laminis destituta », 1818, p. 168), et *Praniza coeruleata* (MONT.) (*pro* : *coeruleata*).

DESMAREST (1825), le premier, place les Ancées et les Pranizes dans les Isopodes, ordre qui, s'il contient encore un Hypérien (*Typhis*) et les Tanai-dacés, qui n'en sortiront définitivement qu'à la fin du siècle, est pris dans son acception actuelle. La séparation des Ancées d'avec les Amphipodes est capitale : LATREILLE cependant n'abandonnera pas de sitôt son

(1) La figure ne représente pas une femelle mais une larve, vue en dessus.

opinion sur ce point et ne se rendra à l'évidence qu'en 1831. DESMAREST donne une copie de la Pranize de MONTAGU (pl. 46, fig. 8), une de l'*Anceus forficularius* RISSO sous le nom d' « Ancée maxillaire » (fig. 7) et une enfin du *Cancer maxillaris* MONTAGU sous le nom d' « Ancée forficulaire » (fig. 6).

Dans ses « Familles naturelles du Règne animal » (1825), LATREILLE place les *Gnathiidae* parmi les Amphipodes, divisés en quatre familles, *Gammarinae*, *Uroptera*, *Decempedes* (Typhis, Ancée, Pranize), *Heteropa*. La même année, dans le tome X de l'Encyclopédie méthodique, un article signé E. G. (GUÉRIN) conserve aux Gnathiidés une position systématique analogue et cite le « *Cancer maxillaris* de montagne ». Il est utile d'ajouter que cette phrase ne contient point de précieux renseignement éthologique et altimétrique sur le genre *Gnathia* mais simplement une corruption du nom de MONTAGU.

Risso, en 1826, dans son « Histoire naturelle des principales productions de l'Europe méridionale et particulièrement de celles des environs de Nice et des Alpes-Maritimes » place correctement les Ancées parmi les Isopodes, divisés en quatre sections, Ancéides, Idotiadés, Asellides et Cimothoades. Quant au genre Pranize, Risso le place, dans les Macroures, parmi les Schizopodes, à côté des *Nebalia*. Il est vrai que si l'auteur décrit trois pranizes (*P. ventricosa*, *P. plumosa* [qu'il avait appelée *Mysis plumosus* en 1816] et *P. mesasoma*) la première seulement (1) figurée pl. V, fig. 19, est une larve de Gnathiidé. Les deux autres espèces sont ou des Mysidés ou des larves caridoïdes de Décapodes. Parmi les Lémodipodes Risso crée le genre *Zuphea* dont l'espèce décrite *Zuphea sparcicola* vit « constamment placée dans le sillon des nageoires dorsales de quelques poissons ». La diagnose générique (2) semble s'appliquer à la forme larvaire particulière que SMITH en 1904 nommera « giant segmented larva ». (cf. p. 241) et STEBBING (1888, p. 129), CARUS (1885, p. 436) ont déjà supposé l'attribution des *Zuphea* aux Gnathiidés.

La région niçoise fournissait peu après encore une nouvelle pranize, décrite en 1828 par OTTO sous le nom de *Praniza branchialis*; cette forme avait été récoltée sur les branchies de *Blennius phycis* (= *Urophycis blennioides* BRÜNN.).

Dans la « Nouvelle édition revue et augmentée du Règne animal » parue en 1829 LATREILLE place encore dans une même section des Amphipodes les genres Aapseude, Typhis, Ancée, Pranize et Ergine (3).

(1) D'après l'auteur elle « s'attache quelquefois aux branchies du « *Physis tinca* » (sic) (= *Urophycis blennioides* BRÜNN.) qui fréquente ces régions.

(2) « Corpus oblongum, convexum; caput subtriangulare; oculi magni, convexi; thorax quinquearticulatus, articulis integris, approximatis; cauda sexarticulata, ultimo articulo elongato, triangulare; pedes sex equales » (1826, p. 104).

(3) Pour *Ergyne* Risso, quoique *Ergine* soit plus grammatical, dérivé de Ἐργίνοσ.

DESMAREST lui-même, donnant du Manuel de Bosc, en 1830, une édition cependant « mise au niveau des connaissances actuelles », comprend encore les Caprellines parmi les Isopodes ; les Ancées et les Pranizes sont placés entre *Ione*, *Aapseudes* et *Typhis*. L'Ancée maxillaire que DESMAREST appelle *A. maxillosus* (err. typ. pro : *maxillaris*) ressemble, au dire de l'auteur, à la larve de l'*Omophron limbatum* F.

L'année suivante, dans son « Cours d'Entomologie » (1831), LATREILLE adopte une classification très intéressante des Isopodes qu'il divise en :

1. *Anomala*, avec trois familles, *heteropoda* (*Tanaïs*, *Rhoëa*, *Aapseudes*), *decempedes* (*Anceus*), et *epicarides*.

2. *Normalia*, avec quatre familles, *cymothoada*, *spheromides* (incl. *Anthura* et *Gammarus heteroclitus* VIVIANI), *idoteides* et *aselota*.

Fait remarquable, LATREILLE affirme que les *decempedes* ne comprennent qu'un seul genre (*Anceus*) « auquel il faut réunir celui de Pranize (*praniza*) établi sur des individus femelles » (1831 p. 404). Ce texte capital, par sa précision, a été entièrement oublié dans la suite. Si LEACH avait soupçonné — temporairement — les rapports unissant les pranizes aux Ancées c'est à LATREILLE que revient l'honneur d'avoir le premier affirmé ce fait dont HESSE, un autre Français, donnera, vingt-quatre ans plus tard, la *preuve* définitive.

Dans ses « Illustrations of British Zoology », G. JOHNSTON, en 1832, décrit une pranize trouvée par lui sur la côte du Berwickshire et la nomme *Praniza fuscata* (1) : l'auteur signale quelque analogie entre l'aspect des pranizes et celui des *Meloe*.

La même année J.O. WESTWOOD consacra tout un mémoire au « genre Pranize de Leach ». Il cite les espèces connues jusqu'alors (*Praniza coeruleata* MONT., *P. marina* SLABBER, *P. branchialis* OTTO), élève au rang d'espèce (*P. Montagu*) la variété de coloration signalée par MONTAGU (cf. p. 11), et crée une espèce inédite pour trois pranizes trouvées dans un flacon d'esprit de vin contenant des Caliges, etc. et envoyé des îles Shetland par M. F. W. HOPE. Il n'est pas improbable que cette *Praniza maculata* WESTWOOD soit la larve de *Gnathia oxyuraea* LILLJ. Dans le texte français du travail de WESTWOOD, AUDOUIN ajoute en note qu'il a, avec MILNE-EDWARDS, observé des pranizes sur les côtes de la Manche, qu'elles marchaient sur les fucus à l'aide de leurs pattes, se servaient de leurs appendices abdominaux pour nager, et tenaient en continuel mouvement les « pièces de leur bouche », « à peu près comme cela se remarque dans les crustacés Décapodes ». Bien entendu WESTWOOD distingue parmi les pranizes des mâles et des femelles, caractérisés, les premières par un péréion segmenté, les secondes par un péréion distendu.

(1) Espèce que GERSTAECKER (1882-1883, p. 252) signalera sous le nom de *Praniza furcata*.

Dans le fascicule (1836) consacré aux Gnathiidés dans la faune du royaume de Naples O. G. COSTA donne quelques renseignements intéressants sur la coloration ou la biologie d'une espèce qu'il décrit sous les noms d'*Anceus forficularius* et de *Praniza coeruleata* et qui est peut-être *Gnathia illepada*.

Dans ses « Grönlands Amfipoder », un inlassable descripteur, HENRIK KRÖYER publiait une copieuse description, et une figure d'une pranize du Groenland, *Praniza Reinhardi*. Cette larve avait été recueillie par REINHARDT sur un poisson, *Bythites fuscus* REINH.

En 1840 paraît le tome III du traité classique de MILNE-EDWARDS ; celui-ci divise les Isopodes de la façon suivante :

I. Isopodes marcheurs.

- a) Idoteides (incl. *Anthura* !)
- b) Asellotes (incl. *Apseudes* !)
- c) Cloportides.

II. — Isopodes nageurs

- a) Praniziens
- b) Spheromiens.
- c) Cymothoadiens.

III. — Isopodes sédentaires.

- a) Bopyriens.
- b) Ioniens.

La famille des Praniziens est divisée en deux sections, les Praniziens ordinaires et les Ancéens. MILNE-EDWARDS ajoute aux deux espèces d'Ancées connus l'Ancée rapace, *Anceus rapax* qu'il figure, Pl. 33, fig. 12, et qui est peut-être *Gnathia oxyuræa* LILLJ.

GUERIN-MÉNEVILLE, dans l'Iconographie du Règne animal, dont le texte concernant les Crustacés est postérieur à l'histoire des Crustacés de MILNE-EDWARDS, place les Gnathiidés parmi les Amphipodes : cet ordre ne contient qu'un genre (Crevette, *grammarus* FABR. [*pro* : *gammarus*]) et ses quatre derniers sous-genres sont : Apseude, Ancée, Typhis et Pranize. L'auteur donne une très défectueuse copie de la figure de Risso sous le nom d'*Anceus forficularis* [*pro* : *forficularius*] : il représente un front excavé, prend probablement les tubercules dorsaux du céphalon pour des yeux, supprime une paire d'antennes et figure l'autre comme pédiforme (fig. 6). La pranize figurée est *Praniza maculata* WESTW. d'après WESTWOOD.

H. LUCAS (1841) est le seul auteur qui semble avoir jamais signalé l'étymologie d'*Ancæus* et en 1847 il adopte pour les Pranizes la classification de MILNE-EDWARDS (1840).

En 1847 KRÖYER publie une consciencieuse description d'un *Anceus* (*A. elongatus*) trouvé dans un bocal contenant des Amphipodés groenlandais; deux ans plus tard paraissait une illustration très détaillée de l'espèce due au même auteur.

Dans l'édition MASSON du Règne animal (1849) les Ancées et les Pranizes sont de nouveau placés avec les Typhis dans le groupe des Decempedes. On trouve pl. 62, fig. 3 (3, 3a, 3b) une figure d'*Anceus rapax* EDW. et fig. 4 (4, 4a-4h) une représentation de la pranize bleuâtre et de ses appendices. L'exemplaire dessiné, donné comme « mâle », est simplement une pranize segmentée.

Dans la partie consacrée aux Crustacés de l'« Exploration Scientifique de l'Algérie » (1849), LUCAS signale :

a) p. 73, n° 150. *Anceus rapax*. L'auteur rapporte à l'espèce de MILNE-EDWARDS un unique exemplaire en mauvais état provenant de la rade de Bône (environs du fort Génois) ;

b) p. 85, n° 150. *Anceus vorax* nov. sp. que l'auteur n'a pu décrire qu'après la découverte, par M. DESHAYES, d'un « second individu » en bon état ;

c) p. 87, n° 150 bis. *Praniza mauritanica* nov. sp. Cette espèce trouvée, comme *Anceus vorax*, dans du bois perforé par les tarets (rade de Bône) est la larve de cette espèce ;

d) p. 88, n° 150 ter. *Praniza obesa* nov. sp. est la femelle d'*Anceus vorax*.

La même année, à la séance du 9 mai, LUCAS présentait à la Société Entomologique un travail sur les Gnathiidés de l'Exploration scientifique de l'Algérie et donnait des figures d'*Anceus vorax*, de sa femelle et de sa larve, auxquelles il conserve des noms spécifiques distincts (1). L'étude des deux travaux de LUCAS soulève quelques difficultés : comment se fait-il que, dans l'Exploration, LUCAS, après avoir signalé un individu mutilé d'*Anceus rapax*, affirme que la découverte d'un deuxième exemplaire, en bon état, lui montre que ses deux exemplaires (il n'en a jamais eu davantage) se rapportent à une espèce nouvelle, *Anceus vorax*? Comment l'auteur a-t-il pu laisser subsister p. 73 la mention d'une espèce que p. 85 il considère comme synonyme d'une autre? Comment, dans les Annales de la Société Entomologique, LUCAS peut-il citer de l'Exploration Scientifique : *Anceus rapax*, p. 85, n° 150 alors que cette référence

(1) Dans cette note LUCAS considère la légende des planches de l'Encyclopédie méthodique (qu'il date 1816) comme contenant la première mention du genre *Gnathia* LEACH, ce qui est une erreur. Ensuite il plaide pour la conservation d'*Anceus* malgré la priorité de *Gnathia* ; ses deux arguments sont l'absence d'éventail caudal sur la figure du *Cancer maxillaris* de MONTAGU qui est donc probablement mutilé et l'existence d'un genre *Gnathium* KIRBY (*Coleopt.*, *Trans. Lin. Soc. London*, XII (2), 1819, p. 425) ; comme ce dernier est « généralement adopté par tous les entomologistes, la dénomination du docteur LEACH doit être mise en synonymie, afin d'arrêter toute confusion. »

s'applique à *Anceus vorax*? D'après son travail des Annales, il semblerait, à quelqu'un qui n'aurait pas consulté l'Exploration scientifique, simplement que l'échantillon signalé sous le nom de *rapax* appartienne à une espèce nouvelle, *A. vorax*, que la découverte, depuis sa précédente publication, permet à l'auteur de décrire et de nommer pour la première fois.

On sait que la rédaction du texte de l'Exploration remonte à 1844 : peut-être un premier tirage de ce texte portait-il n° 150, p. 85 : *A. rapax* (et la courte note qui se trouve p. 73 dans l'édition de 1849) et que, après la description d'*A. vorax* dans les Annales de la Société entomologique, un deuxième tirage de l'Exploration a permis d'y introduire la diagnose de *Anceus vorax*, tout en laissant subsister l'inexplicable mention d'*Anceus rapax*?

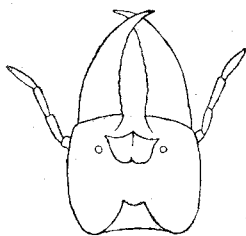


FIG. 6. — *Anceus forficularis*, copie de la tête de la figure de GUÉRIN (1829-1844, pl. 27, fig. 7), elle-même copiée sur Risso (1816).

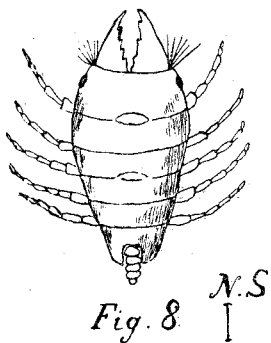


FIG. 7. — *Anceus forficularis* (nec Risso !), copie de la figure de COCKS (1851, pl. III, fig. 8).

Une lettre de A.-H. HALIDAY du 9 octobre 1847 et publiée par THOMPSON (1848, p. 65) est intéressante en ce qu'elle contient la première allusion connue au futur *Paragnathia formica* (HESSE) : « I found a species of *Praniza* pretty common on the clayey shores of Strangford Lough last week, in company with *Anceus maxillaris*. They were in small cavities on the surface of the clay under stones, sometimes singly, oftener two, or even three and four in each hole ; the smaller slender green ones were few in comparison. » HALIDAY s'étonne de ne pas, parmi les *Pranizes*, avoir reconnu de mâle ! Ce sont des exemplaires de Strangford Lough, récoltés en février 1856, qui ont été utilisés par BATE et WESTWOOD en 1866 pour la diagnose d'*Anceus Halidaii*.

Dans ses « Contributions to the Fauna of Falmouth » COCKS (1849 et 1851) cite plusieurs *Gnathiidae*, *Praniza coeruleata* (dans les interstices des rochers, etc., pas rare, bleuâtre ou vert-bleuâtre), *Praniza fuscata* (incolore à part le « grand segment » moucheté de brun rougeâtre), *Anceus maxillaris* (rare), *Anceus forficularis* (interstices des rochers, rare ; corps

brunâtre, certains spécimens parfaitement blancs). Cocks figure deux pranizes et donne de l'Ancée forficulaire une curieuse représentation, plus fruste encore que celle du *Cancer maxillaris* en 1804. (fig. 7)

WHITE (1847 et 1850), dans les deux éditions successives de sa « List of the specimens of Crustacea in the Collection of the British Museum », cite quelques Gnathiidés et admet qu'*Anceus rapax* M.-Edw. est synonyme de *termitoides* LEACH Mss (sic) et de *maxillaris* qu'il appelle d'un nom bien descriptif : « Ant-like jaw-bearer », le « Porte-mandibules qui ressemble à une fourmi ».

Dans son Histoire naturelle des Crustacés, des Arachnides et des Myriapodes (1840, 2^e éd. 1850), LUCAS donne une très mauvaise copie de la figure d'*Anceus forficularius* de RISSO, auquel il n'accorde qu'une paire d'antennes (1).

HOPE, dans le « Catalogo dei Crostacei italiani e di molti altri del mediterraneo » (Napoli, 1851), signale l'*Anceus forficularis* et dans la famille des *Pranizidae* HOPE cite onze pranizes, les trois publiées par RISSO (dont une seule, *P. ventricosa*, est une larve de *Gnathia*), celle de MONTAGU, quatre attribuées à RISSO mais jamais publiées par celui-ci (peut-être RISSO Mss ou *in litteris*?), enfin trois de sa création : *P. cæruleata* MONT., *P. ventricosa* RISSO, *P. rubroculis* RISSO, *P. plumosa* RISSO, *P. mesosoma* RISSO, *P. semilunata* RISSO, *P. smaragdina* RISSO, *P. serrulata* RISSO, *P. hyalina* HOPE, *P. purpurascens* HOPE, *P. sanguinea* HOPE (2).

DANA, en 1852, publie un important travail « On the Classification of the Crustacea Choristopoda or Tetradecapoda ». Les Choristopodes de DANA correspondent aux Edriophthalmes des auteurs. A l'intérieur de ce groupe DANA place les Amphipodes, les Isopodes et une division intermédiaire, les Anisopoda. Ces Anisopodes sont un mélange de types appartenant aux familles les plus variées et les plus distantes. On en jugera par l'énumération de leurs constituants :

Tribu : **Anisopoda.**

1. Sous-tribu : *Serolidea* (*Anisopoda Cymothoica*);
 - a) *Serolidae*;
 - b) *Pranizidae* (*Pranizinae* + *Anceinae*);
2. Sous-tribu : *Arcturidea* (*Anisopoda Idotheica*);
 - a) *Arcturidae* (*Arcturinae* + *Anthurinae*);
3. Sous-tribu : *Tanaïdea* (*Anisopoda Oniscina*);
 - a) *Tanaïdæ* (*Tanaïnæ* + *Liriopinæ* + *Crossurinæ*);
 - b) *Bopyridæ* (*Bopyrinæ* + *Ioninæ*).

(1) Le graveur l'a-t-il pris pour un Insecte?

(2) *Zuphea sparicola* RISSO est également signalé comme observé à Naples.

Le « Manual of Marine Zoology » de Gosse (1855) contient la figure d'une pranize (fig. 239, p. 132) et celle d'un Ancée (fig. 240, p. 132), et l'on trouve dans la « Popular History of British Crustacea » de White (1857) la figure d'une *Piraniza (sic) coeruleata* et d'un *Anceus maxillaris*. Ce dernier auteur affirme que « there is some likelihood that *Anceus* may prove to be one of the stages of *Praniza* ». Il faut souhaiter qu'il ne s'agisse là que d'un simple *lapsus calami* ou d'une coquille typographique.

LILLJEBORG qui, en 1852, signalait à Tromsø une *Praniza maculata* WESTWOOD (? *Pr. Reinhardi* KRÖYER) donne en 1855 avec la description de la larve ou de la femelle (sous le nom de *Praniza coeruleata*) celle d'un mâle, *Anceus oxyuraeus* n. sp. L'auteur insiste sur la ressemblance de cette espèce avec *A. rapax*.

II. — HESSE

(1855-1884).

Il était réservé à HESSE d'apporter la preuve irrécusable d'un fait que LEACH avait un moment soupçonné et que LATREILLE avait affirmé sans en donner de démonstration, à savoir que les genres *Pranize* et *Ancée* devaient être réunis, puisque sous le nom de *Pranize* on avait jusqu'alors rangé les larves (et parfois les femelles) des *Anceus* : « les *Pranizes* sont des *Ancées* à l'état de larves, tout comme le Têtard est le jeune de la Grenouille et le Ver à soie le premier état du Bombyx du Mûrier ». (MILNE-EDWARDS, 1858, p. 91).

Le fait initial qui a révélé à HESSE que les *pranizes* étaient des larves d'*Ancées* est le suivant : « Le 19 août 1852, je recueillis, sur un *trigla hirundo*, une *pranize* que, selon mon habitude, je m'empressai de peindre, afin d'en conserver les formes et la coloration exactes ; et, forcé de m'absenter pour quelques jours de mon domicile, je la maintins dans de l'eau de mer, au lieu de la mettre dans de l'alcool, comme je le faisais toujours.

« Revenu chez moi, mon premier soin fut de visiter ma *pranize* ; mais quel ne fut pas mon étonnement lorsque je la trouvai remplacée par un *ancée* ! » (1864, p. 235).

D'autres observations analogues suivirent et le 26 novembre 1855 HESSE pouvait communiquer à l'Académie des Sciences « les résultats auxquels l'ont conduit ses recherches sur les Crustacés désignés par les noms d'*Ancée* et de *Pranize*. Un de ces deux noms, dit M. HESSE, doit disparaître, attendu qu'ils ont été appliqués à un seul et même Crustacé, les *Pranizes* n'étant que l'état transitoire des *Ancées*. »

Le 22 mars 1858, M. COSTE présentait à l'Académie le travail que l'observateur brestois avait promis en 1855, intitulé « Mémoire sur la transformation des *Pranizes* en *Ancées*, sur les mœurs et les habitudes de ces Crustacés, par M. HESSE, commissaire de la marine à Brest. » Insistant sur le « véritable intérêt » de ce mémoire et son illustration, M. COSTE concluait en proposant le renvoi de ce travail à l'examen d'une commission : ce qui fut aussitôt accepté, MM. DUMÉRIL, MILNE-EDWARDS et COSTE étant chargés de l'étude du mémoire. Le 28 juin, MILNE-EDWARDS présentait son rapport et adoptait les vues de HESSE.

Quatre mois plus tard, un éminent carcinologiste anglais, SPENCE BATE, terminait un travail qui parut en septembre dans les « *Annals and Magazine of Natural History* », et où il engageait résolument contre la conception de HESSE des hostilités qui allaient durer de longues années.

SP. BATE décrit avec soin la morphologie de la Pranize et celle de l'Ancée. Pour une Pranize nouvelle, d'Ecosse, il crée l'espèce *Edwardsii*, remarque que cette Pranize contenait des embryons et s'étonne que les pièces buccales des larves à terme aient moins de ressemblance avec celles de leur mère qu'avec celles d'une autre espèce, *P. coeruleata*. Ce fait est important, car il montre l'origine de la confusion verbale qui empêchera longtemps encore BATE de se rendre à l'évidence : *P. coeruleata* est une larve et *P. Edwardsii* est une femelle adulte, et c'est l'attribution d'un même terme (Pranize) à ces deux stades qui sera cause des erreurs de BATE.

HESSE qui, avec juste raison, attribue le nom d'Ancée aux deux sexes, peut donc affirmer que les Ancées (femelles) produisent des jeunes et que ceux-ci sont des Pranizes (larves). D'autre part BATE, qui nomme Pranize aussi bien la larve que la femelle adulte, peut affirmer que la Pranize (femelle ovigère) ne se transforme pas en Ancée.

Cette confusion purement dialectique conduit BATE aux conclusions les plus originales, à savoir (1858, p. 170) :

1. « That (upon M. HESSE's observation) *Anceus* is an adult animal. »
2. « That (upon our own observation) *Praniza* is an adult animal. »
3. « That *Praniza* consequently cannot be developed into *Anceus*. »
4. « That *Anceus* is a distinct genus from *Praniza*. »
5. « That the males of both genera have yet to be discovered. »

VAN BENEDEN, dans ses « *Recherches sur les Crustacés du littoral de Belgique* », commence le chapitre consacré aux Gnathiidés par une inexactitude en affirmant que le nom d'*Anceus* a été « introduit dans la science par LEACH. »

Une lettre de HESSE à VAN BENEDEN, datée du 15 février 1860, et publiée par ce dernier, répond aux assertions de BATE (1858) : « Je n'ai qu'un mot à répondre.... : si vous prenez des pranizes d'une certaine dimension, c'est-à-dire près de l'époque de leur transformation, vous n'avez plus, au bout de quelques jours, des pranizes, mais des ancées des deux sexes. Ce sont des expériences que j'ai répétées plusieurs fois et sur des quantités notables de ces crustacés. » (in : VAN BENEDEN, 1861, p. 101, note 4). Si BATE ne pouvait comprendre ce langage, c'est uniquement parce que le terme Ancée ne désignait pour lui que le mâle à mandibules alors que HESSE nommait ainsi non seulement le mâle mais la femelle ovigère ; le terme pranize était appliqué par HESSE aux seules larves des deux sexes (larves identiques à part les organes génitaux jusqu'à un moment très voisin de la métamorphose) tandis que BATE s'en servait également pour la femelle adulte, pour lui une « Pranize ovigère ».

Un extrait du grand mémoire de HESSE, précédé du « Rapport sur un travail de M. HESSE relatif aux métamorphoses des Ancées et des Caliges, fait à l'Académie des Sciences le 28 juin 1858 » par MILNE-EDWARDS, parut, après le travail de BATE, dans les Annales des Sciences Naturelles (1). Le même tome contient une analyse de l'article de BATE où est affirmée la nécessité de poursuivre les recherches sur « ce point si curieux de l'histoire des Edriophthalmes ».

Une « List of the British Marine Invertebrate Fauna by ROBERT Mc ANDREW » (1861), si elle ne contient pas de la part de BATE de nouvelles remarques sur les Ancées, lui fournit cependant l'occasion d'écrire *ceruleata* pour *cæruleata*, *fusca* pour *fuscata*,

mais par contre de changer *Edwardsii* en *Edwardii* plus correct.

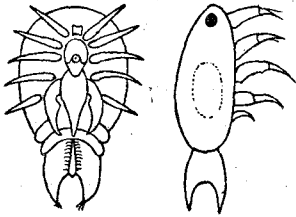


FIG. 8. — Larves données par HESSE pour des embryons de *Gnathia*. (d'apr. HESSE, 1864, pl. I, figs. 6-7.)

Dans une courte note « Ueber die Beziehungen der zehnfüssigen Isopoden-Gattungen *Anceus* und *Praniza* zu einander », GRUBE (1863) prend parti pour HESSE, considère *Anceus* comme un mâle, *Praniza* comme désignant la larve et la femelle d'un même genre.

En 1864 enfin paraît le mémoire capital de HESSE, « Mémoire sur les Pranizes et les Ancées ». Si ce zoologiste a été un naturaliste actif et un observateur

plein de zèle, on est cependant en droit de regretter qu'un esprit aussi curieux des choses de la nature n'ait pas toujours pu — faute des connaissances techniques que sa situation l'empêchait d'acquérir — tirer de ses très nombreuses découvertes tout le parti possible.

Les figures 6 et 7 de la planche I sont données comme des stades embryonnaires de l'Ancée manticore (fig. 8). Sars (1869, p. 49) remarquait que ces formes n'avaient rien à voir avec les *Gnathiidæ* et qu'il s'agissait probablement d'un parasite. Quant à savoir exactement quel est l'animal représenté, il n'y faut pas songer.

HESSE décrit onze espèces dont l'une est rapportée avec doute à *Anceus rapax* MILNE-EDWARDS et dont les dix autres reçoivent des noms inédits : *Anceus formica*, *A. brivatensis*, *A. asciaferus*, *A. erythrinus*, *A. falcarius*, *A. manticorus*, *A. trigli*, *A. scarites*, *A. lupi*, *A. verrucosus*. S'il est bien évident que, fermement acquis au dogme de la spécificité parasitaire des pranizes (2), HESSE a créé des espèces pour de simples différences d'hôtes, il est certain cependant que le nombre des *Gnathiidés* de nos côtes est

(1) HESSE, (1858, p. 118) attribue à Risso l'espèce *Anceus rapax*.

(2) Cf. sur cette question p. 245.

plus élevé qu'on ne l'a cru jusqu'ici et que, lorsqu'on voudra récolter systématiquement ces formes et les décrire avec quelque précision, bien des additions seront faites à notre faune.

L'importance du mémoire de HESSE tient aux renseignements biologiques qu'il contient, en particulier aux observations concernant la vie larvaire ectoparasite et la métamorphose des pranizes, apportant la preuve définitive, et cette fois établie sur des cas nombreux et précis, de la vraie nature du genre *Praniza*.

Quant à la position taxonomique des *Gnathiidae*, HESSE en juge un peu différemment que MILNE-EDWARDS. Après avoir montré toutes les différences qui éloignent les Ancées des Sphéromiens (1) il note quelques ressemblances avec des Cymothoidés (*Ourozeukes*), et conclut qu'il est « indispensable de retirer les ancées de la section des *isopodes nageurs* dans laquelle ils ont été placés, pour en faire une section à part, qui serait intercalée entre les *cymothoadiens parasites*, avec lesquels ils ont beaucoup plus de rapports de conformation et de manière de vivre qu'avec les sphéromiens, et les *isopodes sédentaires* ou *epicarides* qui, comme eux, sont des crustacés suceurs. » (1864, p. 267). Il faudrait donc, pour HESSE, au lieu de diviser avec MILNE-EDWARDS les Isopodes en : Marcheurs, Nageurs, Sédentaires (Epicarides), leur attribuer quatre sections : Marcheurs, Nageurs, Ancées, Sédentaires.

Tout en reconnaissant que les Ancées sont fort éloignés des Sphéromiens, HESSE ne peut les rapprocher des Cymothoidés et des Epicarides que par des caractères peu importants ou résultant d'une simple convergence éthologique.

Dans le « Zoological Record » pour 1864, BATE s'étonne — à juste titre — de ne pas trouver l'espèce commune, *Gnathia maxillaris*, parmi les espèces brestoises signalées par HESSE (1865, p. 299).

Les observations de HESSE ne pouvaient laisser subsister de doute sur la métamorphose des pranizes en Ancées. BATE et WESTWOOD, dans un travail qui porte un titre significatif : « *On the genus Anceus (Anceus and Praniza; Auct.)* », admettent « l'exactitude d'ensemble (general correctness) » des recherches de HESSE (2) mais soutiennent que les mâles (*Anceus*) ne pas-

(1) Chose curieuse, HESSE semble avoir reconnu le cas exceptionnel des Sphéromes (incubation dans des poches sternales) et l'oppose à celui des Gnathiidés auxquels il reconnaît des lames incubatrices : « Chez les Sphéromiens, ils [les embryons] sont contenus dans l'intérieur même du corps, en dedans de la carapace ; tandis que chez les ancées ils sont placés à l'extérieur du corps, en dehors de la carapace, sous les lames membraneuses qui naissent en dessous et en dedans des pattes thoraciques, et forment, en s'imbriquant entre elles, une grande poche incubatoire » (1864, pp. 266-267).

(2) que les auteurs anglais appellent : M. HOPE, probablement par confusion avec le Rev. F. W. HOPE, le naturaliste qui avait fourni à WESTWOOD les types de *Praniza maculata*.

sent pas par le stade pranize ; ils ne croient pas en effet « that the male *Anceus* ever was a *Praniza* », et montrent que « the two sexes passed through separate forms until each arrived at the adult stage » (1865).

En 1866 paraît le premier fascicule du tome second de l'« *History of the British Sessile-eyed Crustacea* » par BATE et WESTWOOD. Ces auteurs donnent un historique assez complet de la famille et de précieuses indications morphologiques. Tout en admettant que les Pranizes sont les femelles des Ancées, ils soutiennent encore que les sexes sont distincts à partir de l'éclosion et que la Pranize ne peut donc pas se transformer en Ancée, ce qui est exact si l'on nomme Pranize même la femelle adulte (« Ancée femelle » de HESSE). Leur conclusion est :

« 1st. That *Anceus* of RISSO and others authors, with a large head and porrected mandibles, is the fully developed state of this genus.

« 2nd. That *Praniza* of LEACH and other authors, with a small head, is the female state, either in an unimpregnated or gravid state.

« 3rd. That the larva form of the animals of both sexes, although closely resembling each other, may be distinguished at a very early stage of their growth, even if not immediately after birth. » (1866, p. 186).

Les espèces signalées sont : *Anceus maxillaris* MONT., *Anceus (Praniza) juscata* JOHNST., *Anceus (Praniza) maculata* WESTW., *Anceus Edwardii* BATE, et *Anceus Halidaii* nov. sp.

Le tableau de classification (p. 115) exprime, comme nous l'apprend une note, plus exactement les vues de BATE que celles de WESTWOOD.

Le système adopté est particulièrement remarquable en ce que la seule possession d'un éventail caudal n'est pas jugée suffisante pour composer un groupe hétérogène de Flabellifères, groupe qui, resté intact de 1882 à 1916, tend aujourd'hui à être réduit à de plus justes proportions. C'est ainsi que à l'ensemble des Isopodes normaux (*Normalia*, comprenant nos Flabellifères (excl. *Anthuridea*, *Gnathiidea*), Valvifères, Epicarides, Asellotes, Oniscides) est opposé un groupe d'Isopodes anormaux (*Aberrantia*).

Ces « Aberrants » sont divisés de la façon suivante :

1. Tribu *Vagantia* ;
Tanaidæ ;
Anthuridæ.
2. Tribu *Sub-parasitica* ;
Anceidæ.

S'il est bien évident que les *Tanaidæ* n'ont rien à faire avec les Isopodes proprement dits, il reste de la tentative de BATE cette idée capitale de l'opposition à marquer entre deux groupes aberrants, *Gnathiidæ* et *Anthuridæ* et le reste des Isopodes.

Dans le « Zoological Record » pour 1866, rendant compte du volume sur les Edriophthalmes britanniques, BATE fait allusion à l'*Anceus formica* de HESSE, ici encore appelé HOPE (cf. p. 25 note.2).

Particulièrement versé dans l'étude morphologique des Crustacés, ANTON DOHRN avait entrepris à Plymouth, aux côtés de BATE, puis poursuivi à Messine des recherches sur les Gnathiidés. Une lettre de lui, d'octobre 1868, trop tardive pour être insérée à sa place logique, dans le vol. II, est publiée à la fin de la préface aux « British Sessile-Eyed Crustacea ». DOHRN se rallie aux vues de HESSE et se déclare d'un avis contraire à celui de BATE concernant la possibilité de distinguer de bonne heure le mâle de la femelle.

Il me reste, pour terminer l'histoire de la décade 1860-1870, avant de reprendre l'histoire des travaux de HESSE, à signaler quelques contributions secondaires.

HERKLOTS, en 1861, dans ses « *Symbolæ carcinologicæ* », divise d'une façon quelque peu surprenante les Edriophthalmes, élevant au rang d'ordre les *Gnathiidæ* et les *Tanaidæ* (auxquels il adjoint le genre *Limnoria*):

Tetradecapoda.

1. *Isopoda.*
2. *Stylopoda* (*Tanaïs*, *Limnoria*).
3. *Pranizina.*
4. *Amphipoda.*
5. *Laemodipoda.*

Dans plusieurs notes (1861, 1864, 1869) GRUBE donne quelques renseignements faunistiques sur l'Adriatique et les côtes bretonnes et signale des Gnathiidés (*Anceus forficularius* (1), *Praniza* sp.)

En 1874 paraît un nouveau et volumineux mémoire de HESSE, contenant la description de cinq nouvelles espèces d'*Ancæus*, *A. unciferus*, *A. Cotti-bubali*, *A. balani* ?, *A. platyrhynchus*, *A. scombri*. Parmi d'intéressantes remarques sur la biologie des Ancées, on retrouve ici encore l'idée entièrement fautive que chaque poisson héberge une espèce différente d'Ancée larvaire; les pranizes doivent, paraît-il, « saisir au passage, non pas le premier poisson venu, mais celui qui convient à son espèce, et montrer dans cette circonstance un discernement qui paraît bien au-dessus de l'intelligence d'êtres aussi infimes. Aussi ce choix rendrait-il cette opération extrêmement difficile, si certaines circonstances ne venaient en simplifier l'accomplissement... » (*sic*) (1874, pp. 3-4).

L'année suivante HESSE donne dans la « Revue des Sciences Naturelles »

(1) L'un d'eux (1864, p. 77) fut capturé entre la coquille vide d'un *Gastrochaena Polii* et la paroi de la cavité creusée par le mollusque dans la pierre.

la description d'un Ancée qui, ayant été — à l'état larvaire — trouvé sur un congre, mérite, *ipso facto*, quels que soient ses caractères morphologiques, de devenir le type d'une espèce nouvelle, aisée à nommer, *Anceus congeri*. En plus d'observations précieuses concernant la sexualité chez les Ancées, on trouve dans le travail de HESSE une allusion à une petite cavité qui se trouve placée en dessous de la tête, à la base des mandibules et des antennes du mâle, et proche de l'œil. Cet orifice circulaire est, très vraisemblablement, celui de l'appareil auditif, et « c'est pour cela qu'il se trouve près des antennes, qui étant des organes de tact, sont disposées de manière à lui transmettre les vibrations qu'elles perçoivent. » (1875, p. 451). J'avoue mal concevoir, bien que les antennes en soient voisines « pour cela », comment celles-ci transmettraient des « vibrations » à l'appareil articulaire ventral de la mandibule (1).

Le dernier article publié par HESSE date de 1884; dans celui-ci l'auteur redécrit et refigure (2) (sous le nom d'*Anceus Danielii*) une espèce déjà deux fois décrite et figurée par lui-même (*A. formica*, *A. hrivatensis*).

(1) Condyle mandibulaire et acetabulum tégumentaire pouvant à la rigueur, en coupe optique, donner l'apparence d'un orifice circulaire.

(2) Mieux que précédemment d'ailleurs.

III. — WAGNER

(1866-1869).

NICOLAS WAGNER — l'observateur de la pædogenèse des larves d'*Heteropeza* (*Miastor*) — mérite d'être considéré comme le principal auteur qui se soit attaché à l'étude morphologique et biologique des *Gnathiidea*. Travaillant avec une compétence et une exactitude supérieures à celle de HESSE, sachant, grâce à ses connaissances étendues, passer du détail particulier observé à des considérations générales ou des comparaisons avec un groupe voisin, WAGNER doit prendre la place qu'il mérite. Si justice ne lui a pas encore été rendue, c'est que de ses importants travaux sur les *Gnathiidae* presque rien n'est publié et nous ne possédons qu'une courte note, une manière de résumé, paru à Saint-Pétersbourg en 1866. Son ouvrage capital sur le genre *Gnathia* est encore manuscrit.

Mon attention fut primitivement éveillée par une phrase de HESSE faisant allusion à un prix obtenu par WAGNER et à la description par cet auteur de plusieurs espèces d'Ancées (1). Mis ainsi sur la voie, il me fut facile de découvrir dans les Comptes-Rendus de l'Académie des Sciences (11 juillet 1870, p. 142) la mention du rapport de H. MILNE-EDWARDS sur l'attribution à WAGNER du prix BORDIN pour un mémoire intitulé : « Monographie de deux espèces d'Ancées du golfe de Naples (*Ancaeus parallelus*, *A. forficula* COSTA et *A. illepidus*) ». Il s'agissait de retrouver ce document capital : je l'ai pu grâce à l'aide bienveillante de M. le professeur A. LACROIX et à l'amabilité de M. le Secrétaire de l'Institut de France, dans les Archives duquel le manuscrit est conservé.

L'inestimable ouvrage se présente sous la forme d'un manuscrit in-8° relié, de XIV+309 pp. + 19 figs. + X pls. (2) La reliure est en cuir brun avec fers spéciaux ; le plat antérieur est orné des médaillons de CUVIER et de E. GEOFFROY-ST-HILAIRE, les profils tournés l'un vers l'autre ; au dos le titre est inscrit en or : « *Monographie des Ancés* ».

(1) 1874, p. 1.

(2) Les planches ont été rendues à l'auteur le 11 août 1879 (Cf. lettre de N. WAGNER conservée p. III du manuscrit). La légende des planches subsiste heureusement, ce qui permet de se faire une idée de leur contenu.

La page I porte :

SÉANCE DU 7 JUIN 1869

n° 2

Prix BORDIN

QUESTION PROPOSÉE EN 1866 POUR 1869

MONOGRAPHIE

DES DEUX ESPÈCES DES ANCÉS (Anceus)

Sur la page II sont collées la carte de visite de WAGNER et son enveloppe portant la devise choisie par l'auteur,

La page III porte le titre complet du mémoire : « Monographie | des deux espèces des Ancés | (*A. parallelus* m. et *A. illepidus* m.) | qui se trouvent dans le golf de Naples | (ouvrage présenté au concours du prix BORDIN de 1867-1869. » La devise est rappelée au bas à droite de la même page.

Comme déjà le prouvent la rédaction et l'orthographe du titre, WAGNER ne possédait qu'imparfaitement la langue française et chaque phrase de son mémoire est émaillée d'impropriétés, de solécismes et de fautes d'orthographe. Dans les citations que j'aurai à faire je respecterai scrupuleusement l'état originel du texte, en accordant à WAGNER le bénéfice de l'indulgence qu'il réclame lui-même dans une note de la page v : « L'auteur à titre d'étranger, prie de vouloir bien condescendre aux fautes contre la syntaxe de la langue française, qu'il ne possède qu'imparfaitement ».

L'étendue des connaissances de l'auteur, et ses recherches sur les groupes les plus variés d'Arthropodes lui permettent de fréquents rapprochements, pleins d'enseignements (1) et certains chapitres renferment des

(1) Pour donner une idée de la richesse de ces comparaisons, voici la liste des noms zoologiques, autres que ceux des *Gnathiidæ* ou des hôtes des pranizes, rencontrés dans ce volume :

Abeilles.	<i>Cymothoa</i> .	Oiseaux.
<i>Aega interrupta</i> MARTENS	Daphnies.	Podophthalmes.
Amphipodes	Décapodes macroures.	Polypes.
Arachnides	Edriophthalmes.	<i>Porcellio scaber</i> .
<i>Asellus</i> .	Fourmis.	Siphonophores.
<i>Astacobdella</i> .	Gastéropodes.	Siphonostomes.
Bryozoaires.	Homme.	Sphaeromiens.
<i>Calopteryx virgo</i> .	Hypérines.	<i>Tanaïs</i> .
<i>Caprella</i> .	Insectes.	Tardigrades.
Cecidomyes.	Isopodes.	Tentredinides.
Cestodes	Isopodes nageurs.	Tuniciens.
Copépodes	Muscides.	Vers.
Crustacés	Myriapodes.	

vues originales, parfois étonnantes pour l'époque de leur conception, sur les problèmes les plus divers (segmentation et travail de la patte articulée, vecteurs embryonnaires, sommeil des chromatophores, théorie du « balancement des organes », « réduction des homologues », loi de « l'hermaphroditisme extérieur », spécificité parasitaire, etc.).

Constatation normale étant donnée l'époque du travail, on découvre chez WAGNER des préoccupations fréquemment finalistes, s'appliquant parfois aux plus minimes détails et leur attribuant non seulement un rôle (ce qui est parfaitement légitime) mais une mystérieuse conformité à quelque plan préétabli : « Pour chacun de ces petits organes se trouve une fonction physiologique : tous sont le résultat d'une des causes finales... (p. 71)... Tous les détails, tous les petits poils qui couvrent les articles de ce pied sont appropriés aux causes finales (p. 73) (1). »

Le travail de WAGNER se compose des chapitres suivants, dont je donne un court aperçu analytique.

1° *Préface* (pp. I-XIV, datée du 16 avril 1869, p. XIV) ;

- a) Considérations générales (pp. I-IX) ;
- b) Liste des particularités du groupe des Gnathiidés (pp. X-XI)
- c) Description et diagnoses des deux espèces de Naples (2) (pp. XII-XIII).

2° *Chapitre I* (pp. 1-156) : « Description des animeaux adultes (imago) ».

- a) « Sur la forme du corps en général » (pp. 1-19) ;
- b) « Les téguments et leurs appendices » (pp. 20-102) ;
- c) Appareil digestif et excréteur (pp. 102-112) ;
- d) Appareil circulatoire et respiratoire (pp. 112-123) ;
- e) Système nerveux (pp. 123-144) ;
- f) Organes génitaux (pp. 144-156) ;

(1) Il faut aussi signaler ici certaines manifestations d'un anthropomorphisme qui semble aujourd'hui étrange et fait donner, par exemple, par l'auteur, à une saillie sternale du tégument de la femelle (et d'ailleurs de plus sans rapport aucun avec les organes génitaux) le nom de « clitoris ».

(2) Il est indispensable de citer ces diagnoses :

P. XII. « *Anceus parallelus* m. Mas : corpore elongato, parallelo ; testaceus, supra maculis fuscis stellatis irroratus ; caput magnum, elongatum, quadrangulatum ; mandibulis porrectis, elongatis ; penis apice paulo inflatus, cupuliferus.

long. 4,639 mm.

joem. : corpore elongato, parallelo ; testacea, supra maculis fuscis, stellatis grandibus minoribusque sparse irrorata ; cauda longa, robusta ; vitello rubro.

Anceus illepidus m. Mas : corpore robusto, illepido, duobus segmentis thoracis primis dilatatis, caput magnum, quadratum, lateribus sub-inflatum ; mandibulis robustis ; testaceus, supra maculis fuscis, stellatis, inter oculos posticeque tres areas magna circumscriptibus, irroratus ; penis apice paulo inflatus, prominulus.

long. 2,53 mm.

joem. : corpore breviusculo ; testacea supra maculis fuscis, stellatis, grandioribus minoribusque sparse irrorata ; cauda brevi, ad apicem angustata ; vitello viridi. »

3° *Chapitre II* (pp. 157-229) : « Description des larves. »

a) Larves de la première phase (1);

b) Larves de la deuxième phase.

4° *Chapitre III* (pp. 230-276) : « La formation des œufs et l'évolution. »

5° [*Chapitre IV*] (pp. 277-282) : La position systématique des Ancées : comparaisons et homologies.

6° « *Conclusion* » (pp. 283-290) : Résumé général sur la morphologie et la biologie du groupe.

7° *Post-scriptum* (pp. 291-292) (concernant l'*Anceus forficularius* de COSTA considéré comme synonyme d'*A. parallelus*).

8° *Légende des planches* (pp. 294-304).

(1) « Dans la vie des larves nous voyons deux phases bien distinctes : 1° la première embrasse la période pendant laquelle l'animal laisse la chambre incubatoire de sa mère, trouve un poisson, dont le sang lui sert de nourriture et remplit son second estomac par la matière productive ; 2° la seconde période dure du temps quand cet estomac est rempli, jusqu'à la métamorphose en imago. » (p. 157).

IV. — DE WAGNER A NOS JOURS

(1869-1925).

Sauf quatre travaux concernant l'anatomie ou la biologie du groupe (1), la période qui s'étend de WAGNER à nos jours comprend uniquement des travaux systématiques, descriptions ou citations d'espèces. Ce chapitre pourra donc être bref et je me contenterai de signaler les contributions contenant des diagnoses d'espèces nouvelles ou offrant, à un autre point de vue, un intérêt particulier, sans donner la trop longue liste des travaux où les *Gnathia* sont simplement cités, liste qui ferait d'ailleurs double emploi avec la bibliographie complète donnée à la fin du présent mémoire.

En 1858, BATE et WESTWOOD avaient décrit sous le nom de *Praniza Edwardsii* une forme qui leur avait été envoyée de Banff en Écosse, par THOMAS EDWARD, le cordonnier naturaliste, et ils considéraient la connaissance de cette nouvelle espèce comme « imperfect until its legitimate male is discovered ».

Or, EDWARD avait envoyé à BATE deux espèces d'Ancées (confondues par le carcinologiste de Plymouth sous le nom de *maxillaris*) et lorsqu'il reçut la partie du « British Sessile-eyed Crustacea » traitant du sujet, il écrivit à BATE une lettre fort intéressante pour établir :

1° Que les Ancées trouvés par lui appartiennent à deux espèces ;

2° Que la plus petite d'entre elles est le mâle de *Praniza Edwardii*.

Non seulement EDWARD a constamment trouvé son petit Ancée en contiguïté avec *Praniza Edwardii*, mais il existe entre les deux Ancées de Banff des différences d'habitat et de morphologie (mandibules, telson) qui prouvent qu'ils sont bien distincts. BATE examina à nouveau les petits Ancées et les considéra comme étant des *Anceus rapax*. «... call him what you like, répond EDWARD, I am more than ever persuaded that he is the tight little husband of *Praniza Edwardii*, and, as such, I now intend to place them together, and to name them accordingly. » (1877 a, p. 301).

DOHRN publie en 1870 le mémoire qu'il annonçait dans sa lettre à BATE de 1868, et qui est, avec le manuscrit de WAGNER, la plus importante contri-

(1) DOHRN (1870), DELAGE (1881), SMITH (1903), et BRIAN (1909).

bution à la morphologie et au développement des *Gnathiidæ*. Ignorant les travaux de WAGNER, DOHRN arrive sur bien des points à des conclusions identiques. Il donne sur l'anatomie interne, sur l'embryologie, sur la métamorphose d'utiles renseignements accompagnés de planches excellentes. Malheureusement DOHRN s'est adressé à *plusieurs* espèces de *Gnathia* pour son étude et ses figures sont comparables à un portrait composite : son matériel provient de trois sources : Plymouth, Messine, Millport ; s'il semble certain que l'Ancée de Plymouth soit *Gnathia maxillaris*, il ne l'est pas moins que celui de Messine est une tout autre espèce (peut-être *G. vorax*, ou *G. illepida*?), et que la pranize de Millport (Écosse) appartient très probablement à une troisième forme (? *G. oxyuræa*).

En 1872 G. O. SARS publie la description de deux espèces norvégiennes, *Anceus dentatus*, et *A. abyssorum*, ce dernier connu seulement alors par des exemplaires femelles.

KOSSMANN (1877) décrit une pranize de la Mer Rouge sous le nom d'*Anceus rhinobatis*; il croit trouver des différences morphologiques entre les larves femelles et les larves mâles et prend pour une ventouse la surface articulaire distale semi-circulaire du propodite des péréiopodes.

HARGER (1880) reprend le genre *Gnathia* injustement abandonné depuis 1816, décrit avec soin les trois formes (juv., ♀, ♂) de *Gnathia cerina* et note la ressemblance de cette espèce avec *Gnathia elongata*, à laquelle on la sait aujourd'hui identique.

L'année suivante paraît le célèbre travail de DELAGE sur l'appareil circulatoire des Edriophthalmes : la femelle de *Paragnathia formica* (Hesse) sert de type à la famille des Gnathiidés.

Une pranize capturée sur les côtes de Patagonie par l'expédition de la Gazelle est décrite par STUDER (1883) sous le nom d'*Anceus antarcticus*.

Le premier Gnathiidé australien est signalé en 1884 par HASWELL (*Anceus ferox* HASW.).

L'expédition norvégienne dans l'Atlantique nord avait rapporté trois nouveaux Ancées, signalés par G. O. SARS en 1877 en 1879 et magnifiquement décrits et figurés par lui dans les résultats scientifiques de l'expédition (*Anceus stygius*, *A. robustus*, *A. hirsutus*) ; la première de ces trois formes était au moment de sa découverte le géant de la famille et le premier Gnathiidé aveugle.

En 1885 une larve provenant de Ceylan est décrite par WALTER (*Anceus (Praniza) torpedinis*).

Quatre espèces nouvelles de Gnathiidés étaient contenues dans les collections réunies par le « Challenger » durant sa croisière autour du monde. BEDDARD décrit et figure en 1886 ces quatre espèces (*Anceus gigas*, *A. bathybius*, *A. latidens*, *A. tuberculosus*) dont deux (*A. gigas* et *A. bathybius*) deviendront plus tard les types de genres nouveaux (*Eunoegnathia*, 1893, et *Bathygnathia*, 1901).

Avec quelques doutes sur la valabilité de l'espèce qu'il décrit, SCOTT, en 1887, signale un *Anceus* écossais, très étrange par la forme de ses mandibules et pour lequel, au cas où l'espèce serait nouvelle, il propose le nom d'*Anceus Normani*. Cette forme a été oubliée de tous les auteurs subséquents; elle ne figure même pas dans la liste de STEPHENSEN (1915) et c'est en 1924 seulement que la découverte, dans la « Norman Collection », à Londres de deux exemplaires, certainement référables à l'espèce de SCOTT, m'a permis d'introduire celle-ci dans la systématique, d'ailleurs en synonymie.

Un mâle mutilé, provenant de la baie de Baffin, est, l'année suivante, décrit par HANSEN. Cet auteur reconnaîtra d'ailleurs en 1916 l'identité de son *Anceus cristatus* avec *Anceus hirsutus* G.O. SARS.

En 1893 paraît l'excellent et indispensable volume de STEBBING intitulé : « A History of Crustacea. Recent Malacostraca ». Pour *Anceus gigas* l'auteur crée le genre *Euneognathia* et il a la sagacité de remarquer que la création d'un genre nouveau s'imposera pour *Anceus bathybius* (*Bathygnathia* DOLLFUS 1901) et pour *Anceus Danielii* (*Paragnathia* OMER-COOPER 1916).

La monographie des Isopodes de Norvège publiée par SARS en 1897 contient la description et de bonnes figures de *Gnathia maxillaris* (= *G. oxyuræa* LILLJ.), *G. elongata*, *G. dentata* et *G. abyssorum* ♂ et ♀, dont on ne connaissait encore que la femelle.

STEBBING (1900) décrit sous le nom de *Gnathia aureola* une prânize de l'océan Indien trouvée sur un *Aetobatis* et présentant une coloration remarquable mais, semble-t-il, moins caractéristique que ne le croyait cet auteur (cf. p. 578).

La même année GRAEFFE (1900, p. 57 [25]), donne sur la biologie des Gnathiidés quelques renseignements qui, résultant au moins en partie d'une confusion entre la larve et la femelle, paraissent assez surprenants : « Die Weibchen allein findet man an Fischen haftend... Einzelne Arten findet man stets nur freilebend, während die Weibchen anderer, wie es scheint zur Reifung der Eier, in Fische einwandern. »

L'an suivant DOLLFUS crée le genre *Bathygnathia* pour *Anceus bathybius* BEDDARD, le genre *Caecognathia*, abandonné depuis, pour *Gnathia stygia* (SARS), et décrit trois espèces, *Caecognathia Sarsi* (= *Gnathia stygia*), *Gnathia Richardi*, *Gnathia Grimaldii*.

OHLIN, la même année, figure pour la première fois la femelle de *Gnathia stygia*.

En 1902, HODGSON signale, parmi les collections antarctiques de la « Southern-Cross », un nouveau *Gnathia*, *G. polaris* que, en 1906, RICHARDSON montrera être synonyme de *G. antarctica* STUDER 1883.

Après vingt-quatre ans uniquement occupés par des travaux systématiques, voici enfin une contribution à l'étude éthologique des *Gnathia*.

C'est en 1904 en effet que SMITH publie son mémoire intitulé : « *Metamorphosis and Life-history of *Gnathia maxillaris**. » Cette courte note renferme d'intéressantes observations, en particulier sur la catégorie nouvelle de stades larvaires que SMITH nomme « giant segmented larvae », mais sa découverte d'un dimorphisme chez les mâles repose sur des confusions d'espèces (1) car il est aujourd'hui certain que son *Gnathia maxillaris*, « the single species of *Gnathia* inhabiting the Bay of Naples » (1904, p. 469) englobe au moins quatre espèces distinctes, et dont aucune, par surcroît, n'a le moindre rapport avec *Gnathia maxillaris* (MONT.).

En 1905, STEBBING décrit une curieuse petite espèce sur un unique mâle découvert à Ceylon ; par la forme de ses mandibules elle se rapproche de *Gnathia ferox* (HASW.) et s'éloigne tant des *Gnathia* normaux qu'un sous-genre particulier devra plus tard être établi pour recevoir *Gnathia insolita* STEB., *G. ferox* et des formes voisines indo-pacifiques.

La même année, dans une vaste révision des Isopodes nord-américains, RICHARDSON cite deux fois la même espèce à une page de distance, sous deux noms différents : *Gnathia cerina* et *G. elongata*.

NORMAN et SCOTT (1906), dans leurs « *Crustacea of Devon and Cornwall* », séparent définitivement de *Gnathia maxillaris* (MONT.) une espèce bien différente et souvent confondue, *G. oxyuræa* (LILLJ.), décrivent les caractères distinctifs des deux formes et en donnent de bonnes représentations.

Une pranize récoltée sur des squales de la région des Comores est décrite par SCHÖNICHEN sous le nom inutile de *Gnathia aldabrensis*.

BRIAN, en 1909, publie une très intéressante étude sur les stades larvaires des Gnathiidés des côtes italiennes. Malheureusement, comme ses prédécesseurs, il confond des espèces et rapporte tous ses échantillons, 222 pranizes, à *Gnathia maxillaris* SARS [= *G. oxyuræa* (LILLJ.)] (2). Son travail cependant contient d'importantes considérations sur la coloration pranizienne, dont BRIAN est le premier à avoir nettement saisi et exposé la nature (3).

Enfin l'auteur donne une liste — d'ailleurs nullement critique — de toutes les espèces de *Gnathia* dont il a eu connaissance : cette liste est très incomplète et il y manque, entre autres, les espèces du « Challenger » et celles de la « Norwegian North-Atlantic Expedition ».

(1) Cf. pp. 45-49.

(2) Le DR. ALEX. BRIAN a depuis changé d'avis. « Aujourd'hui je ne suis plus du même avis et je pense qu'on a affaire à plusieurs ou beaucoup d'espèces différentes. » (BRIAN, *in litteris* 12 juin 1922).

(3) Malgré l'erreur consistant à attribuer aux lobes hépatiques une dilatation en réalité intestinale : « Tali sacchi epatici in relazione coll'intestino, assumono uno sviluppo straordinario, e occupano precisamente l'interno dei tre segmenti inferiori del pereion. » (page 9).

En 1909, 1910 et 1911, RICHARDSON décrit un certain nombre de formes nouvelles, *Gnathia multispinis*, *G. serrata*, *G. tuberculata*, *G. cæca*, *G. frontalis* (= *G. vorax* LUCAS) et une deuxième espèce du genre *Bathygna*, *B. curvirostris*.

BOUTAN (1911) rapporte quelques observations sur les larves de *Paragnathia formica* (HESSE).

STEBBING en 1912 publie un important travail où il décrit un genre nouveau, *Akidognathia* (*A. ædipus*), et deux espèces, *Gnathia cristatipes* (= *Akidognathia cristatipes*) et *G. schistifrons*.

VANHÖFFEN, qui avait accompagné l'expédition du « Gauss » (Deutsche Süd-polar Exp.), avait recueilli de très importantes collections d'Isopodes : il décrit lui-même, en 1914, deux espèces nouvelles, *Gnathia Hodgsoni* et *G. calva* confondues par HODGSON, dans le matériel rapporté par la « Discovery » avec *Gnathia antarctica*, sous le nom de cette dernière espèce.

BARNARD décrit du Cap de Bonne-Espérance (1914) un *Gnathia africana* trouvé sur des Holothuries ou dans des tubes de Serpulides.

STEPHENSEN donne dans les résultats scientifiques des « Danish oceanographical expeditions 1908-1910 to the Mediterranean and adjacent seas » la description de *Gnathia Thori*.

Il en profite pour établir une liste des Gnathiidés connus et leur bibliographie, l'une et l'autre d'ailleurs pas tout à fait complètes. Bien que la liste ne soit pas critique, on doit y regretter l'absence des espèces de HOPE, de *Gnathia termitoides* LEACH, d'*Anceus Normani* SCOTT, et de *Praniza flavus* Mss. in Brit. Mus., cité par BATE et WESTWOOD (1866, p. 195).

La contribution d'HANSEN sur les Isopodes de l'« Ingolf-Expedition » (1916) est capitale pour l'histoire des *Gnathiidae*. Au point de vue systématique on y trouve la description de deux espèces, *Gnathia albescens*, et *G. bicolor*, la suppression de *Cæcognathia* DOLLFUS (= *Gnathia* LEACH), de *Cæcognathia Sarsi* DOLLFUS (= *Gnathia stygia* SARS), de *Gnathia cristata* HANSEN (= *Gnathia hirsuta* SARS) et de *Gnathia schistifrons* STEBBING (= *Gnathia abyssorum* SARS). Au point de vue général, HANSEN élève enfin la famille des *Gnathiidae* au rang de sous-ordre et fait à leur sujet une remarque de la plus grande importance en affirmant que cette famille « in some features differs extremely from all other Isopoda, and, which is of special importance, the most aberrant features found in the structure, sexual difference, and development of the *Gnathiidae* can scarcely be considered as modifications due to parasitism » (1916, p. 4).

La même année, J. et W. OMER-COOPER créent pour *Gnathia Halidaii* le genre *Paragnathia*.

En 1918 Miss P.-L. BOONE décrit une forme nouvelle d'Amérique, *Gnathia triospathiona*, aujourd'hui type du sous-genre *Perignathia*.

BARNARD (1920) crée deux espèces pour des formes naines, spongicoles,

du Cap, *Gnathia spongicola* et *G. disjuncta*, proches parentes de *G. Normanii* SCOTT.

Dans son très intéressant volume sur la parasitisme et la symbiose (1922), M. CAULLERY écrit : « Le sang dont elles (les pranizes) se gorgent s'accumule dans les sacs hépatiques distendus, il y reste fluide et est progressivement résorbé » (p. 102). Pour éviter tout malentendu, il faudrait préciser que chez la pranize parasite elle-même c'est dans l'intestin que s'accumule le sang, qu'il y perd sa fluidité et que ce n'est qu'à la métamorphose que le matériel intestinal liquéfié passe dans les sacs « hépatiques » pour y être en partie consommé pendant la vie adulte.

En 1924 HALE décrit deux espèces de l'Australie méridionale, *Gnathia mulieraria* et *G. pustulosa*.

Enfin en 1925 BARNARD publie la description d'une espèce nouvelle, spongicole, du Cap, *Gnathia cryptopais*.

III. — MORPHOLOGIE ET ÉTHOLOGIE DU GROUPE FONDÉES SUR L'ÉTUDE MONOGRAPHIQUE DE " PARAGNATHIA FORMICA "

A. — MORPHOLOGIE EXTERNE

1. LE CORPS

A. — Remarques sur la signification biologique de la forme chez les Gnathiidés mâles

La très grande similitude de la forme des mâles de Gnathiidés — qui rend parfois si délicate la tâche du systématicien — soulève un problème éthologique. Il importe en effet de rechercher si, corrélative d'une homogénéité si parfaite quant à la morphologie des espèces, n'existerait pas une analogie dans le mode de vie.

On pourrait classer l'habitat des *Gnathiidæ* adultes (1) :

a) Suivant la nature de substratum (compact ou dissocié, organique ou minéral);

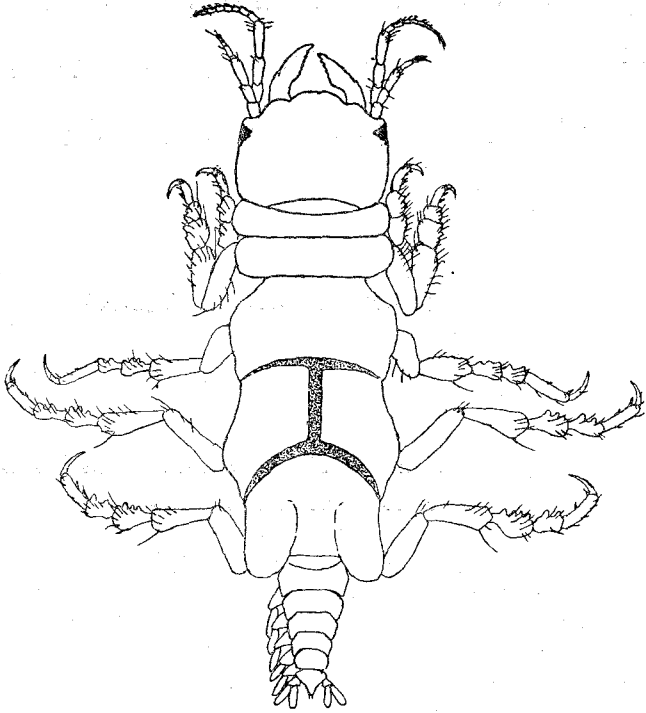
b) Suivant la part revenant à l'isopode dans la confection de son réduit ou la forme de celui-ci (fissures et cavités naturelles, terriers creusés, cavités dans des organismes morts ou vivants, etc.).

Vu l'extrême pénurie des renseignements que l'on possède, il n'est guère possible d'établir une répartition éthologique normale des espèces. Je me bornerai à énumérer les principaux milieux où vivent des Gnathiidés adultes.

(1) Outre la classification — sans intérêt ici — fondée sur la répartition verticale ou horizontale de l'espèce.

A. — *La vase.*

- a) Vase molle du fond (1);
- b) Vase interposée dans les feuillets d'un schiste dans la zone intercotidale (cf. p. 531);
- c) Vase dure (terriers propres des *Paragnathia* dans la zone sub-terrestre).

FIG. 9. — *Paragnathia formica* ♂, vue dorsale.B. — *La roche anfractueuse ou un succédané organique de celle-ci.*

- a) Roche anfractueuse;
- b) Interstices dans des coraux;
- c) Espace entre la coquille d'un *Gastrochaena* et la paroi de la cavité occupée par le mollusque;
- d) Coquilles vides de Balanes;

(1) Nous ignorons tout de la biologie des *Gnathia* d'eau profonde; pour aucun de ces limicoles on ne sait s'il vit simplement enfoncé dans la vase ou s'il s'y creuse des terriers vrais.

e) Tubes calcaires vides d'Annélides tubicoles ;

C. — Cavités dans des substratums organiques non minéralisés.

- a) Souches fibreuses de *Posidonia* ;
- b) Canaux aquifères et cavités dans des spongiaires ;
- c) Coques d'œufs de poissons (COSTA).
- d) Surface d'Holothuries.

Il existe naturellement des passages entre ces catégories : il peut, par exemple, s'accumuler de la vase dans des anfractuosités coralliennes et il est évident que toutes les cavités du 2^e groupe sont souvent plus ou moins tapissées de sable ou de vase.

De tous les renseignements connus il résulte que les *Gnathia* adultes, dont l'habitat a pu être précisé, occupent presque tous des espaces confinés, restreints, tubulaires ou anfractueux : ce sont des *microcavernicoles*.

Le caractère principal commun semble l'existence d'un espace réduit ne communiquant avec l'extérieur que par une ou plusieurs ouvertures de taille relativement exigüe : il ne paraît pas invraisemblable qu'un lien existe entre ce fait et la morphologie externe du mâle.

Celle-ci ne peut pas en effet s'expliquer uniquement par les nécessités de la fonction sexuelle. On n'a jamais d'ailleurs découvert jusqu'ici le moindre indice sérieux que le forceps mandibulaire soit un auxiliaire de la copulation. Le mâle de *Gnathia*, pour employer les termes réservés aux Insectes sociaux, n'est pas seulement le *roi* ; il est aussi le *soldat*, et un soldat parfois combattif ; enfin il n'est pas improbable que, dans certains cas, des fonctions d'*ouvrier* lui échoient.

Il faut introduire ici une notion, qu'à plusieurs reprises j'aurai l'occasion de préciser : la ressemblance des Gnathiidés mâles avec certains Insectes.

Cette comparaison est classique. LEACH (1813-14), COSTA (1836), HESSE (1864), GRUBE (1864), ont souligné des ressemblances avec les Termites et des Coleoptères (*Hister*, *Carabus*, *Scarites*, *Manticorus*, Lamellicornes, *Piestus*, *Lucanus*.) (1).

Il est indéniable qu'il existe une analogie d'aspect considérable entre un *Gnathia* mâle, un soldat d'*Eutermes* et un *Scarites*. Outre des détails anatomiques sur lesquels je reviendrai, la ressemblance qui existe entre le *Gnathia* et ces Insectes porte sur deux caractères très distincts, sans rapport l'un avec l'autre (2).

Le premier est le grand développement des mandibules transformées en forceps frontal, dépassant largement le bord céphalique antérieur.

(1) Les pranzes ont été comparées à des *Méloes* : JOHNSTON (1832), WESTWOOD (1832), HESSE (1864).

(2) Bien que l'un et l'autre semblent fonction d'un même facteur, éthologique.

Sont corrélatifs : le développement des muscles mandibulaires (en particulier naturellement de l'adducteur) et partant, celui du céphalon qui tend à une forme plus ou moins quadrangulaire. En relation avec l'agrandissement de la tête (en particulier son augmentation de poids) il se manifeste une tendance à l'élargissement d'un ou de plusieurs segments post-céphaliques qui se rapprochent du céphalon et forment une division somatique antérieure, séparée de la division postérieure, normale, par une constriction plus ou moins accusée (1).

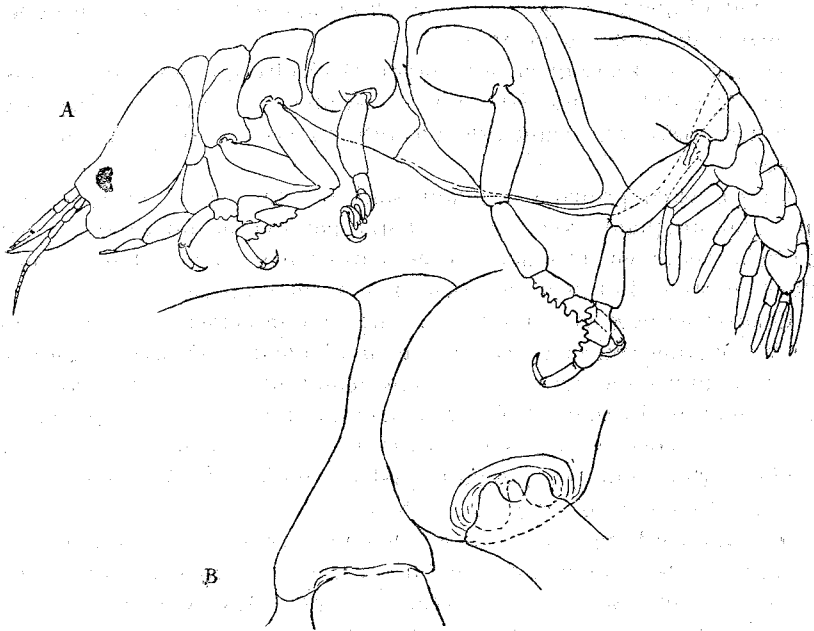


FIG. 10. — *Paragnathia formica* ♂.
A. vue latérale. — B. détail du somite pylopodique (vue lat.).

Il y a donc une tendance à une division du corps en trois régions (2), le céphalon, une région post-céphalique courte séparée par une « taille » d'une région postérieure, toujours la plus volumineuse. Naturellement, dans les divers groupes où l'on retrouve des trois régions, les somites qui les composent ne sont pas comparables. C'est ainsi que, tandis que la région post-céphalique, intermédiaire, des *Gnathiidæ* est formée de deux

(1) *Thaumastognathia* à céphalon très court et à mandibules réduites, a un périéron sans constriction et sans division des somites en deux groupes.

(2) Le pléon des *Gnathiidés* n'entre pas ici en ligne de compte.

somites péréiaux, celle des Insectes n'en comprend qu'un, le prothorax. La région postérieure des Insectes (mésos-, métathorax et abdomen) équivaut aux trois derniers somites pédigères des Gnathiidés.

Le deuxième caractère commun aux *Gnathia* mâles et à certains insectes est le très fort épaissement (1) des téguments céphaliques et parfois un

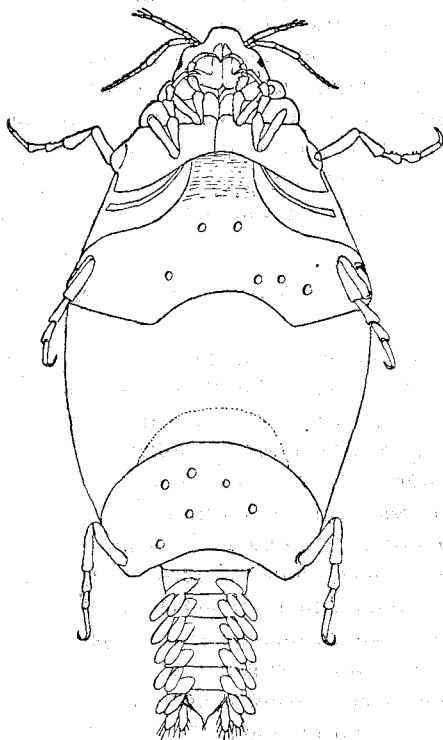


FIG. 11. — *Paragnathia formica* ♀, vue ventrale.

contraste apparent, quant au degré de la protection tégumentaire, entre les extrémités antérieure et postérieure du corps, contraste qui semble bien en rapport ici (soldat de Terme et *Gnathia*) avec l'existence pour l'individu d'une direction unique (antérieure) suivant laquelle s'opère la communication avec le monde extérieur (2) (au terrier ou à la fissure).

(1) Bien supérieur à celui que nécessiterait seul le développement des moteurs mandibulaires.

(2) *i. e.* le danger possible.

Ce renforcement de la cuirasse tégumentaire du céphalon et des segments périaux antérieurs est en somme un processus analogue à celui que révèle la morphologie des Pagurides.

Le développement démesuré des mandibules n'a aucun rapport *obligatoire* avec la vie microcavernicole : le cas du Lucane le prouve ; la fonction des forceps peut en effet être variable (copulation, préhension, etc). Il est cependant intéressant de noter que chez plusieurs Arthropodes habitant des galeries ou des fissures ce caractère est présent à un haut degré (*Scarites*, Termites, Gnathiidés) et que chez ces formes les mandibules sont des organes de défense ou d'attaque (1).

Quant à l'épaississement de la cuticule céphalique et la constitution d'une extrémité antérieure plus ou moins « operculaire » (2), il est difficile de n'y voir pas une morphologie en rapport avec une éthologie particulière, la vie dans un tube ou une fissure.

APPENDICE : GNATHIIDÉS ET STREPSIPTÈRES (3).

Il faut signaler, en passant, comme au moins étrange, les points de ressemblance qui existent entre l'ordre des Strepsiptères et le sous-ordre des Gnathiidés. Leur position systématique elle-même n'est pas sans analogie, les Strepsiptères formant actuellement un ordre distinct, enfin séparé des Coléoptères et peut-être aussi éloigné de ceux-ci que les Gnathiidés le sont des Isopodes normaux.

L'évolution générale se ressemble : il s'agit dans les deux cas d'une hypermétamorphose (larve primaire libre, larve (ou larves) secondaire parasite ; mâles toujours libres ; femelles libres (Gnathiidés) ou parasites (Strepsiptères) mais beaucoup plus voisine toujours de la larve secondaire que du mâle qui parvient à une bien plus grande différenciation, d'où un dimorphisme sexuel extrême).

Parmi les caractères morphologiques il faut citer les suivants :

1. S. Mâle sans *labrum* ni *labium* possédant souvent des mandibules ensiformes éloignées de l'orifice buccal (4) et des maxilles palpiformes ;

G. Mâles sans *labrum* ni *labium* développés possédant seulement des

(1) Ce qui ne signifie point qu'elles soient *exclusivement* telles et ne puissent admettre d'autres emplois.

(2) Sur certaines sections de la portion retrécie des terriers on peut voir fréquemment le céphalon du mâle de *Paragnathia* en obturer la lumière.

(3) Ce n'est pas ici le premier rapprochement fait entre la biologie de Crustacés et celle des Strepsiptères. PIERCE a déjà à ce propos mentionné *Fabia chilensis* parasite de *Strongylocentrotus gibbosus*, *Sacculina carcini*, et *Probopyrus bithynis*. (Cf. PIERCE The comparative morphology of the order Strepsiptera, etc. *Proc. U. S. Nat. Mus.*, 54, 1918, p. 392).

(4) En arrière de la bouche.

mandibules forcipiformes éloignées de l'orifice buccal (1) et une paire d'appendices réduits para-buccaux (maxilles);

2. S. et G. : Ouverture génitale femelle encore inconnue;

3. S. : Ouverture de parturition située entre le céphalon et le thorax, ventralement;

G. (*Paragnathia*) : Ouverture de parturition jugulaire, à la face ventrale des deux premiers somites péreiaux libres;

4. S. : Larve primaire libre, très active, munie de pattes;

G. : Larve primaire libre, nageuse;

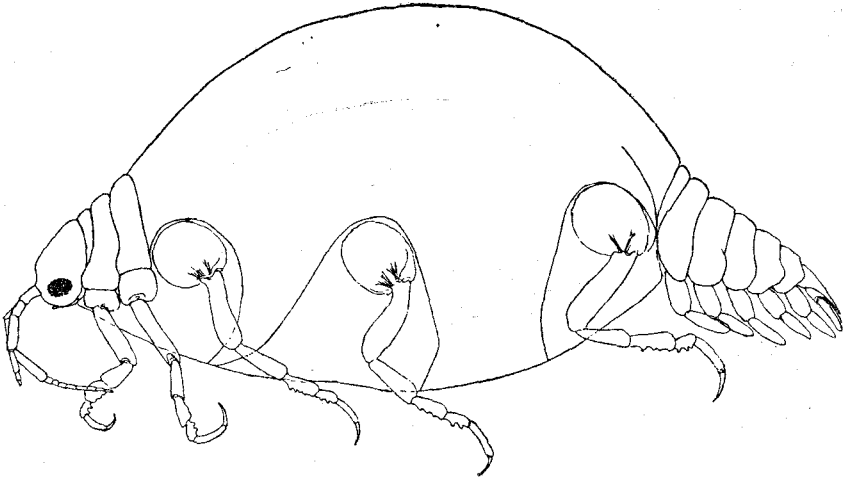


FIG. 12. — *Paragnathia formica* ♀, vue latérale.

5. S. : Larve secondaire vermiforme; apode; parasite interne;

G. Larve secondaire très dilatée; pattes cependant présentes; parasite externe;

6. S. et G. : Femelle ressemblant plus à la larve qu'au mâle et larve du mâle ressemblant extérieurement à la femelle adulte;

7. S. et G. Tube digestif non fonctionnel chez les adultes qui ne prennent aucune nourriture;

8. S. et G. (*Paragnathia*). Femelles vivipares et unipares.

B. — Variabilité de la taille chez les adultes.

En 1904, dans son mémoire sur la biologie des *Gnathiidae* G. SMITH annonçait la découverte chez ceux-ci d'un dimorphisme particulier,

(1) En avant de la bouche.

« haut » et « bas » (« high and low dimorphism ») comparable au cas déjà étudié de certains Coléoptères lamellicornes (BATESON and BRINDLEY), d'un Tanaïdé, *Leptochelia dubia* (F. MÜLLER) et d'un Gammaride, *Orchestia Darwini* (F. MÜLLER).

Un graphique, fondé sur la mensuration de 465 mâles, illustre cette intéressante observation : le pourcentage numérique y est porté en ordonnée, les longueurs des individus en abscisse. La courbe obtenue est nettement bi-modale, avec un premier maximum de fréquence aux environs de 2 mm. et un second aux environs de 5 mm. La variation est aussi bi-modale chez les femelles ; enfin G. SMITH, pour découvrir une différence morphologique entre les deux « formes » de mâles, a mesuré un index

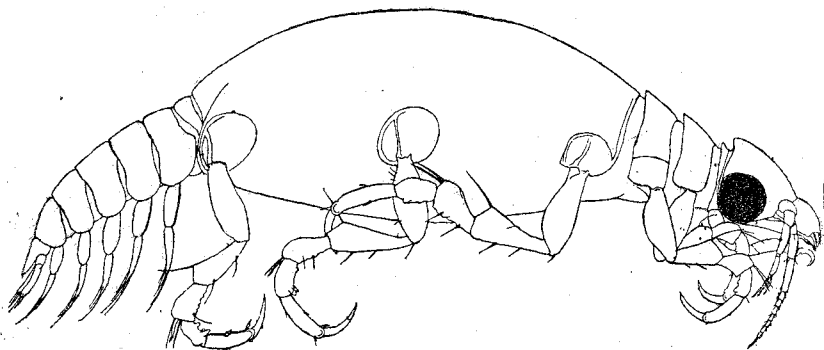


FIG. 13. — *Paragnathia formica*, larve, vue latérale.

mandibulaire (donnant la relation numérique existant entre la longueur et la largeur). Un graphique figure le résultat de ces mensurations et montre que de toute évidence il y a une différence de proportions entre la mandibule du « high male » et celle du « low male » : « This means that on the whole small males have mandibles that are broader and shorter than large males : in other words, there is an incipient structural dimorphism in the mandibles, in correlation with the difference in size of the males » (G. SMITH, 1904, p. 477). Je donnerai plus loin l'explication de ce mystérieux « incipient structural dimorphism », très comparable à celui qui distingue *Carabus auratus* L. de *Carabus catenulatus* Scop., ou *Linaria vulgaris* MILL. de *Linaria cymbalaria* MILL.

Dans un second travail consacré au « High and low dimorphism », SMITH (1905) revient sur le cas des *Gnathiidae*. Tout en les maintenant dans la catégorie du « Dimorphisme définitif » aux côtés des Lamellicornes, Tanaïdés, Orchestiidés, Forficulidés, Pectinicornes et du *Xylotrupes*, l'au-

teur semble faire quelques réserves à leur sujet : il concède que tous les points contenus dans son précédent travail ne sont « by no means satisfactorily proved... » et plus loin avoue, à propos des mandibules : « owing to the difficulty of measurement I cannot lay much stress on this point. » Aurait-il alors soupçonné la réalité?

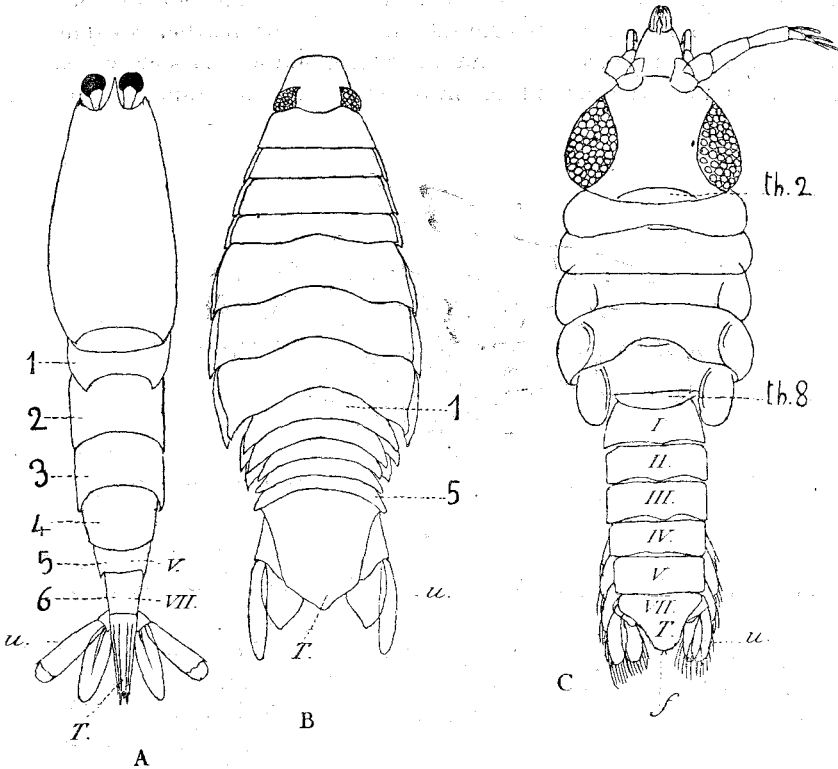


FIG. 14. — A. *Processa canaliculata* LEACH. — B. *Nerocila biuillata* (Risso). — C. *Paragnathia formica*. — (T = telson, u = uropodes, f = soies furcales. Les chiffres romains sont disposés suivant l'hypothèse de TSCHEWRIKOFF).

SMITH n'a pas été embarrassé par l'identification de ses Gnathiidés napolitains : comme ils présentent les caractères génériques des *Gnathia*, ce sont des *Gnathia maxillaris*. Si l'auteur avait simplement attribué à une — et une unique — espèce du golfe de Naples le nom d'une forme nordique, le mal serait réparable et ce procédé en tous cas ne saurait infirmer ses déductions sur le dimorphisme.

Mais lorsque l'on s'aperçoit qu'au lieu d'une forme banale les eaux napolitaines en hébergent cinq (et peut-être davantage), quelques doutes peuvent naître. Enfin lorsqu'un envoi important de Gnathiidés (1) se révèle composé, pratiquement, de deux espèces (*G. illepada* et *G. vorax*), et lorsque l'écart entre les tailles moyennes de ces espèces est précisément celui qui existe entre les mâles « hauts » et les mâles « bas » de SMITH, la vérité apparaît manifeste : SMITH a tout simplement mélangé, pour les mâles, au moins deux espèces, et, pour les femelles, au moins trois.

D'où évidemment la découverte de variations fort instructives dans la taille (et dans la morphologie si l'auteur avait examiné avec soin ses exemplaires et compté des soies sur les uropodes), mais plus propres à fournir

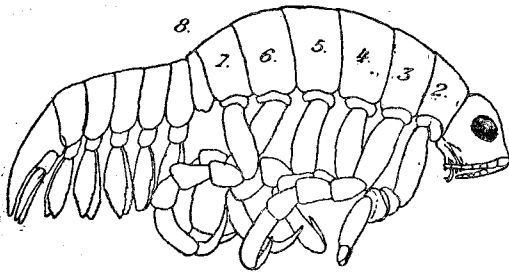


FIG. 15. — *Meinertia collaris africana* MONOD, *pallus stadii tertii*, vue latérale.

des caractères spécifiques qu'à donner matière à des découvertes biologiques.

Ainsi s'explique cette « immense » variabilité de taille d'une espèce dont les mâles varient en longueur de 1 à 8 mm. ! En mettant bout à bout des espèces, on pourrait faire mieux encore, et concevoir une « espèce » de Gnathiidé variant de 1 à 17 mm., ce qui prêterait sans aucun doute à d'intéressantes déductions physiologiques.

J'ai mesuré — avec l'idée préconçue de vérifier les découvertes de SMITH — 881 mâles de *Paragnathia formica* (Hesse) (2), espèce certainement *une* et qui ne sera jamais démembrée. La courbe obtenue (fig. 18) est naturellement parfaitement unimodale, avec un seul maximum de longueur, à 4 mm.

(1) Je me demande même s'il n'est pas possible que le tube qui m'a été envoyé — contenant en particulier un grand nombre de Gnathiidés et quelques Tanaïdés — n'ait pas fait partie du matériel de SMITH.

(2) Capturés à Courseulles-sur-Mer à Pâques 1922.

Les chiffres se décomposent de la façon suivante :

2 mm.....	0	} = 881 individus ♂
de 2 à 3 mm.....	17	
3 mm.....	144	
de 3 à 4 mm.....	306	
4 mm.....	365	
de 4 à 5 mm.....	48	
5 mm.....	1	

C. — La segmentation générale : cas des 2^e et 8^e somites péréiaux.

Examiné par la face dorsale, un Gnathiidé, qu'il s'agisse d'un mâle, d'une femelle ou d'une larve pranizienne, présente, entre le céphalon et la partie caudale rétrécie qui paraît être toute entière, le pléon, cinq segments distincts, portant chacun une paire de péréiopodes. Or, chez un Isopode normal, un *Oniscus*, un *Asellus*, un *Meinertia* ou un *Idotea*, il existe sept segments péréiaux libres, et sept paires de péréiopodes développés.

Les auteurs anciens, même SLABBER, LEACH et RISSO, ont remarqué la présence de cinq paires de péréiopodes seulement, ont cité ce caractère dans leurs diagnoses et l'ont même utilisé pour caractériser une famille, les *Decempedes* de LATREILLE (1825 *a, p. p.*, 1831 *in tot.*). Plus tard il fallut non seulement compter les pattes mais retrouver chez les Ancées le nombre de segments que l'on savait alors normal chez les Isopodes. BATE et WESTWOOD, en 1866, n'ont pas tenu compte du dernier somite péréial qui est très réduit : cela n'empêche pas les auteurs anglais de figurer distinctement ce segment sur une *Pranize* (1866, p. 178) ! Pour retrouver le nombre normal des segments, ils sont alors obligés de supposer que deux segments post-maxillipédiques sont soudés au céphalon : « The head has the first (or more probably the first and second) segments of the body fused with it. »

C'est à DOHRN que revient l'honneur d'avoir pour la première fois parfaitement défini la condition aberrante de la segmentation du péréion chez les Gnathiidés : en 1868 déjà, il a découvert le nombre normal de segments chez les *Gnathia* : « my embryological investigations show that all the typical segments are present, as in other Isopoda. » (1868, p. LVI). Dans sa monographie de *Praniza (Anceus) maxillaris* (1) il donne des précisions, et il reconnaît l'existence d'un 8^e segment péréial, représenté chez l'adulte par un simple rudiment : « Hinter diesen 7 Segmenten....

(1) Qui est plus la monographie du genre que celle d'une espèce, un certain nombre d'entre elles ayant servi aux investigations de DOHRN.

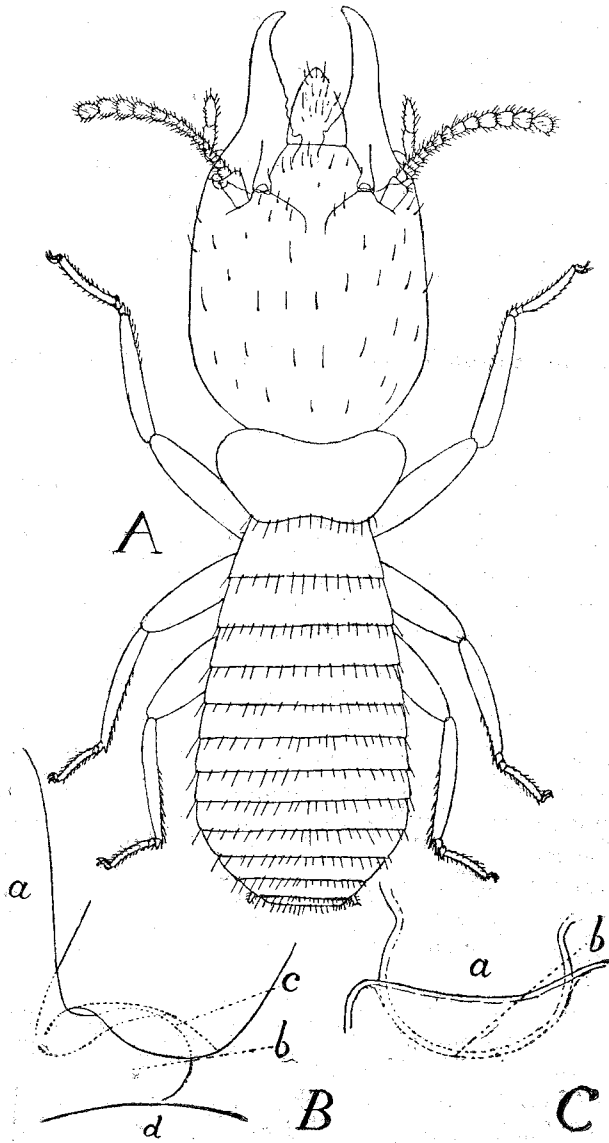


FIG. 16. — *Leucotermes lucifugus* Rossi, soldat.

A. vue dorsale. — B. détail de l'articulation mandibulo-tégumentaire tergale (a, clypeus ; b, condyle céphalique ; c, acétabulum mandibulaire ; d, saillie frontale pré-antennaire) ; C, détail de l'articulation mandibulo-tégumentaire sternale (a, condyle mandibulaire ; b, acétabulum céphalique).

findet sich nun noch ein Segment, das keine Extremität besitzt, oder vielmehr nur eine ganz rudimentäre Andeutung, die vielleicht auch auf eine andere Bildung bezogen werden kann (1). Dies Segment ist homolog mit demjenigen von Cuma und Asellus, welches bei diesen erst nach mehreren Häutungen mit einem Extremitätenpaare versehen wird... Diess letzte Segment des Pereion, das im Embryo ganz deutlich ist, wird so klein bei den Erwachsenen, dass man es leicht übersehen kann. » (1870, p. 68). — Du côté céphalique il y a eu soudure à la tête des deux segments qui suivent les mâchoires, ce qui fait pour l'ensemble du céphalon, puisque l'auteur ne compte pas les yeux comme des appendices, sept segments soudés.

Comme l'a montré CALMAN (1917, p. 512) l'hypothèse de SMITH suivant laquelle la carapace des Eumalacostracés, perdue d'abord par l'ancêtre commun des Syncarides, des Eucarides et des Péracarides, eût été séparément ré-acquise par les Mysidacés et les Eucarides, est « not only improbable, but unnecessary ». Il n'est donc pas invraisemblable de considérer l'ancêtre des Eumalacostracés comme pourvu d'une carapace, laquelle se retrouve chez certains Péracarides et chez les Eucarides.

Cette carapace primitive laissait libres les 8 somites péréiaux et était exclusivement céphalique. On retrouve cette morphologie chez des larves (Stomatopodes, Décapodes), vraisemblablement chez *Nebalia*, et sans aucun doute chez un Mysidacé primitif (2), *Gnathophausia*, si bien étudié et figuré par CALMAN (1917, pp. 503-505, fig. 12).

Tout en conservant le nombre archaïque de segments péréiaux, les Syncarides ne présentent plus la moindre trace de carapace : ce sont, ainsi que l'affirme CALMAN, les seuls Crustacés (3) chez lesquels la carapace est entièrement absente.

Partout ailleurs, chez la majorité des *Mysidacea*, tous les *Cumacea*, *Tanaidacea*, *Isopoda* et *Amphipoda*, il y a au moins un somite péréial (le 1^{er}), soudé au céphalon. A partir du cas primitif (8 segments libres et une carapace développée) deux tendances, pouvant agir isolément, semblent s'être manifestées :

1° Tendence à la réduction de la carapace ;

2° Tendence à la fusion des somites péréiaux antérieurs avec la carapace (4).

Chez les Syncarides la première tendance s'est exercée seule. Chez la

(1) DOHRN songe ici au pénis qu'il suppose représenter la 8^e paire d'appendices péréiaux.

(2) Qui l'est aussi à d'autres titres ; cf. p. 78.

(3) Le cas des Copépodes n'est pas définitivement élucidé.

(4) On pourrait dire aussi : avec le céphalon, dont dépend primitivement la carapace ; il faudrait considérer, même chez les Isopodes et les Amphipodes le complexe céphalon + segment péréial I (maxillipède) comme comprenant un vestige de carapace.

plupart des Mysidacés, la carapace reste très développée, recouvrant généralement tout le péréion mais pouvant se souder à plusieurs segments péréiaux (jusqu'à 3). La carapace des Cumacés est postérieurement raccourcie : elle est soudée aux trois premiers segments péréiaux. Deux seulement de ces derniers (celui du maxillipède et celui du chélipède) sont englobés dans le complexe céphalique : la carapace proprement dite est très réduite, présente sous la forme d'un petit repli latéral (chambre bran-

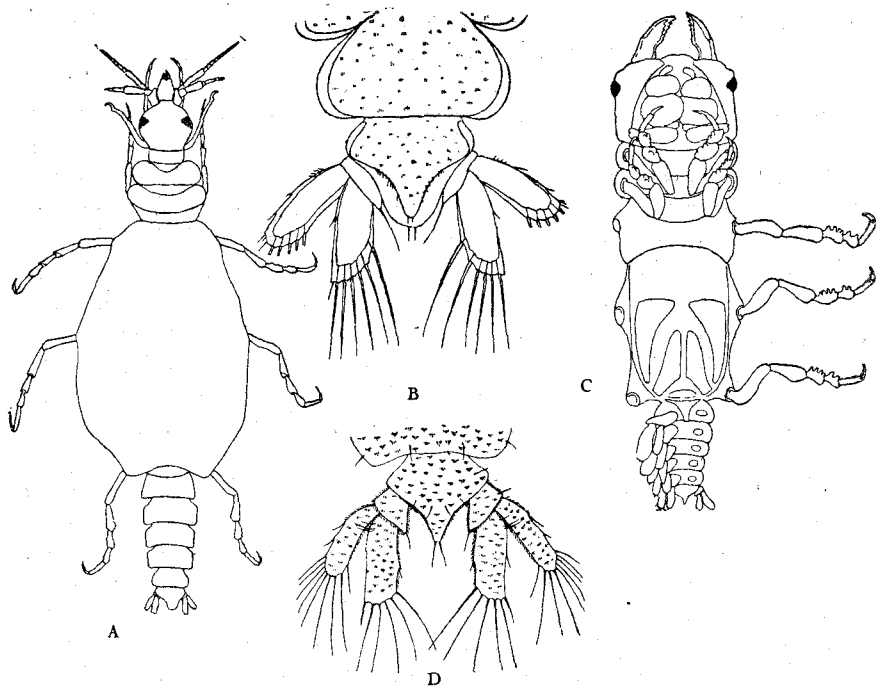


FIG. 17. — *Paragnathia formica*.

A. larve âgée sur le point de se métamorphoser en mâle ; — B, extrémité pléale de cette pranine ;
C, mâle, face sternale ; — D, telson et uropodes du mâle.

chiale où pénètre l'épipodite du maxillipède). Enfin chez les Pércarides les plus évolués (Isopodes et Amphipodes) aucun repli de carapace n'est plus perceptible (au moins chez l'adulte) et on observe le plus souvent un céphalon auquel est soudé le 1^{er} somite péréial seulement. Les exemples d'indication de suture entre le somite du maxillipède et le céphalon sont extrêmement rares : *Bathynomus* (*vide* MILNE-EDWARDS et BOUVIER), *Sphaeromides* et divers Asellidés (*vide* RACOVITZA) en présenteraient des restes.

Il est très vraisemblable que la tendance qui se manifeste chez les Gnathiidés et quelques autres Isopodes (soudure du somite péréial 2 au céphalon) est, dans l'évolution générale des Pécararides, secondaire. Il faut admettre, semble-t-il, que les Isopodes proviennent de formes à carapace, où celle-ci est soudée aux 3 premiers segments péréiaux, ou à deux seulement d'entre eux (Tanaidacea). La perte de toute carapace *apparente* chez les Isopodes s'accompagne de l'individualisation du 2^e somite péréial qui chez les *Gnathiidés* tend de nouveau, néogénétiquement, à l'atrophie.

Le fait que les Gnathiidés descendent d'ancêtres à 2^e segment péréial normal est prouvé par le fait que chez un genre archaïque, *Bathygnathia*, ce segment est encore très apparent quoique déjà réduit. Le fait que, à l'intérieur même des Isopodes, une tendance analogue a pu se produire chez plusieurs types confère à celle-ci une origine distincte et certainement secondaire dans chaque cas.

Les *Serolidae* ont le 2^e segment péréial plus ou moins soudé au céphalon mais — différence essentielle d'avec le cas des *Gnathiidæ* — ce segment s'est nullement atrophié : il conserve une taille normale, comparable à celle des segments suivants, et ses bords pleuraux sont considérablement développés.

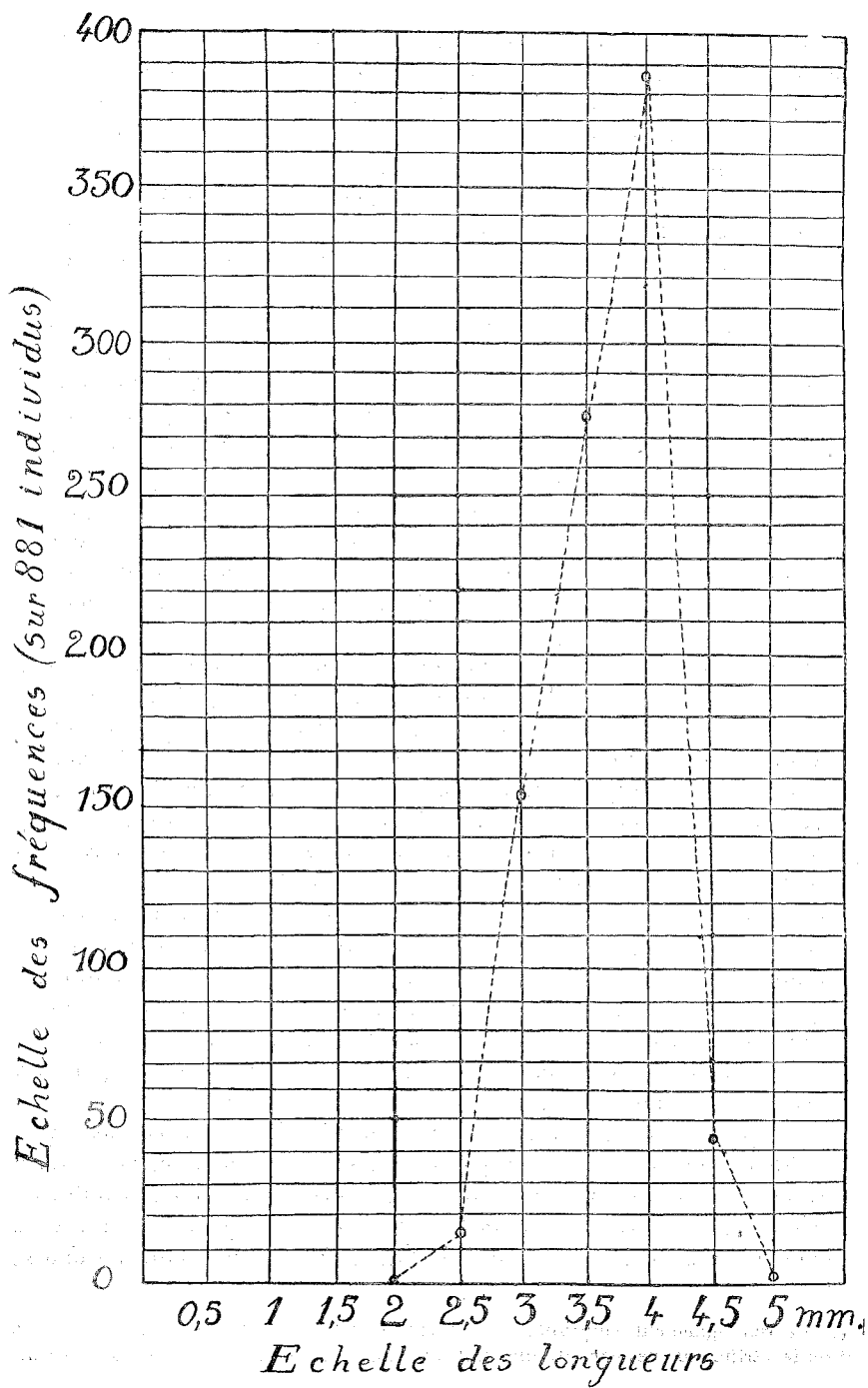
CALMAN ajoute qu'une semblable soudure du 2^e segment péréial existe aussi chez *Stenasellus* (1) et quelques Valvifères (1909, p. 197) : les seuls dans ce cas sont, à ma connaissance, *Astacilla marionensis* BEDDARD, *A. Kerguelensis* VANHÖFFEN, *Neastacilla falklandica* (OHLIN), *N. magellanica* (OHLIN), *Amesopous Richardsonae* STEBBING (1905, pl. XI : la figure d'ensemble de la femelle a cependant 7 somites péréiaux libres).

Dans l'intérieur même du sous-ordre des *Gnathiidæ*, on découvre plusieurs stades dans la réduction du 2^e somite péréial.

Chez *Bathygnathia* ce segment déjà très court, reste bien individualisé tergalement et pleuralement ; en vue latérale la surface pleurale du 2^e somite apparaît sous l'aspect d'une bande continue, à bords parallèles séparant nettement le céphalon du 3^e somite (le 1^{er} somite libre des autres Gnathiidés). A sa partie latérale-sternale le bord se dilate au niveau de l'insertion du pylopede, dilatation qui fut prise plusieurs fois pour un 1^{er} article de cet appendice.

BEDDARD, qui a bien figuré le 2^e somite péréial de son *Anceus bathybius* (= *Bathygnathia bathybia*), n'a pas compris sa signification. Son exemplaire mutilé comprenait seulement 5 segments en arrière de la tête : de ces 5 segments le premier est un 2^e somite et le cinquième un 6^e. Mais croyant avoir au complet les cinq segments libres antérieurs normaux,

(1) Ce renseignement emprunté à la diagnose d'A. DOLLFUS est inexact comme j'ai pu le vérifier sur des échantillons de *Stenasellus Virei* de la collection du Muséum.

FIG. 18. — Variations de taille du mâle de *Paragnathia formica*.

l'auteur doit considérer le 2^e somite comme le 3^e et le 6^e, comme le 7^e RICHARDSON (1909, p. 485) a, la première, correctement énoncé ce caractère important : « All seven segments of thorax free ».

Chez tous les autres *Gnathiidæ* connus, le 2^e somite péréial se présente, chez le mâle, sous la forme d'un sclérite tergal plus ou moins semi-lunaire, intercalé entre le bord postérieur du céphalon et le bord antérieur du 3^e somite péréial. Si cependant on examine cette région de côté on découvrira toujours, outre la partie tergale du 2^e somite, une dilatation pleurale au niveau de l'insertion du pylopode : généralement le bord pleural antérieur du 3^e somite rejoint le bord latéral postérieur du céphalon, ce qui disjoint les deux parties visibles du 2^e somite, apparaissant sous la forme de deux triangles opposés réunis par une ligne joignant leur sommet.

Chez *Paragnathia* il subsiste, même latéralement, un très petit espace entre le céphalon et le 3^e somite, le 2^e étant donc continu en vue latérale (fig. 10). Chez la femelle et la larve jeune, le 2^e segment est visible sous la forme d'une pièce tergale très réduite, en forme de croissant. Les larves qui sont sur le point de se métamorphoser en mâles présentent au contraire une dilatation très particulière de ce segment, qui portera les pylopoies.

La réduction du dernier somite péréial, le 8^e, est constante chez les *Gnathiidæ*. Ce segment apparaît, en vue dorsale, comme logé entre les lobes postérieurs du 7^e segment et ressemble si bien — quoique plus court que ceux-ci — aux pléonites, qu'il a plusieurs fois été compté comme l'un deux, lorsque son exigüité ne l'a pas fait échapper entièrement aux observateurs.

DOHRN le premier, on l'a vu plus haut, a signalé l'évidente homologie de ce 8^e segment sans appendices avec celui chez qui, les Isopodes normaux, reste privé d'appendices quelque temps après l'éclosion, la dernière paire de péréiopodes n'apparaissant qu'après plusieurs mues. STEBBING (1893, p. 335) considère ce phénomène chez les *Gnathiidæ*, comme un « embryonic character ». Il semble bien en effet que l'on ait affaire ici à un simple arrêt de développement : jamais l'embryon ne présente de bourgeons appendiculaires sur ce somite et la réduction du 8^e somite paraît primitive. Les Gnathiidés conservent durant toute leur existence un caractère qui, chez la grande majorité des Isopodes, est temporaire et n'existe que chez les larves nouvellement écloses.

La réduction du dernier somite péréial, et occasionnellement sa privation d'appendices a été séparément acquise par plusieurs genres d'Isopodes, appartenant à des groupes variés. Il est bien probable que chez ces formes adultes il s'agit simplement, non d'une atrophie, mais d'un arrêt permanent de développement, d'une extension (atteignant toute la vie) de la condition temporaire des *pulli stadii tertii* (fig. 15) ou des larves épicaridiennes.

Ici encore, comme pour la soudure du 2^e somite péreial au complexe céphalique, le cas des *Serolidæ* n'est pas sans analogie superficielle avec celui des *Gnathiidæ*. Les *Serolis* ont toujours en effet un dernier somite péreial très réduit, non muni de prolongements « épimériens » : les appendices de ce segment sont cependant présents, mais beaucoup moins développés que les périopodes 1-6.

Les *Anthuridæ* présentent plusieurs cas encore plus comparables à celui des *Gnathiidés*, en ce que le 8^e somite péreial est non seulement réduit mais privé d'appendices : *Cruregens fontanus* CHILTON, trouvé dans un puits d'eau douce à Eyreton, Nouvelle-Zélande, *Colanthura tenuis* RICHARDS., des Bermudes), *Hyssura producta* NORM. et STEB. et *H. profunda* BRND. sont dans ce cas.

D. Les tagmas : céphalon — péreion — pléon.

I. — LE CÉPHALON DU MÂLE.

La tête est extrêmement différente chez le mâle et la femelle ou la larve. Le céphalon du mâle est une vaste capsule généralement quadrangulaire, parfois orbiculaire, d'une taille démesurée, par rapport au corps. Le mâle de *Gnathia* est de tous les Crustacés (1) celui dont le céphalon (auquel est joint ici le somite du maxillipède) est proportionnellement le plus volumineux.

Le seul équivalent d'une tête semblable est celle de certains Insectes, et il faut considérer que par sa taille, sa forme, la disposition frontale des mandibules, le céphalon des *Gnathia* mâles est beaucoup plus voisin de celui de certains Hexapodes (*Coleoptera* p. p., *Corrodentia* p. p.) que de celui d'aucun Isopode actuel (2).

La morphologie du céphalon est dominée par un facteur principal, que WAGNER avait déjà su mettre en lumière : le grand développement des mandibules transformées en forceps puissants et dont le fonctionnement exige la présence de volumineux faisceaux musculaires.

La tête des *Gnathia* mâles s'est transformée, à partir de la tête normale de l'ancêtre des Isopodes, par un processus analogue, et parallèle, à celui qui, à partir de la tête normale des Hexapodes, a donné lieu à la formation du vaste céphalon quadrangulaire des *Scarites*, des *Lucanus* mâles ou des soldats de termites.

(1) Si l'on met à part le cas des Cirripèdes Pédonculés chez lesquels il faut sans conteste considérer le pédoncule comme morphologiquement céphalique.

(2) Voir pp. 639 et sqq. quelques remarques sur le cas des *Urdaidæ*, Isopodes fossiles jurassiques.

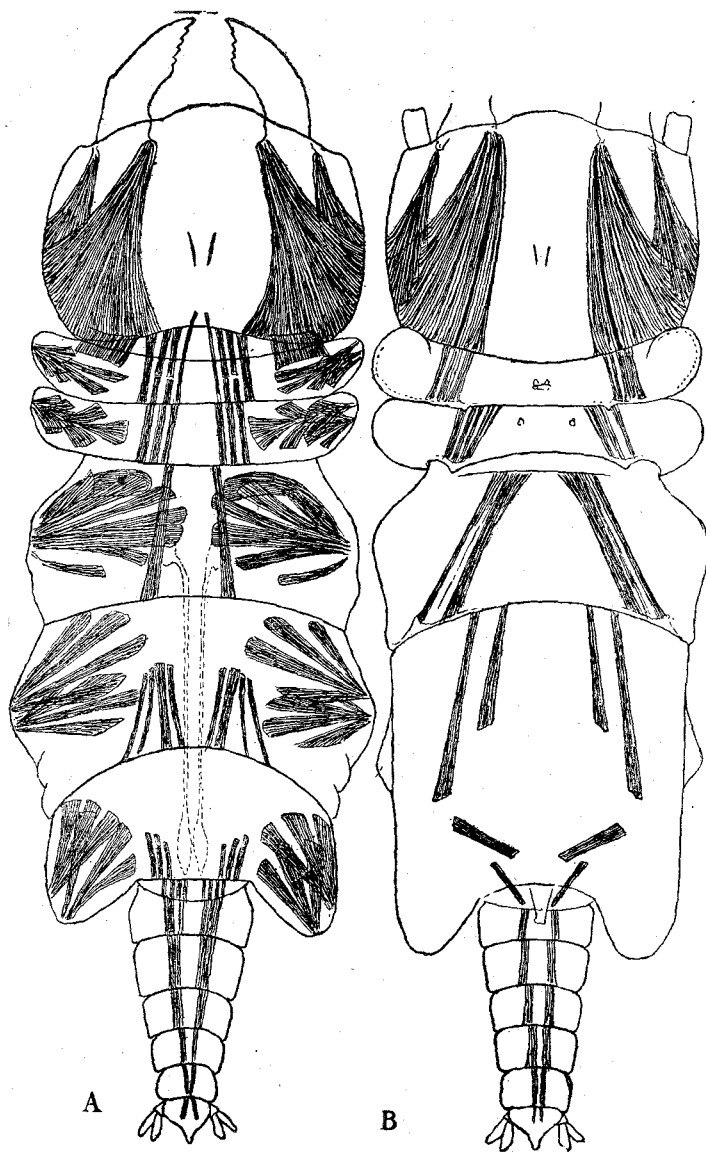


FIG. 19. — *Paragnathia formica* ♂ : Musculature somatique.
 A, aspect dorsal ; B, aspect sternal (les muscles basilaires des péréiopodes
 non figurés).

J'ai insisté déjà sur la signification biologique de cette morphologie : il est utile cependant de répéter que des ressemblances générales dans la disposition des segments du corps et la morphologie de la tête n'impliquent aucunement une identité éthologique chez les différents groupes en question et que ce sont des fonctions variées qui ont pu amener une convergence aussi remarquable.

Un autre élément très important dans la tête des *Gnathia* mâles est la cavité sternale plus ou moins rhomboïdale-triangulaire qui renferme les maxillipèdes et est protégée par les vantaux des pylopoies (fig. 21). Normalement — et, on peut le dire avec certitude, primitivement — la fosse infra-céphalique se terminait en avant brusquement, au niveau d'un bord frontal transverse ; les crêtes latérales de la fosse aboutissaient simplement aux processus fronto-latéraux inférieurs, cas qui existe encore chez un grand nombre d'espèces. Ailleurs le bord fronto-médian, au lieu de rester transverse, décrit une légère convexité antérieure : cette partie médiane saillante et arrondie présente une voussure tergale déjà nette. C'est le début de la formation d'une prolongation antérieure de la fosse infra-céphalique en un organe particulier qui tend à former une gouttière de plus en plus allongée et de plus en plus étroite et à laquelle convient seul le nom de « siphon ». Chez *Paragnathia*, dont le front est presque encore transverse, quoique déjà privé des processus primitifs, cette tendance est à peine indiquée. Elle l'est bien davantage chez les *Gnathia* de la section « producta » et atteint un maximum chez *Bathygnathia* auquel les auteurs attribuent sans exception un « rostre ». Ce terme est parfaitement impropre, le rostre étant par définition une structure pleine, plus ou moins spiniforme, le plus souvent très réduite chez les Pécacarides (excl. *Mysidacea*). Chez *Bathygnathia* il s'agit de la constitution d'un appareil nouveau, formé aux dépens d'une partie étendue du bord frontal par sa prolongation antérieure et un repliement caractéristique en gouttière. Il n'est nullement certain qu'un vrai rostre existe chez aucun Gnathiidé, à moins que le processus fronto-médian des formes à front transverse ne représente un rostre ; de plus j'ai des raisons de croire que ce processus médian ne participe pas à la formation du lobe frontal des *Gnathia* de la section « producta » et partant de la gouttière de *Bathygnathia*, que je crois utile de qualifier de « pseudo-rostre », terme qui a l'avantage de rappeler une morphologie exceptionnelle joint à celui de ne préjuger en rien de sa signification réelle.

L'étude détaillée du céphalon du mâle de *Paragnathia* permettra quelques remarques importantes.

Le céphalon, robuste capsule à téguments très calcifiés, a, en plan, la forme approximative d'un rectangle, un peu plus large que long. Sa face ventrale est occupée par une vaste cavité rhomboïdale, la fosse infra-céphalique, limitée latéralement par deux carènes qui, en conver-

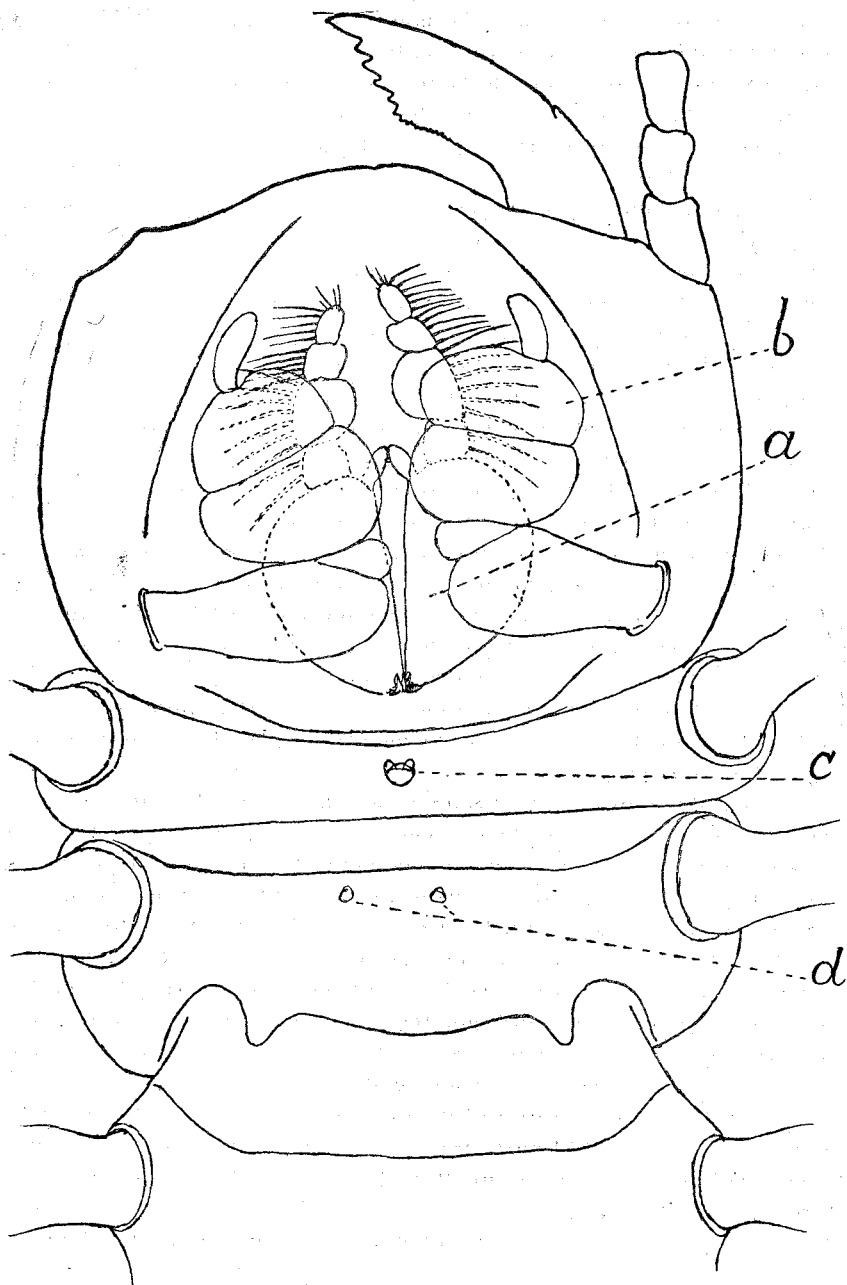


FIG. 20. — *Paragnathia formica* ♂, région antérieure du corps, face sternale : a, maxillipède ; b, pylopode ; c, organe sternal du somite I (3) ; d, organes sternaux du somite II (4).

geant vers le bord frontal, la rétrécissent. Si l'on enlève les pylopoies et les maxillipèdes on peut observer à la face ventrale du céphalon :

a) Aux angles postérieurs de la tête, et par conséquent très écartés, les anneaux chitineux coxaux (avec leur apophyse) des pylopoies ;

b) Légèrement plus en arrière, mais contigus, sur la ligne médiane, les insertions des maxillipèdes ;

c) Un groupe médian d'organes, comprenant la bouche. Celle-ci est un très petit orifice, en forme d'étrier (diam. : c. 0,035 mm.). Entre la bouche et l'insertion des maxillipèdes se trouve une région en saillie munie d'une carène médiane longitudinale : c'est à l'extrémité antérieure de cette région que s'insèrent les appendices que j'ai considérés comme maxillaires. Légèrement en avant de la bouche on distingue deux petits orifices réniformes ; j'ignore leur signification, mais je ne crois pas cependant qu'il s'agisse du débouché des glandes maxillaires. Deux faisceaux musculaires grêles convergent sur la ligne médiane pour venir s'insérer derrière la bouche. Enfin il faut noter deux aires, de forme ovale très allongée, parfois bien visibles dans la zone pré-buccale.

On constate en vue dorsale que, à partir d'une région occipitale très haute et saillante, le céphalon diminue brusquement d'épaisseur vers l'avant et tout particulièrement sur la ligne médiane où s'indique une gouttière allongée, creusée entre deux zones latérales bombées. Cette gouttière semble constante (avec des variations dans sa profondeur) chez tous les Gnathiidés (excl. *Thaumastognathia*) et il est infiniment vraisemblable qu'elle est due partout à la même étrange disposition anatomique que chez *Paragnathia*.

L'examen de coupes transversales sériées révèle en effet un caractère si surprenant que je le crois unique chez les Arthropodes, la soudure l'un à l'autre du tégument tergal et du tégument sternal. Une coupe transversale de la région occipitale, rencontrant les centres nerveux, montrera un bord tergal convexe et un bord sternal circonscrivant la fosse infra-céphalique. Une coupe transversale passant en avant de la bouche montrera simplement trois tubes accolés, deux latéraux énormes, ovalaires, remplis par les muscles mandibulaires et un médian, minuscule, perdu dans l'isthme plein qui sépare les canaux latéraux. L'ensemble aura la forme d'un 8 couché, la fosse infra-céphalique ayant ici un homologue symétrique, la gouttière supra-céphalique. Peu avant le bord frontal, la communication se rétablit entre les compartiments latéraux du céphalon et l'aorte céphalique, qui occupait la lumière du tube médian (1), se bifurque (fig. 68).

Comment interpréter cette morphologie pour le moins inusitée? Je

(1) Et probablement grâce à laquelle ce tube existe.

crois qu'il faut, pour l'expliquer, insister d'abord sur la position de l'orifice buccal.

Par rapport à un Aselle ou une Idotée, le Gnathiidé adulte est un « plagiostome ». Or, chez celui-ci, la position typique de la bouche comme celle des centres nerveux n'a pas varié. Ce n'est pas la bouche qui a reculé, c'est le bord frontal qui s'est éloigné d'elle, en corrélation immédiate avec l'augmentation de taille des mandibules, leur changement de position et le développement de leurs muscles. L'allongement de ces derniers sous forme de deux colonnes massives isolées, latérales, parallèles à l'axe longitudinal de l'animal a entraîné un étirement de la partie située entre la

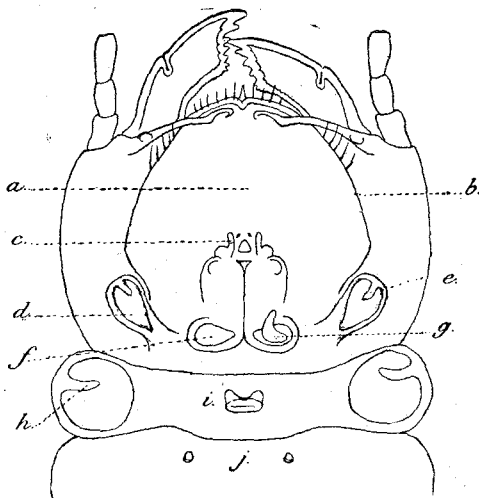


FIG. 21 — *Paragnathia formica* ♂, région antérieure, face sternale.
 a, fosse infra-céphalique; b, carène marginale limitant la fosse; c, maxilles; d, point d'insertion du pylopode; e, apophyse coxale; f, point d'insertion du maxillipède; g, coxopodite du maxillipède; h, apophyse coxale du premier péréiopode; i, organe sternal du somite I (3); j, organes sternaux du somite II (4).

bouche et les yeux; dans cette région nouvelle les parties latérales seules abritaient des organes (muscles); la zone médiane ne contenait qu'une artère, aussi son tégument tergal s'est-il affaissé peu à peu jusqu'à venir se souder au tégument sternal (le plafond de la fosse infra-céphalique); n'eût été la présence d'une aorte, c'est un cordon chitineux plein (et non un tube) qui se serait constitué sur la ligne médiane de la région néoformée du céphalon.

J'ai signalé plus haut la frappante analogie de forme qui existe entre le céphalon du *Gnathia* et celui d'un *Scarites* par exemple: le « processus analogue » mentionné ne réside que dans le développement des muscles

mandibulaires. En réalité le facteur similaire a produit des résultats très différents (anatomiquement) malgré l'indéniable ressemblance superficielle. Alors en effet que la cavité crânienne primaire, contenant la bouche et le cerveau, reste chez *Gnathia* en place et se trouve par là actuellement occipitale, la bouche du *Scarites* a accompagné le bord frontal dans son report en avant ; le cerveau est resté voisin des yeux et des antennes (1). Au lieu que la zone d'éirement se trouve entre la bouche et les yeux (*Gnathia*), elle est ici placée entre la bouche et l'occiput, les mandibules ayant été accompagnées ici non seulement des yeux et des antennes (*Gnathia*) mais de la bouche et des autres pièces buccales (2).

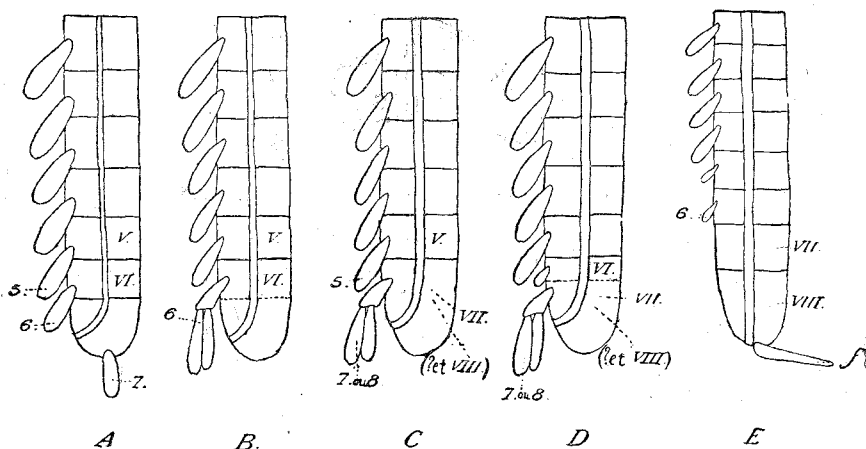


FIG. 22. — Schéma de la segmentation du pléon chez les Malacostracés.

A. Embryon de *Ligia*. — B. Malacostracé (conception usuelle). — C. Malacostracé (conception de TSCHETWERIKOFF). — D. *Limnoria antarctica* (conception de TSCHETWERIKOFF). — E. *Nebalia*.

Bien entendu la cavité crânienne du *Scarites* est normale, d'un seul tenant, comme on devait le prévoir, puisqu'entre les faisceaux musculaires de la mandibule existe toute une série d'organes (pharynx, œsophage, cerveau).

II. — LE CÉPHALON DE LA PRANIZE.

Un simple examen superficiel d'une larve de Gnathiidé fait constater dans le céphalon trois caractères principaux :

(1) Il faut se souvenir que cette bouche est fonctionnelle chez l'Insecte mais pas chez le *Gnathia*.

(2) Également chez le Terme soldat où le cerveau est frontal, séparé du ganglion prothoracique par deux très longs connectifs. (Cf. LESPÈS, recherches sur l'organisation et les mœurs du Terme lucifuge, *Ann. Sc. Nat. Zool.* (5), 1856, pl. VII, fig. 37).

a) la très grande liberté de la tête par rapport au péréion (ou, ce qui revient au même, la très faible extension de la surface suivant laquelle s'opère leur jonction), b) la taille énorme des yeux qui occupent à peu près toute la longueur des bords latéraux très convexes, et c) la présence d'un appareil buccal suceur, comprenant un certain nombre de stylets, et enfermé dans l'étui dorsal d'un épistome de forme particulière.

La forme du céphalon est, à très peu près, exactement la même chez toutes les pranizes connues jusqu'ici : la capsule crânienne est assez arrondie, transversalement allongée et présente en avant un court lobe frontal tronqué entre les échancrures antennaires, des bords latéraux

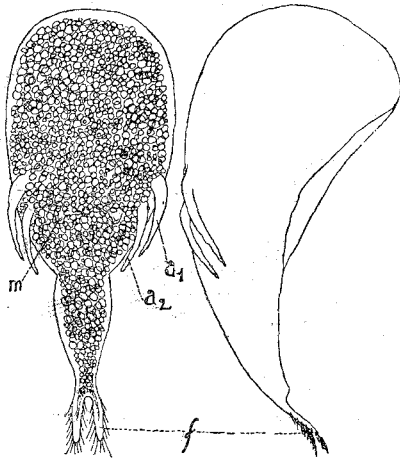


FIG. 23. — *Neomysis vulgaris*, embryon à furca développée.

(oculaires) le plus souvent très convexes, rarement sub-rectilignes, et un bord postérieur sensiblement transverse. Entre ce bord et l'anterieur du premier somite libre on aperçoit un sclérite très court qui appartient au deuxième péréial, celui du gnathopode.

Dans l'étude morphologique du céphalon on remarque un certain nombre de caractères en rapport avec la présence de pièces buccales suceuses ; c'est ainsi que l'on observe, entre l'anatomie céphalique de la pranize et celle d'un Isopode normal, broyeur, des différences de même ordre que celles qui distinguent du céphalon d'un carabique celui d'un Rhynchote.

L'alimentation par succion a en effet pour condition, non seulement l'existence des appendices buccaux nécessaires à l'établissement et à l'entretien d'une perforation, et à une canalisation des liquides, de la

plaie à la bouche, puis tout le complexe des pièces chitineuses, de trabécules et de muscles assurant le jeu des stylets perforants, mais encore les appareils internes de l'aspiration (pompe pharyngienne, etc.)

L'examen d'une tête de pranzite traitée par la potasse révèle l'existence d'un endosquelette très complexe (fig. 30), occupant l'intérieur du crâne, et formé d'éléments hétérologues dont il n'est pas toujours possible de préciser l'origine : les pièces endocrâniennes peuvent en effet appartenir :

a) à la base, plus ou moins prolongée, d'appendices (mérôme appendiculaire);

b) à la paroi stomodéale du tube digestif (mérôme digestif);

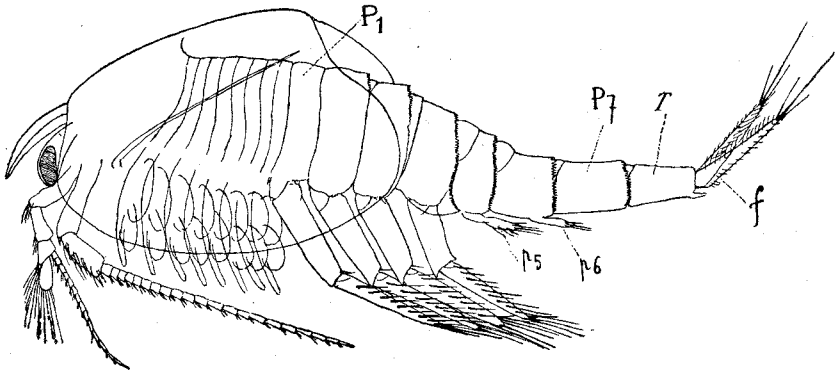


FIG. 24. — *Nebalia bipes*.

Les lettres (P, pléonites; p, pléopodes; T, telson; f, furca) comme dans l'hypothèse exposée page 72.

c) à des structures internes libres (apodèmes, tentorium, etc.) qui ont probablement pour origine des invaginations ectodermiques et appartiendraient en ce cas au mérôme tégumentaire.

Comme chez les Insectes (1), on observe à la partie postérieure du crâne une lame chitineuse transversale, le tentorium.

Situé entre le pharynx et la glande maxillaire, cet appareil est allongé dans le sens transversal. Il n'est d'ailleurs pas plan, étant relevé d'arrière en avant et de l'intérieur vers l'extérieur. Sur la ligne médiane il est court et présente deux sinus, antérieur et postérieur. Le contour antérieur de l'organe à partir du sinus médian est d'abord rectiligne puis s'infléchit pour rester ensuite de nouveau rectiligne jusqu'à l'extrémité latérale du tentorium qui présente une expansion dirigée en avant; au point d'infléchissement du contour antérieur s'insère la trabécule postérieure; un

(1) Ce qui ne signifie nullement que ces structures soient homologues. L'anatomie du crâne des Péricarides est entièrement à faire et mériterait une étude comparative.

peu en dehors de celle-ci prend naissance la tige du tendon du protracteur tentorial. Le contour postérieur, à partir du sinus médian, décrit une convexité, puis un sinus latéral dont le fond est bordé par une côte, enfin une large convexité qui rejoint à l'extrémité le processus antérieur et circonscrit une région latérale, aliforme du tentorium.

Le tentorium, isolé dans la cavité crânienne, n'est nulle part en rap-

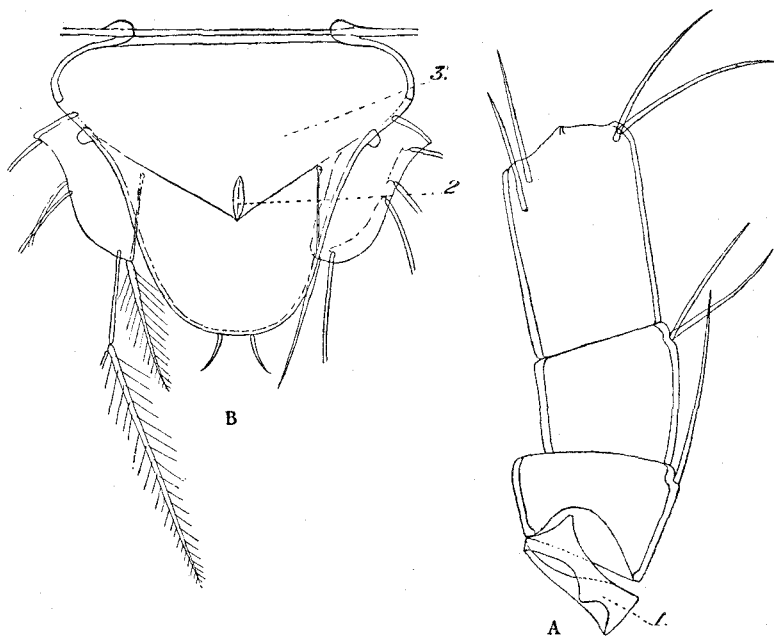


FIG. 25. — *Paragnathia formica*, larve.

A. Base de l'antenne (1 = article basilaire). — B. Telson et partie proximale des uropodes, face sternale (2 = anus, 3 = plaque chitineuse sub-telsonique).

port direct avec le tégument : des muscles le joignent à celui-ci et au pharynx (lui-même d'ailleurs ectodermique). Il ne semble pas que les muscles pharyngo-tentoriaux et tentorio-tégumentaires puissent fonctionner simultanément, le jeu des premiers nécessitant l'immobilité du tentorium, et celui des seconds mettant précisément cet organe en mouvement. Il y aurait donc une cause anatomique au fait que pendant le stade parasite la succion et la perforation ne sont pas *simultanées* mais *alternent*.

Unissant le tentorium à la base des maxillules on trouve trois pièces s'articulant entre elles et transmettant aux stylets le mouvement imprimé au tentorium par ses puissants protracteurs.

a) La trabécule postérieure, très apparente, est allongée, grêle, légèrement dilatée à son extrémité tentoriale, et davantage à son extrémité antérieure; celle-ci s'articule avec l'extrémité postérieure de la trabécule antéro-interne par une charnière complexe, transverse, à laquelle la trabécule antéro-interne fournit l'acétabulum et la trabécule postérieure le condyle. L'extrémité postérieure semble soudée plutôt qu'articulée avec le tentorium.

b) La trabécule antéro-interne est courte, grêle, rectiligne et se termine antérieurement sous le bec de la trabécule antéro-externe par une sorte de repliement, ou bec parallèle à celui de la trabécule antéro-externe.

c) La trabécule antéro-externe n'est pas, comme les deux précédentes, allongée parallèlement ou presque à l'axe longitudinal du céphalon mais obliquement, de dehors en dedans. Elle se présente sous la forme d'une partie principale assez large, un peu retrécie en avant et d'un bec aminci, légèrement *incurvé* vers l'avant et faisant avec la partie principale un angle légèrement obtus, presque droit. C'est sur ce bec que s'articule la base de la maxillule.

Certains détails observés semblent indiquer que les trabécules antérieures, interne et externe, font partie, sinon d'une même pièce, du moins d'un ensemble commun, qu'elles se meuvent en bloc et ne sont pas mobiles l'une par rapport à l'autre. En tous cas les deux seules articulations importantes entre le tentorium et les maxillules sont : 1° celle qui unit la trabécule postérieure à l'antéro-interne, et 2° celle qui unit le bec de l'antéro-externe à la base de l'appendice.

Il existe, entre la trabécule antéro-externe et l'angle frontal, supra-oculaire, du céphalon, un groupe de pièces en rapport évident avec les prolongements basilaires de la mandibule et comprenant :

a) Une pièce en haltère, transverse, paraissant unir la trabécule antéro-externe à la pièce en archet;

b) Une pièce en archet, longitudinale, rectiligne et inerme à son bord externe, légèrement convexe et obscurément crénelée à son bord interne;

c) Une pièce intermédiaire paraissant, comme la pièce en haltère, en rapport avec l'extrémité postérieure de la pièce en archet;

d) Une pièce en marteau de forme très particulière comprenant un corps transverse et deux processus grêles, un latéral, transverse, et un antérieur, oblique, plus développé. C'est semble-t-il, la pièce en marteau qui entre en relation par son corps et son processus antérieur, avec la partie basilaire profonde des mandibules.

Quoi qu'il soit impossible d'observer sur le vivant le jeu de cette série de pièces, je considère comme vraisemblable l'attribution à leur action des mouvements de divarication des mandibules (auxquelles d'ailleurs je ne connais pas de muscles propres).

Peut-être faut-il admettre que le mouvement latéral (d'une amplitude d'ailleurs extrêmement faible) des mandibules, et le choc maxillaire sont transmis tous deux aux appendices par la trabécule postérieure; ils seraient simultanés, l'écartement des lèvres de la plaie par les mandi-

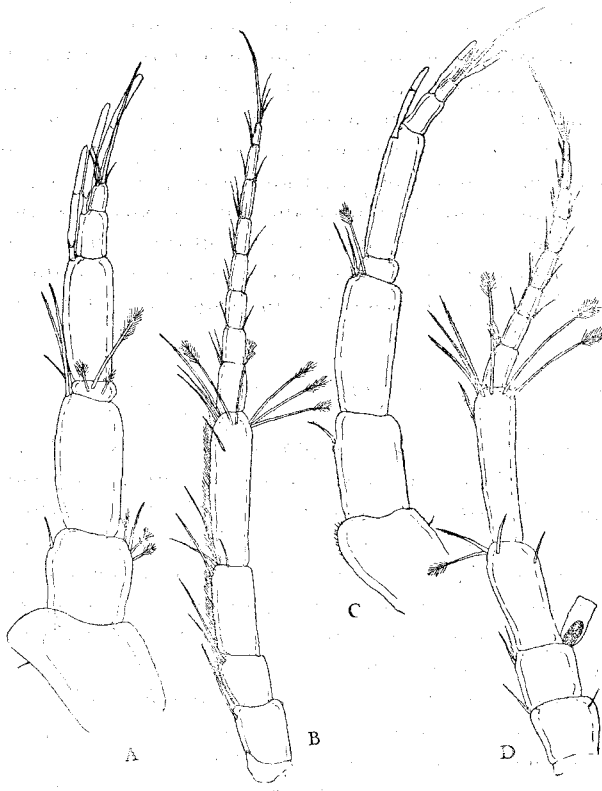


FIG. 26. — *Paragnathia formica*.

A, antennule, larve. — B, antenne, larve. — C, antennule, ♀. — D, antenne, ♀.

bules s'opérant au moment où les stylets vont frapper. Quant au mode précis de transmission du mouvement mandibulaire et au jeu des leviers qui réuniraient (dans la présente hypothèse) la trabécule antéro-externe à la mandibule, il n'est pas possible de le déterminer, ni même de l'imaginer pour le moment.

Le céphalon renferme un nombre assez considérable de muscles. Il faut citer parmi les principaux, outre les faisceaux intrinsèques du pharynx (cf. p. 180), les paires suivantes :

1. *Pharyngo-tégumentaires* (antéro-dorsale, antéro-ventrale, postéro-dorsale) ;
2. *Pharyngo-tentoriale* ;
3. *Maxillipédo-tégumentaires* (deux paires insérées à la partie postéro-dorsale du crâne) ;
4. *Maxillipédo-tentoriale* ;
5. *Tentorio-tégumentaire* (protracteurs du tentorium).

Cette dernière paire présente une importance toute spéciale en ce qu'elle assure, par l'intermédiaire du tentorium, la mobilité des trabécules et, partant, des maxillules. Ce muscle qui s'insère en avant au fond frontal, sur l'angle externe de l'échancrure antennaire, traverse le céphalon (sensiblement parallèle à son axe longitudinal) et par un long tendon (1) rejoint le bord antérieur du tentorium dans sa partie latérale, entre la trabécule postérieure et la région latérale, aliforme. On conçoit dès lors comment la contraction de ce faisceau entraîne le tentorium en avant et pousse par là, dans le même sens, les trabécules et le stylet maxillulaire.

III. — LE CÉPHALON DE LA FEMELLE.

La tête de la femelle est une simplification de celle de la pranize. Les bords latéraux en sont convexes et elle se prolonge en avant par une partie conique, à extrémité tronquée (2). On observe, sur une coupe sagittale, que la partie postérieure du céphalon (contenant les centres nerveux) est beaucoup plus élevée que le prolongement antérieur dont elle est séparée par un sillon net. Les téguments céphaliques sont opaques et résistants ; la face ventrale du processus frontal est parcourue par des stries transversales nombreuses.

Il n'existe pas de fosse infra-céphalique comparable à celle du mâle (de même qu'il n'y a pas de maxillipède développé). L'anatomie interne du crâne est simple car on n'y trouve plus trace du complexe de trabécules et de muscles qui encomrait celui de la pranize.

IV. — LE PÉRÉION DU MÂLE.

Sauf chez le très aberrant *Thaumastognathia diceros* le péréion des mâles se compose toujours — on l'a vu plus haut — de deux groupes de somites, un groupe antérieur très court formé de deux somites subsemblables et un groupe postérieur beaucoup plus développé, homologue de

(1) Que l'on peut, si on le préfère, considérer comme une apophyse grêle et linéaire du tentorium.

(2) On observe sur cet apex deux pores de signification énigmatique.

la dilatation périale pranizienne et portant les trois dernières paires de péréiopodes.

Alors que les segments du groupe antérieur et le premier segment du groupe postérieur sont typiques et formés d'un anneau chitineux complet, les deux derniers somites postérieurs, qui par leur face tergale sont le

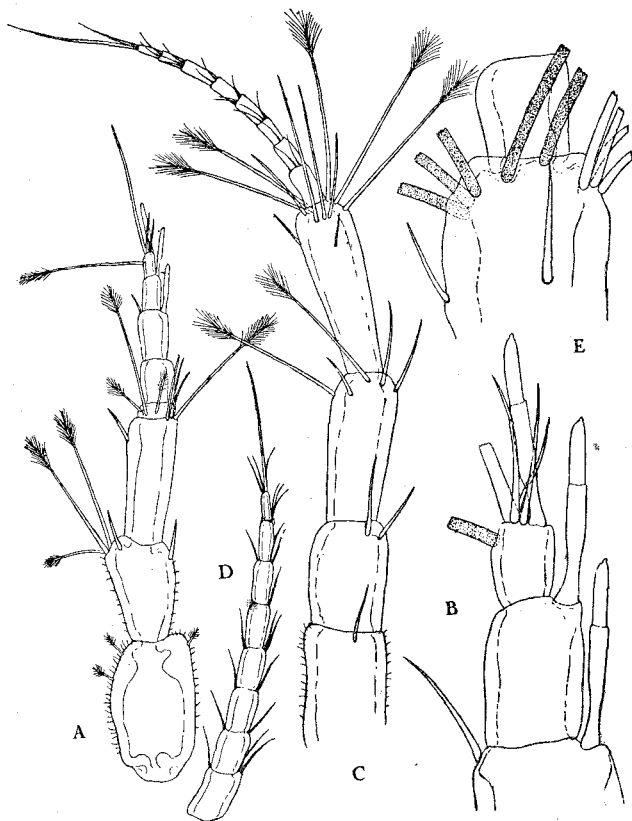


FIG. 27. — *Paragnathia formica* ♂.

A, antennule. — B, extrémité de celle-ci. — C, antenne. — D, flagellum de celle-ci. E, extrémité distale du dernier article pédonculaire.

plus souvent parfaitement segmentés, sont à leur face sternale confluent.

Après la description du péréion de *Paragnathia* je présenterai quelques observations sur les autres genres.

Les deux segments antérieurs (typiquement les 3^e et 4^e péréionites) sont à peu près semblables, très courts, en forme de rectangle transverse

allongé, à bords latéraux sub-parallèles, à peine convexes. Leur largeur étant celle du céphalon, ils forment avec celui-ci un rectangle. Le premier somite libre est légèrement plus court que le suivant : leur somme est contenue environ quatre fois dans la longueur du groupe postérieur.

Examinés par la face ventrale, ces segments présentent des sternums normaux sur lesquels on remarque plusieurs organes énigmatiques. Sur la ligne médiane du premier, on observe un petit appendice membraneux et bilobé : je crois avoir distingué au sommet de ces lobes plusieurs tubes saillants et il ne me semble pas invraisemblable qu'il s'agisse du débouché d'une des glandes en rosettes qui reposent sur le sternum.

Sur le segment suivant, un organe d'apparence identique existe mais au lieu d'un bouton saillant bilobé il en existe deux, un de chaque côté de la ligne médiane (1).

Les segments du groupe postérieur sont inégaux, chacun d'eux étant plus long que le précédent. Leurs bords latéraux sont fortement dilatés au niveau des aires coxales : celles du dernier somite se prolongent même vers l'arrière jusqu'à la partie médiane du premier pléonite. Le tergum du somite IV (6) est divisé longitudinalement par un sulcus médian à bords parallèles, cas excessivement répandu chez les Gnathiidés.

La partie ventrale de la division postérieure du péréion montre que le somite III (5) possède un sternum complet, échancré d'ailleurs sur ses deux bords (biconcave), alors que les somites IV-V (6-7) en sont privés. Toute leur surface ventrale est occupée par une peau mince sur laquelle

se dessinent deux paires d'épaississements : il y a une paire de plaques antérieures, latérales, en triangle courbe très allongé et une paire postérieure médiane, allongée, à bord interne rectiligne. La signification

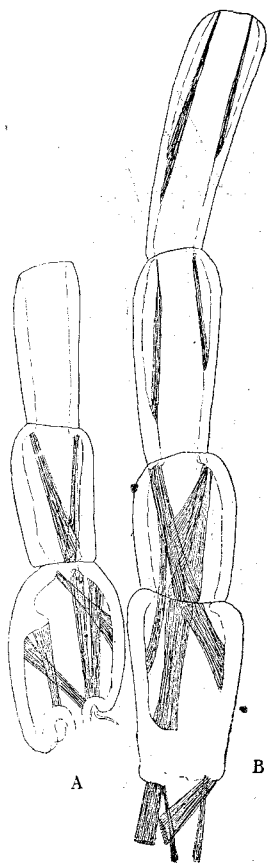


FIG. 28. — *Paragnathia formica* ♂, musculature antennulaire (A) et antennaire (B).

(1) Le diamètre de l'orifice faisant communiquer le bouton avec la cavité du corps est pour l'organe impair 0,07 mm. et pour chacun des organes pairs 0,03 mm.

de ces plaques ne semble pas possible à déterminer : je les considérerai volontiers comme sans rapports avec les sclérites tégumentaires normaux, simples néoformations venant consolider la paroi sternale devenue membraneuse par la disparition totale des pièces dures de son tégument (fig. 41 A).

La musculature péréiale propre se compose de faisceaux longitudinaux insérés, lorsqu'ils se fixent à la limite de deux somites, sur de puissantes apodèmes. L'ensemble de cette musculature est très faible, les faisceaux n'étant relativement nombreux que dans la division péréiale antérieure, seule vraiment mobile, avec le céphalon (fig. 19). Aucun Gnathiidé connu ne peut s'enrouler à la manière des Sphéromes ou des Cloportes.

La disposition générale des somites péréiaux présente suivant les genres et les espèces d'importantes variations ; les principales sont les suivantes :

1° Absence de division des somites en un groupe antérieur et un postérieur et partant de « taille » (*Thaumastognathia diceros*) ;

2° Réduction sur la ligne médio-dorsale du somite IV (6) pouvant aller jusqu'à permettre le contact des somites III (5) et V (7). (*Gnathia spongicola, disjuncta*) ;

3° Oblitération des sutures tergaux des somites de la division péréiale postérieure.

V. — LE PÉRIÉON DE LA PRANIZE.

Chez la pranize, à tous les stades, la division antérieure du périéon comprend deux segments subsemblables : le somite II (4) présente une suture épimérienne rectiligne parfaitement nette que le segment I (3) ne possède pas (1).

La division postérieure forme chez la larve parasite l'immense réservoir ovoïde qui paraît à lui seul former tout le corps, le pléon en arrière et, en avant, le céphalon et les segments I-II semblant surajoutés. On ne peut à ce stade reconnaître son origine qu'à la présence des trois paires de périéopodes qu'elle porte : aucune plaque chitineuse ne subsiste, le tégument étant partout une membrane très mince et translucide. Chez d'autres pranizes que celle de *Paragnathia* on distingue cependant même chez la larve âgée, le tergum du somite III et celui du somite V restés visibles ; celui du somite IV ne l'est jamais.

Si l'on s'adresse au *pullus* nouvellement éclos on distingue parfaitement les segments en vue dorsale, alors que le tégument sternal n'est pas segmenté. Sur le passage du périéon segmenté de la larve jeune à la dilatation homogène de la larve parasite je présente ailleurs (p. 239) quelques observations : en réalité la disposition présente chez la pranize dilatée

(1) A la face sternale du somite I on observe deux boutons très semblables à ceux du somite II du mâle.

existe parfaitement chez le *pullus*. Chez celui-ci, si les aires coxales sont contiguës, les pièces tergaux des somites ne le sont pas ; le sclérite tergal des péronites III et V est assez vaste, et rectangulaire; celui du péronite II au contraire est petit et ovalaire, isolé dans la zone membraneuse séparant les sclérites III et V.

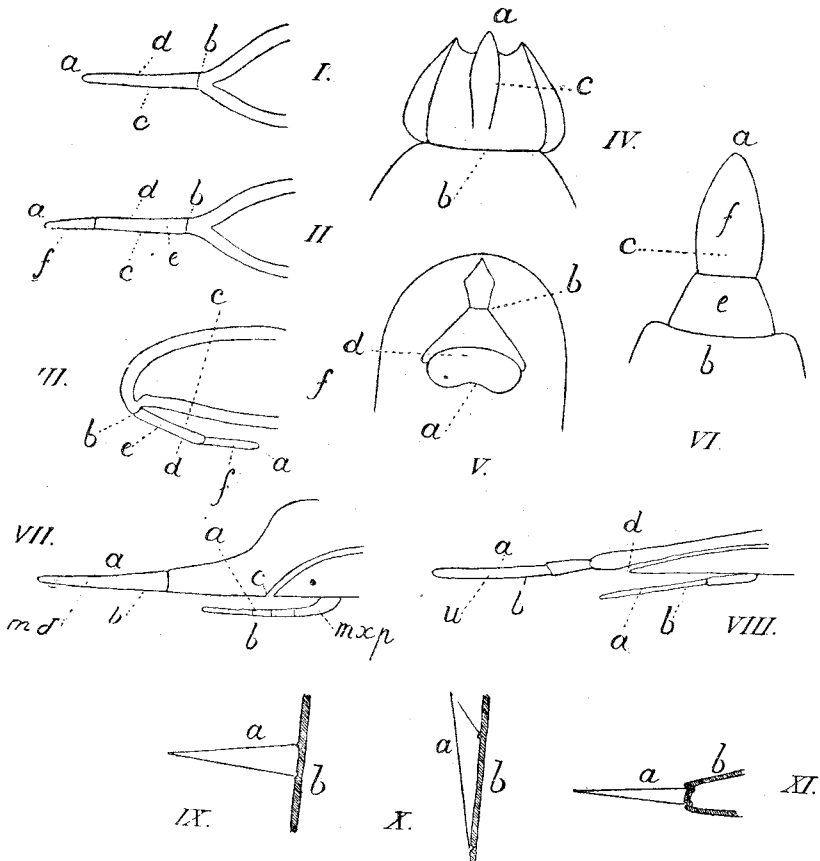


FIG. 29. — Schémas de l'orientation du *labrum*, des mandibules et des uropodes chez divers Arthropodes.

I. Labre de prarize, coupe sagittale. — II. Labre de soldat de *Leucotermes*, *id.* — III. Labre de Cirolanid, *id.* — IV. Labre de prarize, vue sternale. — V. Labre de Cirolanid, vue « sternale ». — VI. Labre de soldat de *Leucotermes*, vue sternale. (*a*, extrémité distale; *b*, articulation labro-frontale; *c*, face sternale du labre; *d*, face tergale; *e*, division proximale du labre; *f*, division distale). — VII. Bord frontal et mandibule d'un Gnathiid ♂. — VIII. Bord telsonique postérieur de Gnathiid. — (*a*, face antérieure de l'appendice (*md*, *mxp*) ou postérieure (*pl*, *ur*.); *b*, face postérieure (*md*, *mxp*) ou antérieure (*pl*, *ur*); *c*, bouche; *d*, anus). — IX. Orientation de la mandibule (coupe sagittale), type primitif normal. — X. *Id.* chez un Isopode broyeur. — XI. *Id.* chez un Gnathiid ♂ (*a*, mandibule; *b*, tégument).

A aucun stade donc la pranize ne possède les segments périiaux III-V annulaires complets.

La musculature de la dilatation périale de la pranize est extrêmement réduite (elle sera nulle chez la femelle) et se compose de fibres longitudinales ou légèrement obliques (fig. 84 E-F).

VI. — LE PÉRÉION DE LA FEMELLE.

La division du péréion en deux divisions existe également chez la femelle, la division postérieure (segments III-V) étant immensément dilatée, bourrée d'œufs ou d'embryons, pouvant atteindre en longueur vingt fois celle de la division antérieure (segments I-II).

Ceux-ci sont courts et normaux ; leurs sutures épimériennes sont distinctes.

La dilatation périale, sur le dos, les flancs, et une partie du ventre, possède un tégument membraneux et transparent. Chacun des deux segments postérieurs (IV-V) possède cependant un sternum, sous la forme de plaques épaisses opaques, parfois marquées d'impressions orbiculaires (1). Celle du segment IV s'étend transversalement de l'une à l'autre des aires coxales et possède un lobe antérieur à tégument strié qui atteint les oostégites du segment IV et forme en quelque sorte, par son bord antérieur, la limite caudale de l'orifice de parturition.

Entre cette plaque et celle du segment V, il y a un espace nu considérable ; la dernière plaque, de forme plus simple, est ovoïde-allongée ; ici comme chez les deux segments précédents le tégument épaissi commence à partir de l'aire coxale qui y est encore comprise.

Ces plaques, fortement incrustées de calcaire, ont une forte rigidité et constituent une sorte de berceau dans lequel reposent les utérus et leur contenu.

Bien entendu les précédentes remarques ne s'appliquent qu'au cas de *Paragnathia*, Gnathiidé vipare. Chez *Gnathia*, où des lames incubatrices existent, la division postérieure du péréion ne comporte pas de plaques sterno-latérales (2) : tout son tégument est membraneux.

VII. — LE PLÉON ET LE TELSON.

Le pléon des *Gnathiidæ* semble à première vue formé de sept articles distincts, le premier très réduit, les cinq suivants subsemblables, le

(1) Le segment III se rapproche, par sa dilatation et l'absence de tout tergum des segments suivants, et des précédents par la présence de rudiments d'oostégites.

(2) Le tégument sternal vrai est refoulé tout au fond de la cavité incubatoire, *i. e.* jusque contre la face interne du tégument tergal, la cavité somatique presque virtuelle étant l'espace qui sépare ces deux membranes.

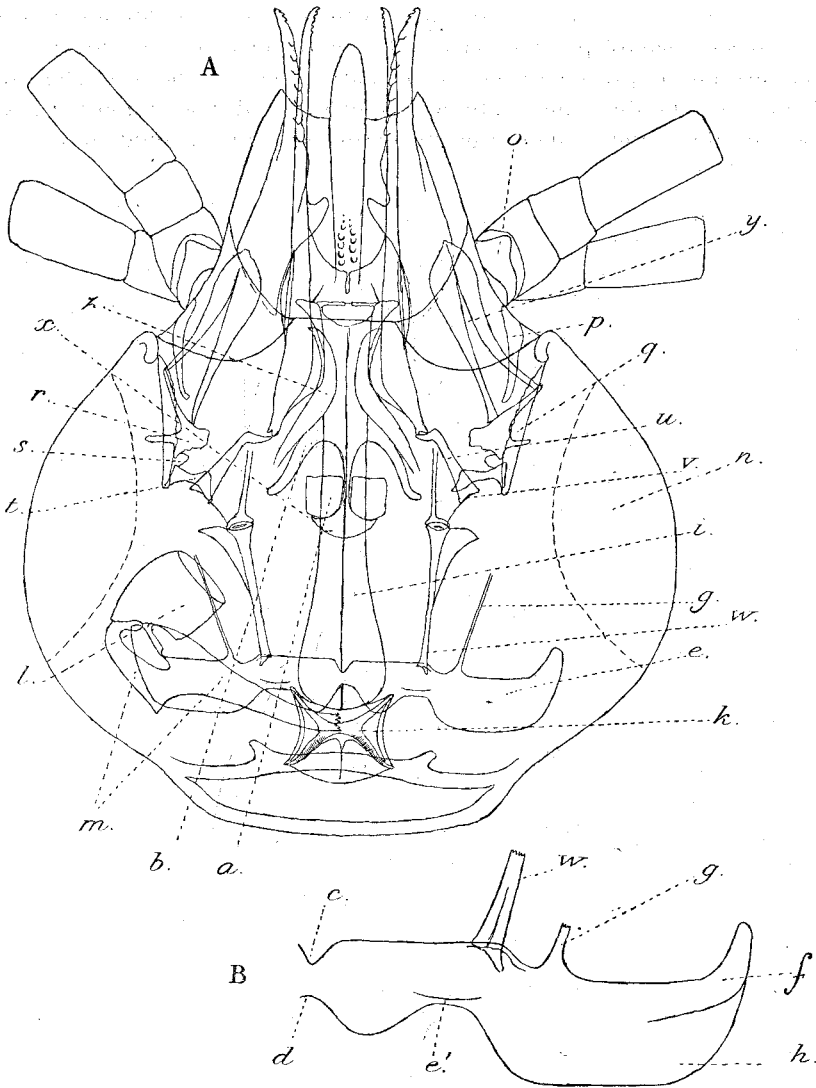
dernier dilaté postérieurement en lame. Nous avons vu plus haut que ce qui paraît être le premier somite pléal (et a été considéré comme tel par plusieurs auteurs, COSTA, LUCAS, WAGNER, etc.) est en réalité le huitième somite péréal non développé.

Il reste donc pour le pléon six segments, le dernier d'entre eux formant, avec le telson qui lui est soudé et les uropodes lamelleux un éventail caudal.

Le pléon des Malacostracés normaux — chez les plus primitifs d'entre eux les Mysidacés par exemple — se compose de six articles distincts. Les cinq premiers sont manifestement homologues : leur identité morphologique et le fait qu'ils portent des appendices semblables les rend parfaitement comparables. Au contraire, la considération de l'extrémité pléale soulève des problèmes d'une extrême complexité. Les questions qui se posent, concernant le nombre des somites pléaux pré-telsoniques, le rang du somite auquel appartiennent les uropodes, la signification morphologique du telson, sont d'une importance capitale. Elles concernent en effet non seulement la détermination du nombre exact des somites chez les Malacostracés (20, 21, 22?) mais aussi la recherche des homologues dans la segmentation du pléon de ces derniers et de celui des Phyllocarides et des Entomostracés.

La pièce caudale impaire nommée telson et pouvant être soit libre, soit soudée au somite pléal immédiatement antérieur a été l'objet de conceptions variées : on l'a considéré comme une simple dépendance du sixième somite pléal — comme le vestige d'un septième segment — comme résultant de la soudure médiane de deux appendices — comme n'étant pas homologue d'un véritable somite mais représentant simplement la partie terminale du corps, en avant de laquelle s'est opérée la segmentation somatique.

Les vues exposées par TSCHEWRIKOFF en 1911 (fig. 14, 22) méritent — bien que je ne puisse adopter toutes ses conclusions — un examen attentif. L'essentiel de sa thèse est contenue dans les citations suivantes, extraites de son mémoire sur les *Asellus* : « ... so können wir sagen, dass das Abdomen (Pleon) der Isopoden zum mindesten aus sieben Segmenten besteht, von denen das vorlezte (sechste), normaler Weise extremitätenlose und mit den nächstfolgenden (siebenten) verschmelzende Segment die stärkste Reduktion erleidet. Das siebente ist stets mit einem Paar mehr oder weniger abgeänderte Extremitäten (Uropoda) versehen und schliesst meist mit einem besonderen, in gewissen Fällen (bei Schwimmformen) sich abgliedernden und einen hohen Grad von Selbständigkeit erlangenden Vorsprung ab » (1911, p. 462). « Das Abdomen von *Asellus* besteht aus sieben (acht?) Segmenten. Sämtliche Segmente, ausser dem Vorletzten (zwei?) (und des zweiten beim Weibchen) tragen Extremitäten, die ihren ursprünglichen zweiästigen Typus noch mehr oder weniger deutlich bewahrt haben. » (1911, p. 466-467).

FIG. 30. — *Paragnathia formica*, pranzie.

A. Squelette céphalique, face sternale. — B. Moitié latérale du tentorium. (a, coxopodite du maxillipède; b, contreforts postérieurs du pharynx; c, sinus antéro-médian; d, sinus postéro-médian; e, lobe latéral du tentorium; e', carène au fond du sinus latéral; f, corne antéro-latérale; g, tendon (baguette) du promoteur tentorial; h, région postérieure du lobe latéral; i, œsophage; k, estomac; l, basipodite du gnathopode; m, sclérite sternale du somite du gnathopode; n, œil; o, article basilaire du pédoncule antennaire; p, processus interne, à la base de l'antenne; q, pièce en archet; r, pièce en marteau; s, pièce intermédiaire; t, pièce en haltère; u, trabécule antéroexterne; v, trabécule antéro-interne; w, trabécule postérieure; x, pièce en ancre; y, prolongements basilaires de la mandibule; z, contreforts antérieurs du pharynx).

TSCHEWRIKOFF commence par affirmer que l'individualisation d'un telson, séparé par une suture du somite pléal qui le précède, est toujours une adaptation secondaire, en particulier à la natation. Soit que l'auteur veuille dire que la présence d'un éventail caudal s'accompagne toujours d'une individualisation du telson, soit qu'il entende que, à elle

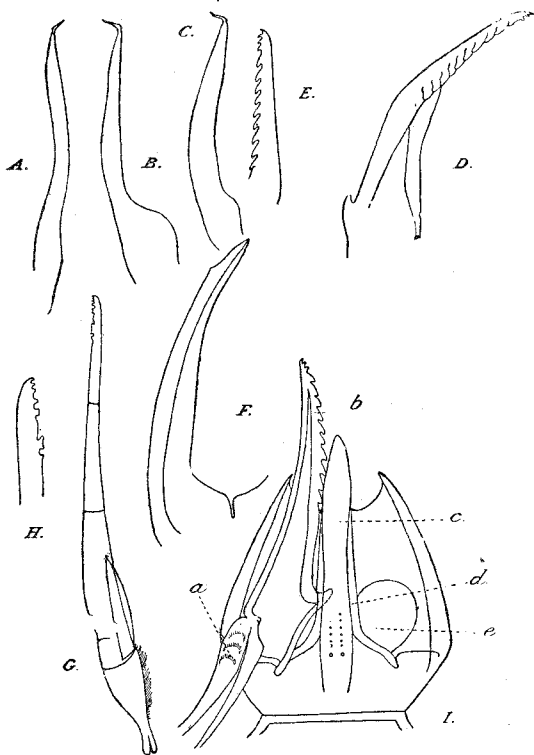


FIG. 31. — *Paragnathia formica*, larve.

A-C. Maxille. — D. Mandibule. — E. Mandibule (stylet denté). — F. Lobe paragnathique. — G. Maxillule. — H. Maxillule (apex). — I. Labrum et mandibule en place (*a*, prolongement basilaire; *b*, stylet mandibulaire; *c*, raphé sternal; *d*, expansions aliformes du raphé; *e*, cavité latérale).

seule, cette individualisation est un caractère secondaire en rapport avec la natation, il se trompe dans les deux cas (1).

Si les Décapodes Natantia ont un telson individualisé, par contre les Isopodes les mieux adaptés à la natation (Flabellifères *pro parte*, larves

(1) Sur le simple fait qu'un éventail caudal favorise la natation nous pouvons évidemment être d'accord, mais la question n'est pas là.

épicaridiennes, larves de Gnathiidés, Asellotes *pro parte*) ont tous un telson soudé au 6^e somite pléal. D'autre part la majorité des Gamma-rides, les Anthurides, la plus grande partie des Cumacés (1) ont un telson individualisé tout en étant de très mauvais nageurs (2).

De beaucoup plus de valeur est l'argumentation de TSCHEWRIKOFF lorsque celui-ci cherche à prouver l'existence, dans le pléon des Isopodes, de sept somites au moins. En faveur de cette conception il cite :

1° L'existence de sept ganglions nerveux pléaux, au moins chez *Sphaeroma* ;

2° L'existence chez l'embryon de *Ligia* et d'*Oniscus* de sept paires de bourgeons appendiculaires, dont l'une avorte (la 6^e d'après TSCHEWRIKOFF) ;

3° L'existence chez l'adulte de *Linnoria antarctica* PFEFFER d'un rudiment considéré par TSCHEWRIKOFF comme le 6^e appendice pléonal, les uropodes étant les 7^e.

Il faut donc, pour TSCHEWRIKOFF, considérer le somite des uropodes comme un 7^e segment et admettre la disparition du 6^e ou au moins celle des appendices de ce dernier.

L'auteur russe, en abordant l'épineuse question du pléon des Phyllocarides, affirme que le segment anal (celui qui porte les uropodes des Malacostracés et la furca de *Nebalia*) est partout homologue et que c'est *en avant* de celui-ci que des réductions d'importance variable sont intervenues, faisant passer la partie pré-anale du pléon de 7 (*Nebalia*) à 6 (embryon de *Ligia*) ou 5 (Malacostracés normaux) segments.

TSCHEWRIKOFF ne recule pas devant la conclusion plutôt hardie suivant laquelle la furca des Entomostracés, celle des Phyllocarides et les uropodes des Malacostracés seraient des structures homologues. Trop de raisons, et de trop sérieuses, existent pour que l'on puisse accepter cette conception.

L'une d'elles est péremptoire et est fournie par le développement des Mysidés. On sait que chez ces Péracarides les premières formes embryonnaires possèdent une furca identique à celle des *Nebalia* et — comme cela est très généralement admis — homologue de cet appareil. Or cette furca embryonnaire n'est nullement homologue des uropodes vrais qui apparaissent ensuite chez la larve. VAN BENEDEEN insiste souvent sur ce point (1861, pp. 60, 61, 62, 65) : « Cette queue n'est pas définitive, comme on l'a cru et comme on est naturellement tenté de le supposer... cet appendice caudal n'a aucune analogie avec celui que le Mysis portera plus

(1) 15 familles sur 26.

(2) Quelques Cumacés, des mâles en particulier, sont cependant fréquemment rencontrés dans les pêches planctoniques littorales et néritiques.

tard... La première queue fourchue n'a rien de commun avec la queue définitive du crustacé... etc., etc. »

Il faudrait donc considérer le pléon des Malacostracés comme primitivement formé de plus de six segments pouvant porter des appendices. Outre les preuves tirées du nombre des ganglions nerveux ou de l'embryologie, le cas de Mysidacés est fort instructif. Chez les Malacostracés

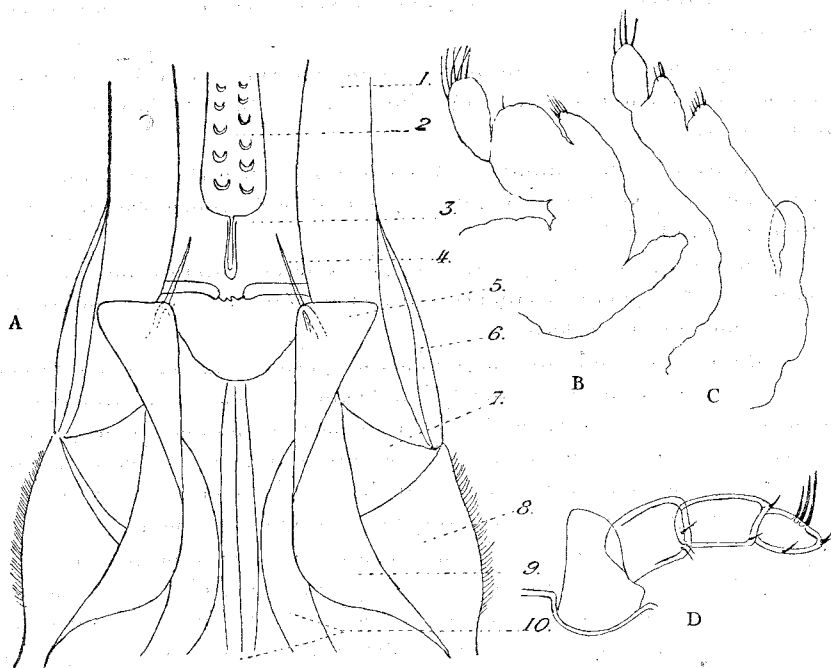


FIG. 32. — *Paragnathia formica*.

A. Région buccale de la larve (1, maxillule ; 2, raphé du labre, partie proximale ; 3, lèvres inférieures (paragnathes) ; 4, sétule apicale du lobe interne de la maxillule ; 5, portion ventralement réfléchi du lobe interne ; 6, lame externe de la maxillule ; 7, partie moyenne de l'axe ; 8, partie basale de l'axe ; 9, dilatation interne de la maxillule ; 10, pharynx et œsophage). — B.-C. Maxillipède ♀. — D. Antennule tératologique, prânize.

primitifs le 6^e somite pléal est le plus souvent notablement plus long qu'aucun des cinq autres ; de plus, chez *Gnathophausia*, ce 6^e somite apparaît manifestement formé de deux segments dont la suture est encore distincte. Le pléon de *Gnathophausia*, si la présente interprétation est correcte, serait composé de 7 segments, dont les cinq premiers portent des pléopodes, le septième les uropodes, et dont le sixième n'a pas d'appendices.

Cette morphologie serait d'ailleurs comparable à celle du pléon des *Nebalia* (fig. 24) si l'on admet que chez ces derniers le 8^e « somite » pléal (qui porte l'orifice anal) est le telson et non un vrai somite. La furca est simplement une dépendance caudale du telson et la séparation, chez une forme munie de furca, du somite 7 (celui des uropodes) et de la pièce telsonique suffit à écarter toute idée d'homologie entre les branches furcales et les uropodes. On peut d'ailleurs considérer, si l'on veut, les deux fortes soies de l'apex telsonique des Gnathiidés comme homologues de la furca des Phyllocarides et, partant, des Crustacés inférieurs : la coexis-

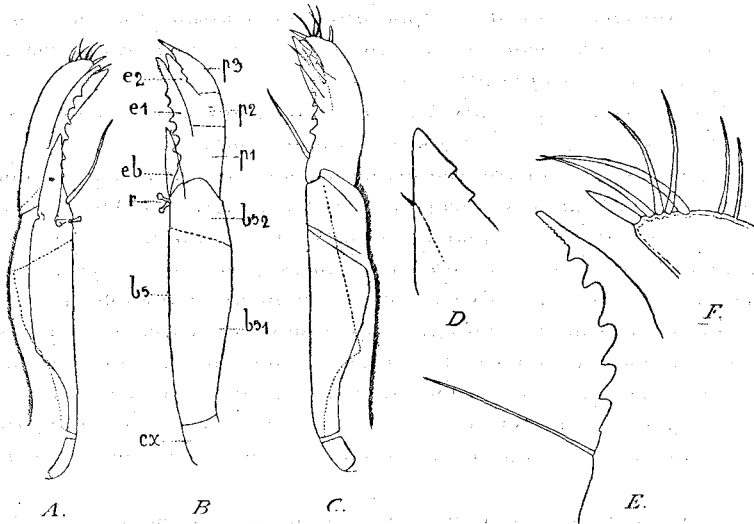


FIG. 33. — *Paragnathia formica*, larve, maxillipède,

A. Face tergale. — B. Schéma de l'appendice. — C. Face sternale. — D. Deuxième endite du palpe. — E. Première endite du palpe. — F. Apex du palpe.

tence, sur un même pléon, d'uropodes et de soies furcales, paraît ruiner définitivement l'homologie proposée par TSCHEWTERIKOFF.

Si l'on accepte, dans leurs grandes lignes tout au moins, les vues de TSCHEWTERIKOFF, on pourra résumer ainsi les conclusions qu'elles impliquent, concernant la segmentation du pléon chez les Isopodes (1) :

1. *Le pléon des Isopodes se compose de deux parties, le pléon sensu stricto, qui fait partie du soma, dont il constitue le tagma postérieur, et le telson;*

(1) Je désire ne rien préjuger ici de la question de savoir si cette conception doit — comme cela paraît probable — être étendue à tous les Malacostracés.

2. Le telson n'est pas un somite (1), mais simplement l'extrémité caudale du corps, en avant de laquelle (2) s'est produite la segmentation de ce dernier (3);

3. Le telson, s'il ne peut, par définition, porter d'appendices, peut être muni, à son bord caudal, de structures furcales de forme et d'aspect très variés;

4. Le pléon s. str. des Isopodes se composerait de sept segments, au dernier desquels le telson peut, ou non, être soudé;

5. Le sixième somite serait, chez les adultes, toujours entièrement indiscernable (4), et toujours, (? sauf peut-être chez *Limnoria antarctica* PFEFFER) sans trace d'appendices;

6. Les uropodes seraient les appendices du septième segment pléal (somite anal) et possèderaient, de par leur position et leur développement, une place à part parmi les appendices pléaux.

Le pléon des Gnathiidés, larvaires ou adultes, comporte 6 segments visibles, au dernier desquels le telson est toujours soudé.

Les segments 1-5 sont très semblables et portent à leur face sternale les insertions des appendices (pléopodes). Cette émigration des appendices a entraîné les bords marginaux primitifs des somites, comme l'a fait remarquer RACOVITZA. « Le bord des somites, ajoute cet auteur, pour les remplacer, a formé un nouveau pli exactement semblable à l'ancien, mais non homologue car d'origine très différente. Ainsi, dans le cas des pléonites, le bord secondaire est formé uniquement par un repli du tergum, tandis qu'à la constitution du bord primitif prenaient part aussi bien le tergum que le sternum. » (1923, p. 81). Pour cette catégorie de bords segmentaires RACOVITZA propose le terme de *néo-* (ou *pseudo-*) *épimère*.

Le telson est toujours une pièce plus ou moins triangulaire soudée sans suture (au moins tergale) au somite des uropodes. Cet organe diffère souvent sensiblement chez la prarize et les adultes. C'est ainsi que chez *Paragnathia* la larve a un telson inerme, postérieurement arrondi et muni de deux sétules apicales, tandis que le telson du mâle, abondamment couvert d'écaillés pectinées, est postérieurement aigu et orné de deux soies beaucoup plus fortes.

Chez les Gnathiidés la forme est très variable et fournit d'excellents caractères systématiques, ainsi que la chétotaxie telsonique. On trouve

(1) Il ne peut par conséquent porter d'appendices vrais.

(2) Et entre elle et le « lobe céphalique » qui porte les antennules.

(3) Le telson est donc par sa position comparable au pygidium des annélides.

(4) Il est actuellement impossible de dire si cette invisibilité résulte d'une disparition totale ou d'une soudure avec un autre segment; les deux cas existent peut-être.

généralement, dans l'immense majorité des cas, 1 paire de soies apicale et 1 paire sub-apicale.

A la face sternale du telson on distingue, sensiblement au niveau de l'insertion des uropodes, l'anus, boutonnière longitudinale. Entre l'anus

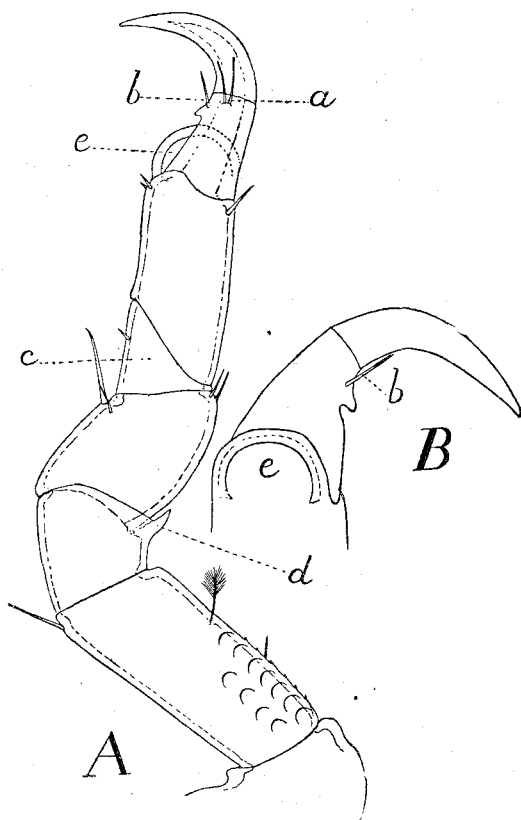


FIG. 34. — *Paragnathia formica*, larve, gnathopode.

A. Gnathopode, face rostrale. — B. Extrémité de l'appendice (a, organe dactylien; b, lanière unguéale; c, carpopodite; d, épine ischiopodiale).

et le bord antérieur de ce qu'on nomme « telson », mais est en réalité un « pléotelson » ou un « urus », existe une zone chitinisée. Homologue de la « Schlussplatte » des Aselles, il semble bien, puisque chez *Asellus* leur origine est double, qu'il faille y voir une expansion interne du sympode des uropodes (fig. 25 B).

2. — LES APPENDICES.

A. Pièces buccales.

La très grande importance que mérite l'étude des pièces buccales — ici même plus qu'ailleurs étant donnés les phénomènes de métamorphose qui interviennent — m'a conduit à entrer dans quelques détails à leur sujet. Cette étude, plusieurs fois esquissée déjà (HESSE, WAGNER (cf. tableau p. 142). DOHRN, etc.) devait être reprise : preuve en soit ce simple fait qu'une inexactitude importante, dans les homologues des pièces buccales praniziennes, avait passé au rang de dogme et que l'on a jusqu'ici toujours admis, faute d'avoir pu découvrir les maxilles, que les lobes paragnathiques représentaient des maxillules.

1. PIÈCES BUCCALES DE LA PRANIZA.

L'extrême complexité des pièces buccales chez les pranizes et la grande difficulté de leur étude (1) ont empêché jusqu'ici les carcinologistes d'acquérir une connaissance de leur morphologie suffisamment précise pour permettre la découverte des homologues à admettre entre les appendices oraux des pranizes d'une part et d'autre part ceux des Gnathiidés adultes et des Isopodes normaux. Des auteurs consciencieux se sont parfois contentés de figurer et de décrire l'extrémité distale des appendices, devant l'impossibilité d'une dissection complète, ont décrit avec trop de brièveté ou d'omissions les différents organes et, n'ayant pu tenir compte des données embryologiques, ont tous adopté, au sujet des homologues à établir, une conception que je considère comme erronée.

L'appareil buccal, déficient à des degrés divers chez les adultes des deux sexes qui ne prennent aucune nourriture, est complet chez la larve et comprend le nombre normal d'éléments (pièces impaires et appendices). On sait, de plus, que, chez les *Gnathiidæ*, le segment péréial 2 venant s'adjoindre par soudure au complexe céphalique, les appendices de ce segment (typiquement la 1^{re} paire de péréiopode, ici transformée en gnathopodes) bien que morphologiquement péréiaux sont topographiquement céphaliques. C'est donc avec les pièces buccales qu'il faudra étudier la morphologie des gnathopodes. La série des éléments céphaliques en rapport avec l'alimentation est donc ainsi composée : labrum, mandibules, paragnathes, maxillules, maxilles, maxillipèdes, gnathopodes.

(1) Difficulté causée par l'exiguïté et la position des appendices et n'ayant d'égale, parmi les Isopodes, que chez les *Anthuridæ*.

Les appendices céphaliques — exception faite pour les antennules, les yeux et les antennes — ont des rôles variés : ils servent à la *fixation* sur l'hôte, à la *perforation* de ses téguments et à la *succion* de ses liquides organiques. Leur morphologie est entièrement dominée par cette triple fonction, et c'est cette transformation complète de l'appareil buccal, à partir d'un type broyeur en un type purement suceur, qui rend si délicate la recherche des homologues.

Les auteurs, en l'absence d'une nomenclature bien définie (1), ont attribué aux pièces buccales des pranizes les noms les plus fantaisistes.

Le premier qui ait donné quelques renseignements sur cet appareil est MILNE-EDWARDS qui figure le résultat de ses dissections dans l'atlas du « Règne animal » (1849), pl. 63, fig. 4.

Malheureusement plusieurs erreurs se sont glissées dans la légende ; on peut cependant se rendre compte que l'auteur a reconnu au moins 5 paires d'appendices céphaliques.

Figure 4 c : « Lèvre supérieure, mâchoires et mandibules rudimentaires ». — Les « mâchoires » sont les mandibules ; quant aux « mandibules rudimentaires » elles sont figurées sous la forme de très petites lames pointues, à face interne denticulée, située entre les bases des mandibules, au voisinage de l'orifice buccal. Il n'est pas possible de déterminer ce que l'auteur a représenté.

Figure 4 d : « Appendices qui paraissent représenter les mâchoires de la seconde paire et les pattes mâchoires antérieures ». — En réalité le seul élément représenté est une structure allongée, cannelée, évidemment un lobe paragnathique. Il y a une erreur dans le texte et au lieu de Figure 4 d il faut lire : Figures 4 a (pour e), 4 d. Or 4 a (pour e) est une maxillule reconnaissable.

Figure 4 e, f (pour j) : « Appendices représentant les pattes-mâchoires de la seconde paire. » C'est le maxillipède.

Figure 4 g : « Pattes céphaliques ou pattes mâchoires externes ». C'est un gnathopode ; comme MILNE-EDWARDS n'a pas aperçu le carpopodite, il doit ajouter un article basilaire à l'appendice pour obtenir le nombre normal (2).

MILNE-EDWARDS considère donc l'appareil buccal pranizien comme composé des parties suivantes :

- 1° « Lèvre supérieure » [= labrum] ;
- 2° « Mâchoires » [= mandibules] ;
- 3° « Mandibules rudimentaires » [= ?] ;
- 4° « Mâchoires de la seconde paire » [= paragnathes] ;

(1) Voir pp. 125-126, à propos des pylopoies du mâle des exemples de ce déplorable « confusionnisme ».

(2) Cas analogue à celui de G. SMITH ; cf. p. '97.

- 5° « Pattes mâchoires antérieures » [= maxillules];
- 6° « Pattes-mâchoires de la seconde paire » [= maxillipède];
- 7° « Pattes céphaliques ou pattes-mâchoires externes » [= Gnathopodes].

SPENCE BATE, dans son mémoire sur les affinités réciproques des Pranzes et des Ancées (1858), décrit dans l'appareil oral pranzien :

1. *Labium*. Ce terme est incorrect en ce qu'il suggère un rapprochement impossible avec un hypostome, une lèvre inférieure alors que c'est un *labrum* (épistome, lèvre supérieure). « From the centre of the anterior edge, after having traversed the inferior surface of the organ, projects a small siphon » (1858, p. 166); c'est le raphé longitudinal du labre que BATE prend pour un siphon.

2. *Mandibules*.

3. *Mâchoires* (deux paires, à bord interne denticulé).

4. *Maxillipèdes*.

5. *Gnathopodes*. BATE a bien aperçu les six articles de l'appendice et remarque avec sagacité que celui-ci appartient à un petit segment distinct du céphalon, et particulièrement apparent en vue latérale.

VAN BENEDEN (1861) décrit les pièces buccales d'une pranze et y distingue :

1° Un « entonnoir membraneux » [= labrum];

2° Les « mandibules ou protognathes »;

3° Les « mâchoires ou deutognathes » [= mx 2 auct., = mx 1];

4° Les « tritognathes » [= mx 1 auct., = paragnatha]. Il est intéressant de remarquer que VAN BENEDEN décrit les paragnathes *après* les maxillules, et le fait qu'il les considère comme correspondant « probablement à la lèvre inférieure des insectes » (1861, p. 104);

5° ? Les « tetrognathes » [= mxp];

6° Le « gnathopode » [= gtp].

HESSE (1864, p. 240), décrit ainsi la composition du rostre : « le rostre présente, y compris un prolongement frontal triangulaire qui consolide et recouvre tout l'appareil, quatre pièces doubles symétriques, dont voici la description :

1° Deux grandes mandibules plates formant une pince denticulée aux extrémités;

2° Deux appendices styliformes, aussi denticulés au bout;

3° Enfin deux pattes mâchoires operculaires... ».

Cette énumération, incomplète, ne mentionne que les mandibules, les maxillules et les maxillipèdes. Plus loin cependant, à la légende de la pl. I, fig. 20 (*ibid.*, pp. 299-300), l'auteur énumère :

« 1° La pièce frontale operculaire qui recouvre les mandibules;

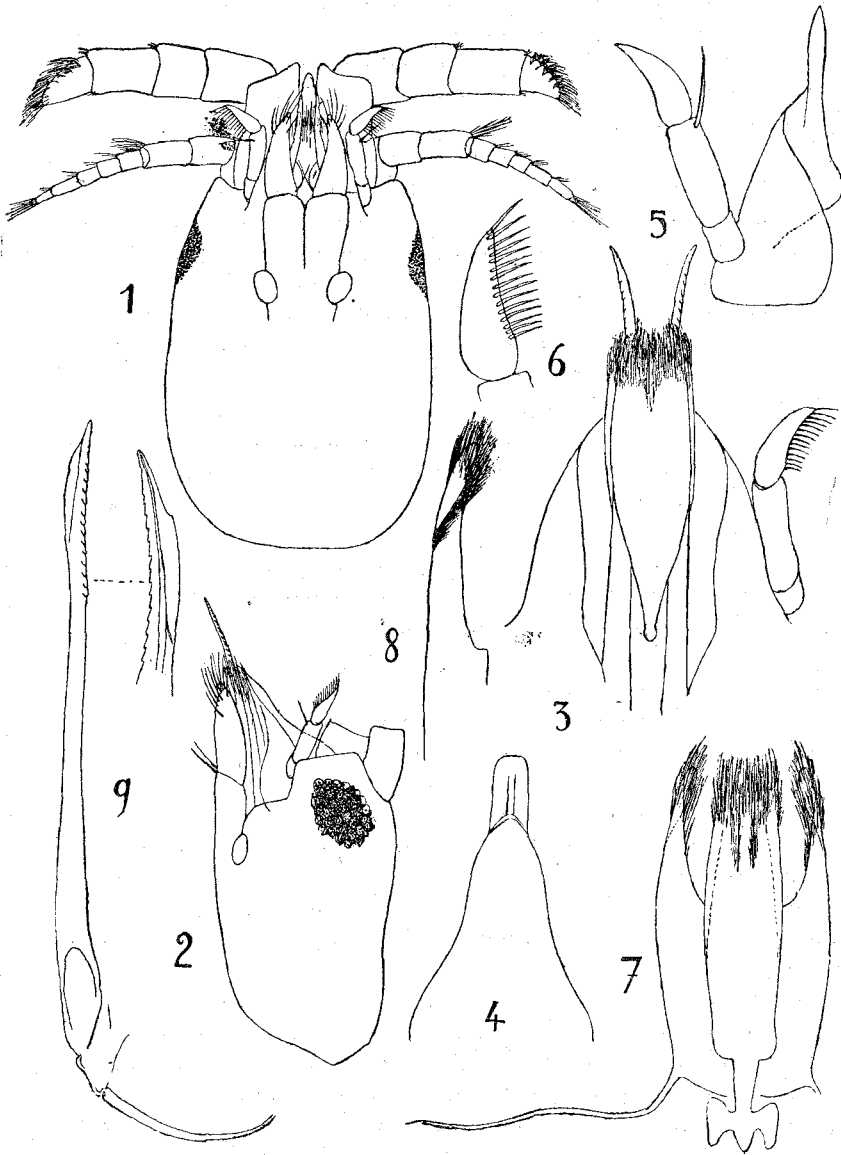


FIG. 35. — *Paranthura costana* BATE and WESTW.

1. Céphalon, face sternale. — 2. Céphalon et cône buccal, vue latérale. — 3. Cône buccal, face sternale. — 4. *Labrum*. — 5. Mandibule. — 6. Extrémité du palpe mandibulaire. — 7. Complexe maxillo-labial. — 8. Maxille. — 9. Maxillule.

« 2° Une patte mâchoire (1) pointue et denticulée destinée à constituer, chez les Ancées, les grandes mâchoires que l'on remarque dans le mâle ;

« 3° et 4° Deux stylets cannelés et denticulés ;

« 5° La patte mâchoire operculaire qui recouvre le cadre buccal et dont l'extrémité est pourvue de poils. »

Ici HESSE semble avoir distingué les paragnathes, seuls appendices auxquels puisse s'appliquer le terme de « stylet cannelé ».

WAGNER (1866) signale chez la pranize le nombre complet de pièces reconnues depuis, mais leur applique une terminologie défectueuse :

1° Une lèvre supérieure trapézoïdale [= labrum] ;

2° Une paire de mandibules pointues et dentelées [= md] ;

3° Une paire de maxilles aussi pointues et dentelées [= mx 1, = m x 2 aut.];

4° Trois paires de pattes mâchoires.

a) 1^{re} paire, mince et lamelleuse [= paragnathes] ;

b) 2^e paire, portant des appendices styloïdes, dentelée sur son bord externe [= mxp] ;

c) 3^e paire [= gtp].

Dans son manuscrit de 1869, WAGNER étudie en plusieurs endroits les pièces buccales praniziennes. Il décrit les organes suivants :

1° « Lèvre supérieure » [= labrum] ;

2° « Mandibule » [= md] ;

3° « Maxilles » [= mx 1] ;

4° « Pattes mâchoires de la 1^{re} paire ou languettes » [= paragnathes] ;

5° « Pattes mâchoires de la 2^e paire » [= maxillipèdes] ;

6° « Pattes mâchoires de la 3^e paire » [= gnathopodes].

WAGNER cependant, malgré le soin qu'il apportait à ses observations, n'a pas vu les rudiments maxillaires qui peut-être l'auraient mis sur la voie des homologues à établir. On verra plus loin (tableau p. 142) à quelles conclusions fantaisistes arrivait l'auteur et comment par exemple il rapproche le palpe mandibulaire de *Cymothoa* du gnathopode de la pranize.

En 1867 WESTWOOD, in BATE and WESTWOOD (1866, p. 179), signale les appendices suivants : mandibule — deux paires de maxilles — maxillipèdes — gnathopodes : « The maxillae are styliform and sharp ; the inner margin of the first pair is slightly serrated. » Ce sont donc les paragnathes que WESTWOOD nomme 2^e maxilles et il se trouve ainsi qu'il désigne de leur vrai nom les premières ou maxillules : c'est d'ailleurs bien par hasard.

(1) A la ligne précédente HESSE écrivait correctement « mandibules » ; ici il désigne déjà le même appendice sous un nom différent et de plus totalement impropre. Aussitôt après il donne un troisième nom (mâchoires) à des appendices qu'il spécifie considérer comme homologues des précédents !

Avec DOHRN (1870) s'établit enfin la conception classique qui va, sans contrôle, être adoptée par tous et reproduite dans tous les manuels. L'auteur nomme de la façon suivante les pièces buccales :

- 1° « Oberlippe » (1) [= labrum] ;
- 2° « Mandibel » [= md] ;
- 3° « Erste Maxille » [= paragnathes] ;
- 4° « Zweite Maxille » [= mx 1] ;
- 5° « Dritte Maxille oder Maxillarfuss » ou « erstes Gnathopoden Paar » [= mxp] ;
- 6° « Zweites Gathopoden Paar » ou « erste Paar der Pereiopoden » [= gtp].

Ce schéma, malgré l'assentiment général qu'il a rencontré depuis sa création, ne semble pas rendre compte de tous les faits aujourd'hui connus et une étude détaillée du sujet conduit à une interprétation entièrement différente.

CONE BUCCAL.

(Fig. 38.)

Un des caractères les plus apparents, caractère qui a frappé les plus anciens descripteurs et qui donne sa physionomie propre à la tête d'une pranize, est l'existence, à la partie antérieure du céphalon, et prolongeant celui-ci entre les antennes, d'un « rostre » triangulaire, conique, terminé distalement par une pointe aiguë, formée par la réunion du sommet des pièces buccales (*md*, *mx 1*, *par*, *mxp*. — *mx 2* est trop court pour prendre part à cette formation). Le cône buccal est dirigé obliquement en avant et vers le bas. Ses parois sont essentiellement formées par le clypeus (parois tergale et pleurales) et par les maxillipèdes (paroi sternale).

La possession d'un proboscis plus ou moins développé, utilisé pour la perforation et la succion se rencontre chez un grand nombre d'Arthropodes, mais avec des modalités différentes dans la constitution des parois du cône comme dans le nombre et la nature des appendices intéressés dans sa formation.

Sans insister sur le cas des Insectes à appareil buccal du type « piqueur-suceur » (Rhynchotes p. ex.), où le clypeus et le labrum peuvent jouer un rôle comparable à celui de la lèvre supérieure des pranizes, nous trouvons chez les Crustacés quelques groupes suceurs. Beaucoup de Copépodes, appartenant à l'ancienne division des Siphonostomes, ont un cône buccal généralement formé par le développement des deux pièces impaires, le labre et l'hypostome.

(1) DOHRN prend la partie antérieure, saillante, du raphé sternal pour un processus « röhrenartig ».

Parmi les Malacostracés, les Isopodes (1) sont seuls à comprendre des formes suceuses, mais non les seuls parasites (*Cyamidæ*). — Les *Hapalocarcinidæ* producteurs de galles sur les coraux sont plus inquilins que vraiment parasites puisqu'ils ne demandent, semble-t-il, que l'abri au Coelenteré et se nourriraient de nannoplancton. Trois groupes d'Isopodes (*Anthuridea*, *Epicaridea*, *Flabellifera*) présentent, à des degrés divers de transformation, des pièces buccales utilisées pour la perforation des téguments d'un hôte et l'aspiration des liquides organiques. J'insisterai plus loin, avec quelques détails, sur ces diverses adaptations.

APPAREIL ÉPISTOMIEN.

(Fig. 31 I.)

La lèvre supérieure des Gnathiidés larvaires joue un rôle très important puisqu'elle sert de soutien, plus exactement d'étui ou de gaine, aux stylets perforants et fournit ainsi au cône buccal la majeure partie de sa paroi.

Elle est formée d'une seule pièce, le *clypeus*, et le *labrum* proprement dit manque. Le cas d'un Isopode typique, *Cirolana neglecta* p. ex. (fig. 45 A) comporte l'existence de trois pièces différentes, la *lamina frontalis*, lame étroite et allongée, se trouvant entre les insertions des deux paires d'antennes — le *clypeus*, pièce triangulaire, à sommet rostral sur lequel s'appuie l'extrémité caudale de la *lamina frontalis*; c'est avec les angles pleuraux du *clypeus* que se fait l'articulation rostrale de la mandibule — le *labrum*, séparé du *clypeus* par une suture, pièce bilobée recouvrant en partie les mandibules.

La lèvre supérieure de la pranize semble seulement homologue du *clypeus*. Elle comprend certainement celui-ci, puisqu'elle fournit un point d'articulation à la mandibule et il est bien probable qu'elle le contient seul, aucune structure ne pouvant être considérée comme un *labrum*, car il ne paraît pas possible de voir dans le raphé sternal du *clypeus* un *labrum* transformé.

La *lamina frontalis* des Cirolanidés appartient comme le *clypeus* au bord frontal et est peut-être homologue de la partie rétrécie de ce bord qui, chez la pranize, s'insinue entre les antennes, mais fait partie intégrante (sans suture apparente) du tégument céphalique général.

L'orientation du *clypeus* de la pranize est très particulière et très différente du cas normal. Chez un Sphérome ou une Cirolane, cette pièce est dirigée rostro-caudalement et est légèrement oblique, quasi-parallèle au plan coronal. On lui distingue deux extrémités (distale, proximale) et deux faces (externe, interne). Chez la pranize, le *clypeus* a une position morphologique naturelle, puisqu'il n'est pas replié et fait suite norma-

(1) Il y a cependant des Amphipodes à pièces buccales présentant des adaptations à la succion ou la perforation (*Trischizostoma*, *Acidostoma*).

lement au bord frontal qu'il prolonge. On lui distingue deux extrémités (distale, proximale) et deux faces (externe, interne). — Etant donné que le *clypeus* des *Gnathiidae* a une orientation inverse de celui des Isopodes typiques, on ne peut employer les termes de faces tergaux et sternaux qui prêteraient à confusion. S'il existe des types intermédiaires chez lesquels le *clypeus* ait l'orientation des pléopodes et soit normalement perpendiculaire à l'axe rostro-caudal, au lieu de lui être parallèle, on devra lui distinguer une face rostrale (antérieure) et une face caudale (postérieure). Tant qu'une pareille morphologie n'aura pas été découverte, il semble inutile de compliquer la nomenclature et préférable de conserver, pour les faces du *clypeus*, les termes d'externe et d'interne.

Le *clypeus* est une pièce de forme cintrée, à bords latéraux recouvrants, articulée dorsalement au tégument céphalique par une suture transverse, rectiligne, entre les antennes. Il présente l'aspect d'une gouttière légèrement conique, antérieurement émarginée, à voussure dorsale. Son extrémité distale est échancrée et apparaît, en vue dorsale, tridentée, les saillies latérales, aiguës étant formées par le repliement des bords, la saillie médiane, plus longue, et à pointe obtuse, représentant la prolongation, au delà du bord antérieur, d'un raphé ventral (lui-même creusé en gouttière) qui parcourt la face concave de l'épistome dans toute sa longueur.

A la base du raphé, on distingue (figs. 31 I, 32 A) un certain nombre de perforations infundibuliformes sériées (diminuant de taille proximodistalement) et probablement homologues des pores qui se trouvent à la face interne du labre de plusieurs Arthropodes (par exemple *Apsudes Latreillei* (1) ou *Graphosoma lineatum* (2) chez lequel cette *lamina perforata* est désignée sous le nom d' « organe du goût ».

La partie véritablement saillante du raphé n'a pas les bords parallèles, étant, au niveau de l'échancrure distale du labre comme à celui des pores basilaires, légèrement dilatée. Entre le raphé longitudinal médian et les bords repliés on distingue une aire déprimée, en partie circonscrite par des bandes chitineuses et qui est en rapport avec les mandibules. Ces appendices en effet sont logés dans la gouttière du labre, de part et d'autre du raphé, et il arrive très fréquemment, dans les dissections, que les mandibules et le labre restent réunis. Taille du labre : 0,20 mm. sur 0,17 mm.

MANDIBULES.

(Fig. 31 D-E, I.)

Les mandibules des pranizes sont de robustes appendices perforants à bord interne en scie (longueur = 0,35 mm.).

(1) CLAUS, Arb. Zool. Inst. Wien, VII, 1888, pl. VII (II), fig. 19, P.

(2) BUGNION, Hexapoda in Handbuch d. Morphol. d. Wirbellos. Tiere, p. 442, fig. 20, B.

La partie terminale, fortement chitinisée, est un stylet denticulé rectiligne : elle prolonge une partie proximale élargie qui porte un processus conique interne. Les mandibules ne sont pas disposées dans un plan et l'on constate, sur l'appendice isolé, une forte courbure (à convexité dorsale) qui donne au stylet une position oblique par rapport à la partie basilaire, courbe, en rapport avec l'inclinaison du labre.

Les denticules internes se répartissent en deux groupes distincts :

- 1° Trois petites dents apicales étroites, aiguës, peu arquées et très détachées de l'axe appendiculaire auquel elle sont presque perpendiculaires ;
- 2° Une série de 10 (9-11) dents larges, triangulaires, obtuses, peu saillantes, et dirigées vers la base de l'appendice, très obliquement.

Au bord interne de la base élargie se trouve une saillie courte, arquée et de direction distale, à sommet arrondi. OMER-COOPER la considère comme représentant probablement une base molaire très réduite (1). Quelque séduisante que puisse paraître cette interprétation, je crois qu'il s'agit simplement d'un condyle articulaire. L'étude de la mandibule *in situ* montre que ce processus s'engage dans une dépression du tégument du *labrum* et n'est qu'une saillie articulaire de la mandibule. Il semble dès lors invraisemblable d'admettre qu'un élément faisant normalement partie du tranchant mandibulaire, *i. e.* d'une région masticatrice puisse contribuer à l'union de l'appendice avec le tégument.

Cependant il faut remarquer que l'on ignore la position véritable de ce processus par rapport à l'ensemble de la mandibule, plus étendue qu'on ne l'a cru. Il existe en effet, réuni à la mandibule *sens. str.* par une articulation située à l'angle proximal externe de celle-ci, un appareil important, assurant l'union de la mandibule avec le squelette céphalique interne. On distingue en particulier deux tiges antérieurement claviformes, la surface de l'externe étant marquée de quelques écailles semi-lunaires. La signification de cette structure reste obscure : il semble cependant qu'elle fasse partie de la mandibule elle-même.

Étudiée sur des coupes transversales, la mandibule apparaît comme ayant une section semi-lunaire dont la concavité, d'abord interne, devient peu à peu inférieure.

De leur base jusqu'au niveau du processus interne, les mandibules possèdent une carène longitudinale qui s'engage dans une rainure des maxillules.

MAXILLULES.

(Figs. 31 G-H, 32 A, 36 /8.)

Les premières mâchoires ont l'aspect de stylets grêles très étroits et allongés, denticulés à l'extrémité de leur bord interne (long. = 0,35 mm.).

(1) « It has near the base a small curved projection which is probably a much reduced molar process » (1916-17, p. 234).

Pour la commodité de l'étude nous y distinguerons les éléments suivants :

1. — L'axe. L'axe des maxillules est articulé et comprend :

a) une partie basale, extérieurement ciliée, dilatée distalement et rétrécie proximale jusqu'à son extrémité basilaire, qui porte un condyle paraissant muni de deux têtes articulaires et entrant en contact avec la trabécule antéro-externe.

b) une partie moyenne triangulaire, très courte ;

c) la partie principale, le stylet proprement dit, à bord externe légèrement et régulièrement concave, à bord interne nu dilaté proximale, puis rectiligne. Le stylet entre en contact par un point (proximal externe) de sa base oblique avec la partie basale de l'axe. Si l'on observe souvent sur le stylet des apparences de division transversale, celles-ci n'ont rien de constant et sont sans valeur morphologique.

Le bord distal interne du stylet est denticulé ; on y trouve, de l'apex vers la base : 1° trois dents pointues égales, et également rapprochées (dont l'antérieure est apicale) ; 2° trois dents tronquées, ou même (surtout la 3^e) émarginées, à extrémité concave ; les espaces interdentaires sont très inégaux : le diastème qui sépare du groupe des dents apicales la première dent tronquée est régulièrement concave et à peu près égal à celui qui, concave également, sépare la première et la deuxième dent tronquée ; au contraire le diastème séparant cette dernière de la troisième (émarginée) est très allongé et convexe en son milieu ; 3° une très petite dent pointue séparée de la dent émarginée par un espace semi-circulaire ;

2. — La lame externe. Accolée à la base du stylet se trouve une lame scalpelliforme s'étendant proximale jusqu'au bord antérieur de la pièce basale. La signification de cet élément est obscure ; il s'agit peut-être simplement d'une expansion aliforme appartenant au stylet lui-même.

3. — Les structures internes. Au bord interne de la base de la maxillule on observe plusieurs éléments dont une partie au moins représente la *lamina interna* des Isopodes typiques. L'ensemble se présente sous la forme d'une lame qui, d'abord étalée, proximale, se replie ventralement à sa partie distale et forme un processus triangulaire, cunéiforme, rabattu par-dessus le bord et la surface sternale de l'axe. En vue dorsale on aperçoit simplement, à peu près au niveau du milieu de la lame scalpelliforme externe, un court rudiment arrondi dépassant le bord interne et muni d'une forte soie raide. Il s'agit ici d'un lobe interne (l'embryologie suffirait à le démontrer) assurément typique mais dont l'extension semble impossible à préciser.

Des coupes transversales de la maxillule montrent que la rigidité et la direction de celle-ci dépendent en partie de deux organes peu ou pas mobiles, les mandibules et les paragnathes. Dans sa partie basilaire, et du côté externe, une carène mandibulaire longitudinale s'engage dans

une rainure de la maxillule, et en même temps, par sa face tergale (supérieure) celle-ci est plus ou moins engagée dans la gouttière des paragnathes. Maintenu ainsi, suivant deux génératrices différentes, par ces glissières, le mouvement des maxillules est guidé, comme le sont par exemple dans leur « trocart » les stylets perforants des Hemiptères.

Une comparaison de la maxillule des larves de Gnathiidés avec celle des Isopodes broyeur ne soulève pas de difficultés particulières si l'on

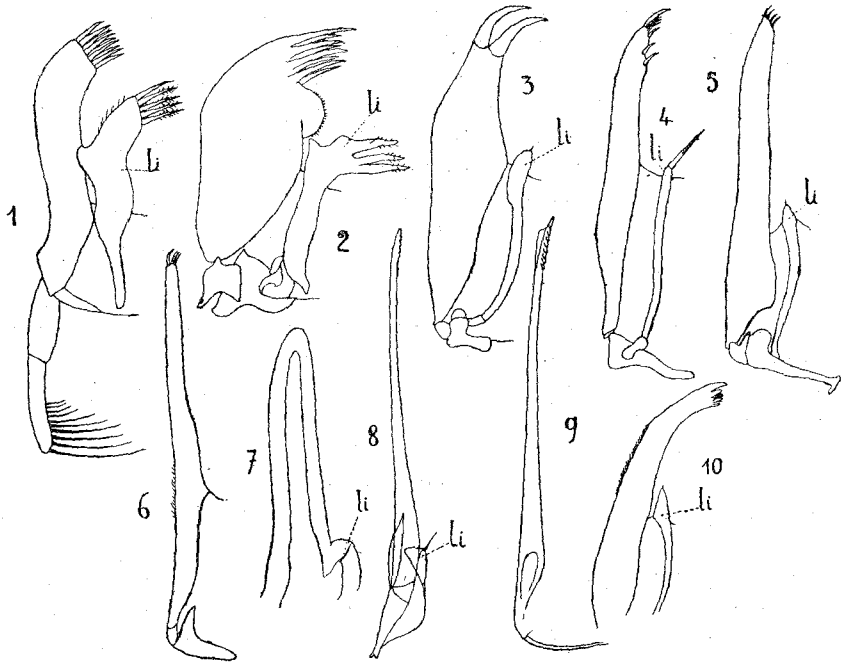


FIG. 36. — Maxillule de quelques Isopodes (li = lobe interne).

1. *Asellus aquaticus* d'ap. BOAS. — 2. *Cirolana borealis* d'ap. HANSEN. — 3. *Alciroa insularis*, id. — 4. *Barybrotes agilis*, id. — 5. *Aega psora*, id. — 6. *Rocinela damnoniensis*, id. — 7. *Paragnathia formica*, embryon. — 8. *Id.*, pranize. — 9. *Paranthura costana*. — 10. *Cyathura truncata* d'ap. HANSEN.

considère les formes intermédiaires offertes par des types suceurs ou inquilins. Un simple coup d'œil sur la figure 36 montrera en effet que l'on passe sans peine de la maxillule d'*Asellus* à celle de la pranize de *Paragnathia* par l'étude des types variés (Flabellifères et Anthuridés) dus à la manifestation des tendances principales suivantes : prédominance de la lame externe sur l'interne de plus en plus réduite — allongement et étirement de la lame externe tendant à passer au stylet — perte du palpe.

HYPOSTOME.

(Fig. 31 F.)

L'appareil métastomien de la prarize de *Paragnathia*, et certainement de toutes les larves gnathiidiennes, est représenté — cas général chez les Isopodes — par des paragnathes. Ces éléments affectent l'apparence d'appendices vrais, si bien qu'on s'est accordé jusqu'ici unanimement à les considérer comme des maxillules.

Il s'agit en réalité (cf. p. 98) d'un appareil impair, long de 0,23 mm. et comprenant deux lobes latéraux grêles. Chaque branche est un appendice légèrement arqué, translucide, non chitinisé, et replié en gouttière à

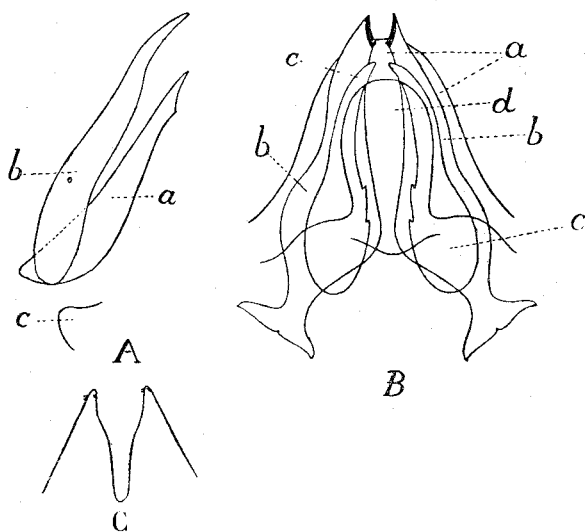


FIG. 37.

A. *Cepon elegans* (stade épicaridien): (a, mandibule; b, maxillule; c, maxille) d'ap. GIARD et BONNIER. — B. *Portunio Kossmanni* ♂ (a, labrum; b, mandibule; c, maxillule; d, labium) d'ap. GIARD et BONNIER. — C. *Gigantone Möbii* ♀, labium, d'ap. KOSSMANN.

concavité inférieure; l'extrémité distale est légèrement dilatée et à partir d'un angle externe peu saillant mais apparent, ses deux bords convergent en un apex aigu. Ces branches sont réunies sur la ligne médiane bien qu'une échancrure étroite contribue à leur donner l'apparence d'être distinctes l'une de l'autre.

Par sa base impaire, la lèvre inférieure limite ventralement l'orifice buccal et dans cette région proximale sert de canal aux liquides sucés. L'examen de coupes transversales dans le cône buccal montre que les lobes paragnathiques sont séparés par le raphé du labre et ne peuvent par conséquent pas (comme on pourrait le croire par l'examen des pièces

in situ) s'accoler pour former un tube d'aspiration. Elles servent de soutien et de guide aux maxillules.

MAXILLES.

(Fig. 31 A-C.)

Les deuxièmes mâchoires, qui, depuis plus de cent ans que l'on étudie les pranizes, n'ont jamais encore été reconnues, sont représentées par des appendices atrophiés, réduits, translucides, non chitinisés. Elles sont arquées et dirigées obliquement de l'extérieur vers la ligne médiane où elles se croisent dans leur position normale. Elles se composent d'un axe dilaté à la base (1) puis rétréci jusqu'au sommet où l'appendice se termine par une partie aiguë, spiniforme (bien que sans rigidité), de direction perpendiculaire à celle de l'axe lui-même.

L'exiguïté des maxilles, leur transparence et le fait que les pièces buccales semblaient au complet, puisque l'hypostome était élevé au rang de maxillule, ont permis à celles-ci de rester jusqu'ici inconnues. Il est d'ailleurs difficile de les découvrir : on les observera le plus souvent par l'arrachement du maxillipède, auquel elles restent fréquemment adhérentes.

MAXILLIPÈDES.

(Fig. 33.)

Les maxillipèdes s'insèrent immédiatement en arrière des maxilles, à peu près au niveau de la partie médiane des yeux. Ils se prolongent en avant jusqu'à l'extrémité du cône buccal dont ils forment, pour ainsi dire, la paroi ventrale, et auquel ils fournissent un plancher.

Ce sont des appendices grêles, lamelleux, très faiblement chitinisés, très allongés par rapport aux maxillipèdes des Isopodes carnassiers : ils se composent d'un protopodite bi-articulé et d'un palpe tri-articulé.

On distingue sans difficulté dans le protopodite un coxopodite et un basipodite. Le coxopodite, qu'aucun auteur n'a jamais ni signalé ni figuré, est de ce fait considéré comme absent par GIESBRECHT qui affirme, à propos du maxillipède des Isopodes : « Coxale kurz..... ; fehlt nur den Gnathiidae... » (1913, p. 57). Le coxopodite est représenté par un sclérite chitineux individualisé seulement à la face sternale de l'appendice ; cette plaque, quadrangulaire, se trouve placée au niveau de la courbure à angle droit que présente le maxillipède immédiatement en avant de son insertion sur le tégument.

Le basipodite est, lui, très développé ; son bord interne est parfaitement rectiligne, accolé à son symétrique ; son bord externe, muni d'une

(1) Qui porte l'orifice de la glande maxillaire.

courte ciliation, rétréci distalement et proximatement, présente une légère dilatation sub-distale qui donne au contour externe du protopodite un profil crusculiforme (1). La partie chitinisée du basipodite est formée de deux plaques d'ailleurs incomplètement séparées. Ces plaques forment à l'article une sorte d'armature, de tablier interne incomplet, la face externe restant membraneuse. Les deux faces (tergale, sternale) de l'article ne sont point symétriques quant à la disposition des aires chitinisées (cf. fig. 33 p. 79). A l'extrémité distale de sa face tergale, la basipodite porte un endite, homologue du lobe apical dit « masticatoire » très généralement développé en ce point chez tous les Isopodes.

Cet endite lancéolé, acuminé, atteignant l'extrémité distale du 1^{er} article du palpe, n'a probablement pas été vu par OMER-COOPER qui ne le signale ni ne le figure. Enfin, du côté interne, au niveau de la suture qui sépare le basipodite du palpe, s'insèrent, en un même point, deux courts rétinacles, composés d'un pédoncule grêle et d'une tête renflée, globuleuse.

Les bases des rétinacles sont contiguës et leurs axes divergents, à 90° l'un de l'autre (2).

Le palpe se compose de trois articles dont les limites sont indistinctes du côté externe mais que leurs endites permettent de compter; il est cilié à la partie proximale de son bord externe, et légèrement arqué, à convexité externe. A partir des rétinacles, et jusqu'à l'apex, les maxillipèdes ne sont plus en contact. A l'apex l'axe de l'article est presque perpendiculaire à celui du protopodite.

L'endite du premier article est un robuste stylet pourvu de dents de scie à son bord interne. Son apex étiré, tronqué, atteint l'extrémité distale du palpe et est armé d'environ 14 dents, disposées en trois groupes : 1° un groupe sub-apical d'environ 8 très petites dents rapprochées, simples crénelations; 2° une série de 5 fortes dents triangulaires, légèrement infléchies proximatement, largement séparées les unes des autres par des diastèmes à fond concave ou à fond plat (entre la 1^{re} et la 2^e) (3); 3° une petite dent obsolète proximale. Enfin, entre cette dernière et le bord distal du basipodite, s'insère une très robuste soie droite et rigide, perpendiculaire à la surface sur laquelle elle s'insère.

L'endite du deuxième article palpaire est une lame mince en forme de triangle scalène, s'insérant par sa base sur la face sternale du palpe

(1) De *crusculum*, mollet, petite jambe.

(2) OMER-COOPER écrit : « There is a single pair of coupling-hooks which are situated just below the palp and near the middle of the maxillipeds, so that when in position they hold them at right angles to each other » (1916-17, p. 235). Si dans la seconde partie de la phrase, « they » désignait l'appendice et « them » les rétinacles, la description serait parfaitement correcte.

(3) Les dents sont comptées distalement-proximatement.

et ayant ses côtés inégaux, le proximal plus long que le distal. Comme le stylet barbelé, cette lame atteint l'extrémité distale du maxillipède. Son sommet est tronqué-arrondi; son bord distal porte deux redans successifs et son bord proximal une très courte épine, vraisemblablement sensorielle, plus rapprochée du sommet que de la base. Une forte soie, présente à ce niveau du palpe, est peut-être insérée sur la face tergale du deuxième endite (?).

Le troisième — et dernier — article du palpe, très cintré, porte : 1° un aiguillon apical, court mais robuste (1); 2° une série de six soies dont les trois distales, sont réunies en bouquet et, comme la suivante, isolée,

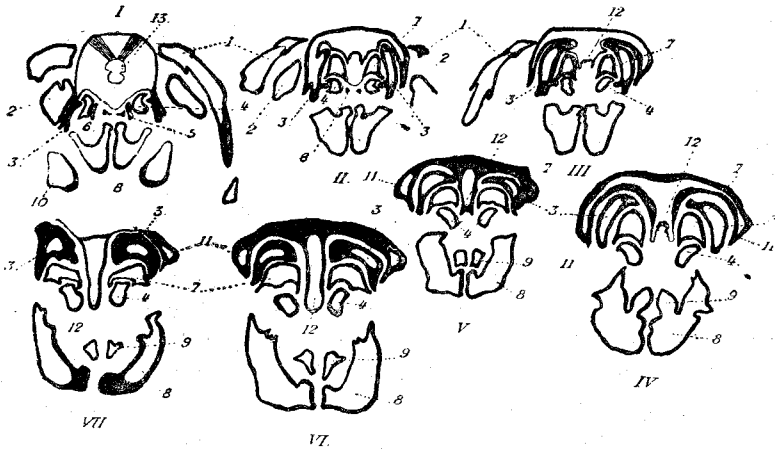


FIG. 38. — Coupes transversales du cône buccal de *Paragnathia formica* (larve), d'arrière en avant, I-VII.

(1, antennule; 2, antenne; 3, mandibule; 4, maxillule; 5, ? lobe interne des maxillules; 6, ? maxille; 7, paragnathes; 8, maxillipède; 9, endite du basipodite du maxillipède; 10, gnathopode; 11, ailes du *labrum*; 12, raphé sternal du *labrum*; 13, cesophage).

présentent une courbure très caractéristique. Les six soies sont disposées de la façon suivante : 3+1+2.

GNATHOPODE.

(Figs. 34, 56 A.)

L'appendice du 2^e segment périal, soudé au céphalon, se présente chez toutes les pranizes, non comme une patte ambulatoire mais comme un robuste organe de préhension, le gnathopode.

(1) Il est possible qu'il ne faille pas considérer ce processus comme une simple épine, mais comme un endite réduit, peut-être même comme représentant un article atrophié.

Cet appendice se compose, comme tous les péréiopodes de tous les *Gnathiidae*, de six articles. Il s'insère loin de la ligne médiane sur un acétabulum formé par le coxopodite soudé au tégument (1) et ayant conservé la disposition caractéristique des articulations coxo-basales.

La courbure générale en S de l'appendice est très prononcée; en position normale le plan de la griffe est sensiblement parallèle au plan sagittal de l'animal.

Le basipodite a la forme d'un rectangle allongé, portant une soie interne sub-terminale et sur sa surface dorsale une série d'écailles saillantes semi-lunaires (2), disposition que OMER-COOPER décrit trop sommairement en qualifiant le tégument de « slightly ridged ».

L'ischiopodite est très court, trapézoïdal; son bord externe est contenu 4 fois $1/2$, son bord interne 2 fois seulement dans le bord interne du basipodite. Il porte sur son bord interne 1 sétule et à son angle distal-externe un robuste aiguillon court qui est peut-être homologue de la soie raide, qui est toujours présente au même point, à l'extrémité distale du bord supérieur, sur les péréiopodes.

Le méropodite, plus long que l'ischiopodite, a des bords très légèrement convexes et porte quelques soies distales, dont l'une, interne, particulièrement forte.

La partie d'appendice qui s'étend du méropodite à l'articulation dactylienne semble, à un examen superficiel, composée d'un seul article, la ligne sinueuse séparant un carpopodite d'un propodite étant peu visible et la séparation de ces articles ne se marquant par aucun accident apparent du contour. SMITH figure comme un article unique la somme carpopodite et doit, pour rétablir le nombre normal d'articles, en imaginer un supplémentaire (1904, pl. 18, fig. 2, 7, 7a). Le carpopodite est très réduit et son articulation avec l'article suivant ankylosée; sa forme est à peu près triangulaire, son bord interne étant considérablement plus long que son bord externe, presque nul.

Le propodite est allongé, plus long, de par la forme du carpopodite, à son bord externe où il atteint presque le méropodite, qu'à son bord interne. C'est le plus long des articles du gnathopode. Il porte distalement, à sa face, une vaste surface articulaire semi-circulaire servant de guide au dactylopodite dans son mouvement (cf. fig. 45 B). Cette surface, limitée par un rebord chitineux très apparent, rappelle l'aspect d'une ventouse et a même été décrite comme telle par KOSSMANN (1877, p. 106).

Le dactylopodite, prolongé par l'ungulus, forme une très robuste

(1) A un moindre degré cependant que celui des *pedes gressorii* puisqu'il reste ici en relief sur le tégument, si bien qu'on l'a figuré comme individualisé (SMITH, 1904, pl. 18, fig. 2).

(2) Cette ornementation est très largement répandue sur les appendices céphaliques de beaucoup de pranzes; ici elle est très peu développée.

griffe courbe, dure, fortement chitinisée et munie à son bord proximal interne d'une petite dent. A l'extrémité du dactylopodite on distingue, sur la face rostrale, l'organe dactylien (2 tiges), et sur la face caudale une tige isolée.

Les thèses suivantes résumeront mon sentiment concernant la nature des pièces buccales chez les pranizes, et partant chez les *Gnathiidæ* en général :

- 1° *Les mandibules et les maxillipèdes des auteurs sont correctement nommés ;*
- 2° *Les maxillules ou premières mâchoires des auteurs représentent un appareil métastomien (paragnathes) ;*
- 3° *Les maxilles ou deuxième mâchoires des auteurs représentent les premières mâchoires des Isopodes normaux ;*
- 4° *Les maxilles des pranizes sont atrophiées et représentées par de très petits appendices qui ont échappé jusqu'ici aux investigations.*

Dans les pages suivantes je vais exposer les raisons qui militent en faveur de cette interprétation nouvelle :

I. — *Les maxillules (mx1) des auteurs sont des paragnathes.*

a) *Existence de deux paires de mâchoires.* — La découverte d'une 2^e paire de mâchoires (mx2) entre les mx1 (=mx2 des auteurs) et les maxillipèdes, complète le nombre normal des pièces buccales. Le seul fait qu'en plus des pièces buccales vraies, existe une structure orale, suffirait à la faire considérer comme paragnathique.

b) *Position topographique.* — Ces appendices sont placés immédiatement au contact de l'orifice buccal, auquel ils fournissent, par leur base soudée, un plancher ; c'est la position typique, générale, de toutes les structures paragnathiques (*labium*) des Isopodes. Le cas des pranizes est donc normal, les maxillules et les maxilles s'insérant en arrière de la bouche, de la lèvre inférieure qui la limite caudalement et des mandibules.

c) *Morphologie.* — Non seulement les paragnathes ne présentent ni articulation avec le tégument, ni segmentation de leur axe (ce qui à soi seul ne serait pas une preuve suffisante puisqu'on connaît des paragnathes articulés et segmentés), mais de plus sont manifestement impairs. Malgré les apparences ils sont parfaitement réunis à leur base, sur la ligne médio-sternale, et ne doivent être considérés que comme les deux lobes d'une même pièce, impaire. Il est cependant exact que des appendices primitivement pairs peuvent se souder à leur base (maxillipèdes des Amphipodes, à coxopodites soudés) mais il est plus qu'improbable que l'on ait affaire ici à une morphologie analogue. L'extrême ressemblance des maxillules de tous les Isopodes suceurs et le peu de rapport avec ces dernières des maxillules des auteurs est aussi une très forte présomption en faveur de l'interprétation soutenue ici.

d) *Rôle.* — Quoique la fonction d'un appendice ne puisse, en principe, être envisagée comme capable de déceler sa nature, il n'est pas inutile de faire remarquer que le rôle des paragnathes de la pranzite, cadre avec la fonction généralement attribuée aux paragnathes. Son rôle (passif, puisque l'appareil est immobile) est en effet de servir de guide aux stylets maxillulaires et, par leur base, de contribuer à la formation d'un canal de succion.

c) *Développement.* — Bien que je n'aie pas encore pu observer le stade — de l'existence duquel j'ai la certitude — où apparaît l'appareil paragnathique, l'embryologie révèle entre les paragnathes et les pièces buccales vraies d'importantes différences, prouvant bien qu'il s'agit de formations de nature hétérologue. C'est ainsi qu'alors que les pièces buccales apparaissent sous forme d'ébauches symétriques *écartées*, laissant entre elles un espace ventral médian, les ébauches des paragnathes sont contiguës sur la ligne médiane, d'où la présomption qu'elles ne représentent que des évaginations tégumentaires, non homologues d'appendices vrais.

II. — *Les maxilles (mx2) des auteurs sont les maxillules (mx1)*

a) *Morphologie.* — Celle-ci rapproche les maxilles des auteurs des maxillules des Isopodes normaux (fig. 36). Si l'on considère chez ceux-ci les modifications qui accompagnent, dans la morphologie des pièces buccales, l'adaptation à la vie parasitaire, on assiste toujours à la transformation des maxillules (par réduction de la lame interne et élongation de l'externe) en un stylet muni à son bord distal interne de denticulations, ou à son apex d'épines. Le rôle d'instrument de perforation est dans tous les cas joué par les mandibules et les maxillules. Jamais, chez aucun Isopode suceur, les maxilles ne présentent de caractères analogues et, sans prendre part à la formation de l'appareil perforant, tendent au contraire à une réduction toujours plus accentuée à mesure que ce parasitisme se fait plus constant. Il semble donc parfaitement invraisemblable que deux appendices distincts, appartenant à des somites différents, puissent arriver à une similitude — presque une identité — de forme aussi frappante que celle qui existe, par exemple, entre les maxillules des *Paranthura* et celles des *Gnathiidae* (*mx2 auct.*). D'ailleurs le lobe interne quoique obsolète existe parfaitement.

b) *Développement.* — Les maxillules ont un lobe interne très apparent chez l'embryon et permettent alors une comparaison particulièrement aisée avec l'appendice homologue des Flabellifères parasites. D'autre part on ne voit pas, sur cette prétendue maxille, d'orifice de la glande maxillaire, celui-ci étant parfaitement visible à la base de l'appendice suivant, incontestablement une maxille.

c) *Position topographique.* — Les maxillules sont placées en arrière de la bouche, ne sont précédées que des mandibules (dont elles sont séparées par les paragnathes) et sont suivies d'une paire de mâchoires réduites (évidemment mx_2), placées entre elles et les maxillipèdes. Les appendices jusqu'ici nommés « deuxièmes mâchoires » occupent donc la position typique et normale des « premières mâchoires ».

III. — *Les maxilles (mx_2) sont atrophiées.*

a) *Position topographique.* — Puisque les deuxièmes mâchoires des auteurs sont en réalité les premières et puisqu'il existe, entre ces maxillules et les maxillipèdes, une paire d'appendices, cette seule constatation suffirait à les faire considérer comme les véritables deuxièmes mâchoires.

b) *Morphologie.* — Il est toujours délicat de comparer utilement des appendices qui, à la suite d'une atrophie (ou d'un arrêt de développement) diffèrent considérablement du type normal. Il faut pourtant remarquer que, nous l'avons vu, cette atrophie des maxilles est générale chez les Isopodes suceurs et même que l'on trouverait des analogies de forme intéressantes entre les maxilles des pranizes et celles, par exemple, de *Lanocira Kröyeri* ou de *Barybrotos agilis*.

Mais il y a plus, et si l'on examine la morphologie des maxilles chez les embryons on peut y découvrir — non sans difficultés d'ailleurs — mais avec une parfaite netteté l'orifice de la glande maxillaire. A lui seul ce fait capital suffirait à établir le bien fondé de mes affirmations.

ÉTUDE COMPARATIVE DE L'APPAREIL BUCCAL DES ISOPODES SUCEURS

Les sous-ordres d'Isopodes qui — outre les Gnathiidés larvaires — renferment des types à pièces buccales suceuses sont au nombre de trois : *Anthuridea*, *Epicaridea*, et *Flabellifera*.

Chez les Flabellifères on observe une succession de formes allant d'un parasitisme accidentel (types rapaces, prédateurs, hématophages) à un parasitisme obligatoire et permanent (types sédentaires, fixés) en passant par un parasitisme temporaire. L'adaptation graduelle au parasitisme se manifeste, non seulement par la morphologie des pièces buccales, mais par l'épaississement général des téguments, la réduction des yeux, la transformation des péréiopodes qui d'ambulatoires deviennent préhensiles, la réduction des uropodes et une tendance à la disparition de l'ornementation des téguments (tubercules, épines, etc.).

Les pièces buccales offrent une série particulièrement instructive, devenant, de broyeuses, suceuses, processus qui se manifeste de la façon suivante :

1° Constitution d'un « cône buccal » par le rapprochement des extrémités distales des appendices longs (*md*, *mx1*, souvent *mxp*);

2° Diminution générale de la sétosité des appendices, et remplacement des soies apicales par des épines ou des crochets;

3° Élongation de la mandibule, réduction du tranchant qui tend à se transformer en une pointe unique, disparition de la « spine-row » et de la *lacinia mobilis*;

4° Transformation de la maxillule en un stylet rectiligne à épines apicales, par la disparition de la lame interne et l'élongation de l'externe qui se rétrécit, devient styliforme et porte, au lieu de soies, une ou plusieurs épines en forme de crochets aigus;

5° Réduction des lobes des maxilles et remplacement des soies par un petit nombre d'épines; l'appendice ou bien tend franchement à l'atrophie (*Corallanidæ*, *Alcironidæ*, *Barybrotidæ*) ou bien tout en conservant une taille normale, acquiert un aspect cylindrique, à extrémité distale arrondie et uncinifère, sans jamais présenter de tendance au rétrécissement en stylet distalement aigu;

6° Réduction du nombre des articles du palpe (de 5 à 2) du maxillipède, disparition des soies et développement de crochets terminaux, élongation générale de l'appendice tendant à devenir rectiligne et cylindroïde.

Quoique les transformations suceuses des pièces buccales des Flabellifères soient infiniment moins complexes que celles des Gnathiidés (1), on peut remarquer que toutes les tendances qui existent chez les premiers ont fonctionné aussi chez les seconds mais avec une autre intensité et peut-être aussi depuis plus longtemps. Le cône buccal s'est parfaitement individualisé, les mandibules ont perdu toute trace de palpe et sont devenues styliformes, les maxillules se sont démesurément allongées, les maxilles au contraire se sont atrophiées et les maxillipèdes, devenus rectilignes par l'acquisition d'un endite styliforme denticulé, prennent part à la perforation — ou pour le moins à la préhension.

Le cas des Epicarides (fig. 37) nous montre une adaptation beaucoup plus poussée à la succion. Le cône buccal est bien développé, parfois même (larves de *Dajidae*) remplacé par une ventouse pédonculée, par la lumière de laquelle proéminent les extrémités aiguës des mandibules. Sa paroi est essentiellement formée par les deux lèvres épistome et « hypostome », généralement plus ou moins triangulaires, l'« hypostome » pouvant être fendu et posséder alors deux « lobes paragnathiques ».

Les formes larvaires d'Entonisciens ont une lèvre inférieure qui serait

(1) Il ne suffit pas qu'un animal soit parasite, même permanent, pour qu'il ait pièces buccales suceuses : les Mallophages et les Cyames ont des pièces broyeuses car ils ne perforent pas les téguments ou les phanères, mais les rongent. Il y a des formes qui tout en vivant *sur* un hôte, temporairement il est vrai, ne prennent pas de nourriture et sont tout simplement phorésiques.

placée entre les maxillules et les maxilles, le cône buccal contenant les mandibules et les maxillules. Si cette disposition existe réellement il serait difficile de considérer cette hypostome comme homologue de celui des Isopodes normaux, lequel se trouve toujours immédiatement après les mandibules et jamais entre les maxillules et les maxilles. Cependant comme l'hypostome des Entonisciens est certainement homologue de celui des *Bopyridæ* par exemple, lequel est conforme au cas général et naît sous la forme de deux paragnathes, il est bien vraisemblable que les maxillules des Entonisciens sont à l'extérieur du cône buccal.

Il existe le plus souvent une seule paire, constante, de stylets perforants, les mandibules, rarement deux paires (mandibules et maxillules). Les maxilles sont absentes ou très réduites et jamais styliformes.

Comparé à l'appareil buccal pranizien celui des Epicarides possède des particularités qui lui sont propres (rôle et forme de l'« hypostome », atrophie fréquente des maxillules, existence occasionnelle d'une ventouse rostrale) et des procédés communs de transformation morphologique (saillie d'un cône oral à paroi complète, élongation des mandibules, parfois des maxillules, atrophie constante des maxilles).

L'étude des Anthuridés (fig. 35) révèle entre ceux-ci et les pranizes, quant aux pièces buccales, une convergence pouvant aller jusqu'à l'identité (maxillules) (1).

Leur extrême exigüité rend l'étude des pièces buccales des *Anthuridae* délicate et difficile, si bien que les auteurs ne sont pas encore aujourd'hui d'accord sur certains points (les maxilles et les paragnathes par exemple).

L'adaptation à la fonction perforatrice et suceuse ne se rencontre pas

(1) Le problème éthologique soulevé par la présence chez les Anthuridés de pièces buccales suceuses reste à résoudre. Je ne connais dans toute la littérature carcinologique que deux renseignements sur ce point; le premier est la légende d'un dessin dans le traité classique de BATE and WESTWOOD (II, p. 162) : « The following vignette represents some fishermen drawing in a seyne full of fish, on most of which these crustacea attach themselves ». La deuxième mention se trouve dans STEBBING (Isopoda in Fauna and Geog. Maldive and Laccadive Archip., vol. II, pt. 3, 1910, p. 699) : « A single specimen, about 6mm. long, of a species apparently belonging to *Anthura* or *Cyathura*, was found on the back of a teat-fish (Holothurie) at Minikoi ». CRAWSHAY (Journ. Mar. Biol. Assoc., IX, 1912, p. 351) a signalé un *Anthura gracilis* découvert engagé la tête la première (cf. STEBBING, et HASWELL cité par STEBBING, 1893, pp. 334-335) dans un tube de *Sabellaria spinulosa*; l'auteur ne spécifie pas malheureusement si le tube était habité. On trouvera un exposé de tout ce qui est aujourd'hui connu — fort peu de chose — de l'éthologie des Anthuridés dans BARNARD (1925, pp. 125-127).

De la forme de cet appareil buccal on peut inférer que les Anthuridés se nourrissent de sucs animaux et, du fait qu'on les capture souvent libres, que leur parasitisme est intermittent, plus probablement que protélien. Quand à l'hôte, il est inconnu. Leur présence sur les poissons eût été remarquée si elle était normale. On trouvera peut-être la solution de ce problème chez des Invertébrés, probablement sessiles (Coelentérés, ou Ascidies). Personne jusqu'ici n'a pu expérimentalement étudier le sujet.

dans tous les genres au même degré et NORMAN et STEBBING (1886) ont pu diviser les Anthuridés en deux groupes caractérisés, a) le premier, 1^o par des mandibules ne différant qu'assez peu du type normal, ayant un tranchant plus ou moins denté et portant une lame denticulée semi-circulaire plus ou moins développée et 2^o par des maxillules assez peu allongées, parfois piriformes avec quelques dents apicales, b) le deuxième, 1^o par des mandibules en lancette, scalpelliformes, aiguës, inermes et 2^o par des maxillules styliformes, très grêles, très allongées et portant un bord distal-interne en scie.

Cône buccal. — Examinée de profil, la tête de *Paranthura costana* BATE et WESTW. (1) montre un cône très net, et très bien délimité, dirigé obliquement en avant et vers le bas. Les contours du cône forment un triangle dont le sommet (distal) est composé par les extrémités contiguës des pièces buccales. Dépasant notablement ce sommet, on aperçoit le stylet maxillaire, de beaucoup le plus long des éléments buccaux et certainement le premier à entrer en contact avec le tégument à perforer, comme STEBBING (1900) l'a déjà fait remarquer. Les parois du cône sont formées de trois éléments, l'épistome (clypeus + labre), la dilatation basilaire des mandibules et, à la face sternale du cône, les maxillipèdes. Chez les espèces de la Section I de NORMAN et STEBBING, le cône est moins accusé et la part prise par le corps mandibulaire à la constitution de ses parois pleurales est moins grande.

Epistome. — La lèvre supérieure est toujours bien développée et à peu près triangulaire. Chez *Paranthura* on distingue une partie proximale triangulaire à bords pleuraux un peu concaves et un lobe distal rectangulaire : par analogie avec le cas général on peut réserver à ce dernier le nom de labre et appeler clypeus la partie proximale. L'épistome n'est jamais très cintré et ses bords sont peu recouvrants.

Mandibules. — Le type caractéristique de la section I se rattache sans difficulté au type normal dont la forme générale est conservée. Dans la section II, chez *Paranthura* leur morphologie est toute autre : la partie distale de l'appendice est un stylet gladiolé, sans denticules, à apex acéré ; la partie proximale, qui porte un palpe bien développé, est considérablement cintrée longitudinalement : c'est ce lobe sternal que l'on aperçoit en vue latérale s'étendre du clypeus presque jusqu'au maxillipède. Vue sous un certain angle, grâce à cette forme particulière de la base, la mandibule semble composée de deux pièces, le stylet distal semblant articulé sur la partie dilatée.

Maxillules. — Dans la section I les maxillules ressemblent encore au

(1) Espèce à laquelle je ferai de fréquentes allusions sous le simple nom de *Paranthura*.

type normal dont elles diffèrent par la réduction de la lame interne et la grande élongation de l'externe dont l'apex porte un petit nombre de dents. Chez *Paranthura* au contraire les maxillules sont représentées par deux très longues baguettes, excessivement grêles, dépassant notablement les autres pièces buccales. Leurs extrémités distales divergent légèrement et portent des dents de scie *extérieurement* (1), modalité exigée par le rôle de l'appendice qui est non seulement de pratiquer une plaie mais de maintenir celle-ci ouverte et peut-être aussi de s' « ancrer » dans ses parois.

Maxilles et paragnathes. — Ici commencent les difficultés véritables. Il ne reste plus, en effet, entre les maxillules et les maxillipèdes qu'un organe d'une analyse difficile, essentiellement composé : 1° d'un lobe médian postérieur, plus ou moins bilobé distalement et 2° de deux lobes latéraux antérieurs au lobe médian.

BATE et WESTWOOD semblent considérer ce complexe comme une lèvre inférieure et admettent de ce fait l'absence totale d'une des paires de mâchoires. DOHRN qui trouve plus vraisemblable l'absence d'hypostome que celle de maxilles, regarde l'ensemble comme des maxilles soudées à la base, mais conserve cependant quelque doute quant à la valabilité de son interprétation comme le montre la légende de la planche : « *Verwachsenes zweites Maxillenpaar (?)* ». NORMAN et STEBBING ne font pas d'allusion à cet appareil en ce qui concerne leur section II : pour la 1^{re} ils mentionnent des « *second maxillae without palp, with the distal extremity slightly cleft* » et comme ils figurent sous le nom de labium le lobe médian de *Cyathura carinata*, on peut en conclure que pour eux le lobe médian est l'hypostome, les lobes latéraux représentant les maxilles (2). En 1900 STEBBING, à deux pages de distance, adopte deux interprétations différentes, considérant, pour *Apanthura sandalensis* le lobe médian comme des maxilles soudées et les lobes latéraux comme des paragnathes, puis soutenant l'opinion opposée pour *Paranthura lifuensis*. H. J. HANSEN enfin, à propos du genre *Cyathura* admet la disparition des maxilles et attribue à l'hypostome tout le complexe post-maxillaire.

L'hypothèse suivant laquelle les lobes latéraux représentent les maxilles est infirmée par le fait aisément observable que les maxillules leur sont *postérieures* (ou supérieures en vue sternale) ou que ces lobes se trouvent entre les mandibules et les maxillules et qu'il est dès lors absurde de les assimiler à des maxilles.

(1) Et non intérieurement comme l'a affirmé DOHRN (1870). En constatant que le bord denticulé est topographiquement l'externe, je ne préjuge pas de sa véritable nature, une torsion de l'appendice pouvant avoir amené le bord interne vrai à être externe.

(2) STEBBING adopte également cette opinion (1910, p. 620) en considérant que la figure de DOHRN du complexe labial de *Paranthura* « *no doubt, as Dr CHILTON has already suggested, represents the pair of second maxilla with the deeply cleft lower lip between them* ».

Moins invraisemblable est l'opinion qui regarde le lobe médian comme étant, lui, maxillaire. En effet, l'extrémité distale de ce lobe recouvre — chez *Paranthura* — une partie des maxillules et aurait donc au moins les exigences topographiques réclamées par des maxilles.

Cependant la conception d'HANSEN est peut-être actuellement la plus satisfaisante car il semble bien que le lobe médian soit soudé à l'hypostome et n'en représente qu'une lame sternale, pouvant s'étaler au-dessus des maxillules. Chez *Cyathura*, où le lobe médian ne recouvre pas les maxillules, celles-ci paraissent (HANSEN, 1916, pl. XV, fig. 2d) plus caudales même que ce lobe. En ce cas tout le complexe labial inférieur

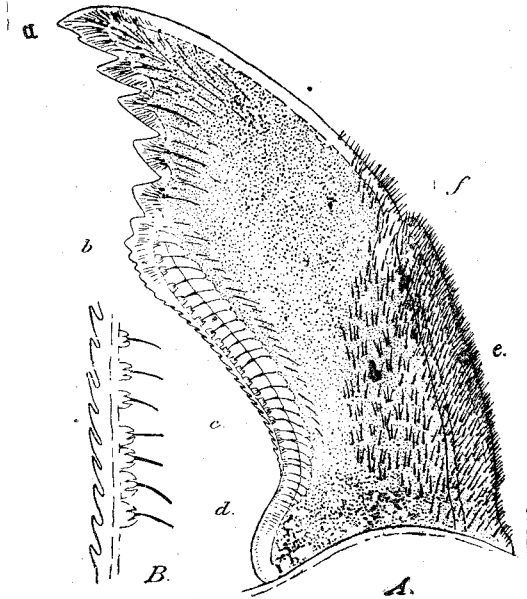


FIG. 39. — *Paragnathia formica* ♂.

A. Mandibule, face tergale. — B. Portion du bord proximal interne (a, apex; b, angle interne; c, sinus interne; d, dilatation basilaire interne; e, face externe de la pyramide proximale; f, redan).

serait intercalé entre les mandibules et les maxillules. Et les maxilles qui devraient se trouver entre les maxillules et les maxillipèdes feraient entièrement défaut. L'étude de l'embryologie résoudra peut-être définitivement ce problème.

Maxillipèdes. — Ces appendices varient considérablement quant au nombre de leurs articles et sont généralement plus ou moins allongés, sans lobes internes ni épipodite.

Cette rapide revue de la morphologie buccale des *Anthuridæ* nous permet de lui comparer celle des *Gnathiidæ* larvaires. L'ensemble des

appareils a évidemment un aspect très similaire, au point que DOHRN y voyait la preuve d'une parenté entre les deux groupes (cf. p. 638) alors qu'il ne s'agit que d'une ressemblance superficielle, d'un cas de convergence (1).

Les points communs sont les suivants :

- 1° Existence d'un cône buccal très net ;
- 2° Présence d'un épistome très développé ;
- 3° Elongation en stylet des mandibules ;
- 4° Elongation en stylet denticulé des maxillules ;
- 5° Elongation des maxillipèdes.

Des différences importantes séparent ces deux types d'organisation ; ce sont, chez *Paranthura* :

- 1° La participation de la mandibule à la constitution de la paroi du cône ;
- 2° La subsistance du palpe mandibulaire ;
- 3° L'extraordinaire développement de l'hypostome ;
- 4° L'absence de lobes internes aux maxillipèdes.

2. — PIÈCES BUCCALES DES MALES.

Le mâle adulte possède un nombre réduit de pièces buccales : le céphalon porte seulement une paire de mandibules, une paire de maxilles, une paire de maxillipèdes et une de gnathopodes. On ne lui connaît ni épistome, ni hypostome, ni maxillules.

MANDIBULES.

(Figs. 39, 51 B-C.)

Les mandibules saillantes du mâle donnent à celui-ci un aspect si particulier — et une telle ressemblance avec certains hexapodes — qu'elles ont vivement attiré l'attention des auteurs, ce dont témoignent un certain nombre de dénominations spécifiques (*asciaferus*, *falcarius*, *ferox*, *forficularis*, *latidens*, *manticorus*, *maxillaris*, *rapax*, *scarites*, *termioides*, *vorax*) ou générique (*Gnathia*) (2).

Ce sont des organes robustes, dépassant le plus souvent largement le bord frontal en avant et ayant l'aspect de tenailles à bord interne fréquemment denticulé. Je ne reviendrai pas ici en détail sur les différentes parties composant la mandibule et la terminologie qu'il leur faut appliquer, ces points étant traités ailleurs (pp. 272).

(1) Il faut remarquer que DOHRN ne semble avoir connu que *Paranthura* alors que les genres de la section I sont bien différents et bien moins aberrants.

(2) On trouvera d'autres exemples dans les formes décrites plus bas, *Elaphognathia lucanoides*, *E. rangifer*, *G. alces*.

Il existe chez les *Gnathidæ* une assez grande variété de formes mandibulaires, permettant de définir un certain nombre de types, travail que HESSE tentait déjà en 1864, en distinguant :

- 1° Mandibules en forme de *tenailles*, denticulées seulement à leurs extrémités ;
- 2° Mandibules en forme de *hache*, à bords internes sans dentelures ;

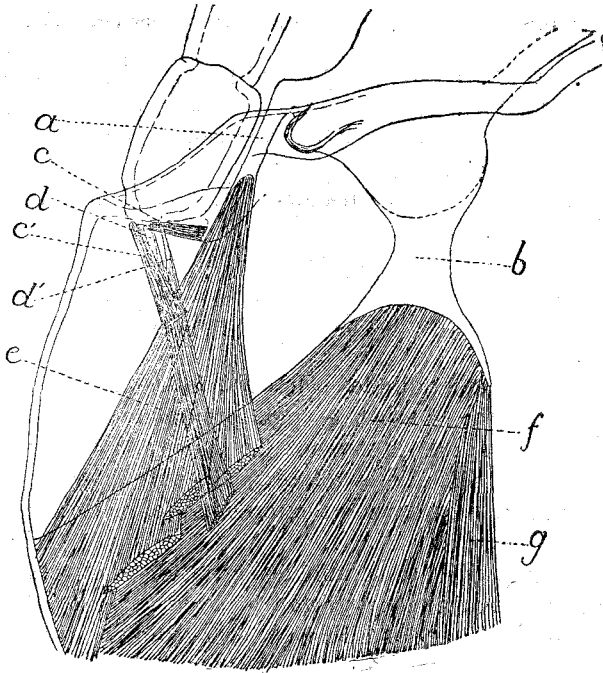


FIG. 40. — *Paragnathia formica* ♂, angle antéro-latéral du céphalon.

(a, tendon du faisceau mandibulaire abducteur ; b, tendon du faisceau adducteur ; c, c', moteurs antennaires ; d, d', leurs antagonistes ; e, faisceau mandibulaire abducteur ; f, faisceau adducteur principal ; g, adducteur auxiliaire).

3° Mandibules *falciformes*, à bords internes unis, mais offrant des impressions de dentelures ; bords externes avec un contre-fort formant bourrelet ;

4° Mandibules *falciformes*, à bords internes denticulés, sans contre-fort saillant aux bords externes.

Ces deux derniers groupes n'en représentent qu'un, car il n'existe pas une seule mandibule sans redan, et d'autre part le caractère tiré de la réalité ou de l'apparence des dents du tranchant est assez variable.

Il n'est pas aisé de grouper en catégories les types actuellement connus de mandibules gnathiidiennes, tant leur diversité morphologique est grande. Je proposerai cependant la classification suivante :

Division I : Mandibules toujours plus ou moins forcipiformes, courtes, rarement très allongées et alors à apex simple, l'élongation portant sur la pointe, non sur le manubrium. (Tous les Gnathiidés, sauf le sous-genre *Elaphognathia*, appartiennent à cette division).

Groupe A : ni lobe, ni lame interne proximo-dorsale.

Type *a* (*maxillaris*) : tranchant rectiligne, long, denticulé, réuni au manubrium par un bord proximal transverse. (*G. africana*, etc.).

Type *b* (*Calmani*, seul exemple) : tranchant long, convexe, denticulé sans angle proximal défini.

Type *c* (*antartica*) : mandibules peu calcifiées, tranchant court, inerme ou presque, réuni au manubrium par un bord proximal très oblique; apex mousse. (*G. elongata*, *G. oxyuræa typica*).

Type *d* (*spongicola*) : mandibule très dilatée transversalement; redan extrêmement saillant; pointe courte, obtuse. (*G. disjuncta*, *G. oxyuræa Normani*).

Type *e* (*hirsuta*) : mandibules calcifiées, robustes, courtes, très redressées; tranchant sinué, inerme, à angle proximal accusé, bord proximal très concave; carène externe souvent denticulée (*G. calva*, *G. robusta*, etc.).

Type *f* (*fallax*) : mandibules dilatées, de contour grossièrement losangique; tranchant convexe; carène externe haute, inciso-dentée (*G. inopinata*).

Type *g* (*curvirostris*) : mandibules étroites, allongées, à tranchant inerme (*Bathygnathia* et *G. serrata*).

Type *h* (*formica*) (1) : mandibules à bords externe et interne sub-parallèles, à tranchant court, denticulé, atteignant l'apex.

Groupe B : un lobe conique interne, proximal.

Type *i* (*venusta*) : tranchant concave, court, réuni au manubrium par un bord proximal très oblique; lobe proximal dorsal (*G. vorax*, *G. illepida*).

Type *j* (*alces*) : mandibule très allongée, en alène, à pointe démesurée; tranchant rectiligne; bords externe et interne parallèles jusqu'à la double constriction du redan à l'extérieur et de la terminaison distale du tranchant à l'intérieur; lobe proximal dorsal.

Type *k* (*diceros*) : mandibule très ramassée, courte; tranchant réduit à une saillie denticulée; lobe proximal ventral.

(1) Type 1 de HESSE.

Groupe C : une lame interne proximo-dorsale.

Type I (*calamitosa*) : tranchant étroit ; une lame proximale plus ou moins quadrangulaire (*G. Mortenseni*, *G. taprobanensis*, *Euneognathia*, etc.).

Division II : mandibules aberrantes, allongées sans distinction nette en pince et manubrium, à apex généralement bidenté (*Elaphognathia*).

Les mandibules, qui morphologiquement et normalement sont placées au voisinage immédiat de l'orifice buccal sont ici reportées beaucoup plus en avant et s'articulent avec un bord frontal, qu'elles dépassent largement, et non plus avec une surface tégumentaire céphalique sternale. Un cas très analogue se présente chez certains insectes et la même différence existe, quant à la position des mandibules, entre un *Asellus* ou un *Cirolana* et un *Gnathia* qu'entre un *Decticus* et un Lucane mâle, un soldat de Terme, ou un *Scarites*.

Il est utile de faire remarquer qu'entre la mandibule du *Gnathia* et celle du *Cirolana* (1) existe une différence de position analogue à celle qui sépare les pléopodes des uropodes chez un *Asellote*, où ils sont terminaux et dépassent souvent notablement le bord caudal du pléotelson. Dans les deux cas il s'agit d'un appendice primitivement appliqué contre le tégument sternal et devenu secondairement terminal.

Chez *Cirolana* comme chez *Gnathia*, les tranchants des deux mandibules s'affrontent dans un plan parallèle au plan coronal (2) du corps et perpendiculaire au plan sagittal, mais, dans le premier cas, le tégument céphalique peut être considéré comme une surface plane, elle aussi parallèle au plan coronal, alors que, dans le second, c'est une surface si réduite qu'elle devient une arête, surface qui, tout en restant perpendiculaire au plan sagittal, est ici perpendiculaire aussi au plan coronal. De cette différence essentielle en résultent d'autres concernant le mode d'articulation dans l'orientation de l'appendice.

Examinons par la face sternale le céphalon d'un Isopode normal, *Cirolana neglecta* H. J. H.. Nous trouverons le corps mandibulaire uni au tégument (3) en deux points situés à ses deux extrémités opposées, antérieure et postérieure (4). En avant, juste au-dessus du point d'insertion du palpe, on trouve un double condyle (*condylus articularius anterior* + *condylus anterior auxiliaris* de H. J. HANSEN), s'articulant avec les angles

(1) Ou entre la mandibule du *Gnathia* et son maxillipède.

(2) Ce qui n'implique nullement qu'elles se meuvent dans ce plan.

(3) Bien entendu la mandibule est unie au tégument céphalique par tout son contour, au moyen d'une membrane mince et flexible, mais nous entendons ici uniquement les unions articulaires servant de points d'appui à l'organe en mouvement.

(4) Les termes de proximal et de distal ne peuvent être utilisés ici car morphologiquement toute la surface articulaire de la mandibule est proximale.

latéraux du clypeus, en arrière un condyle unique (*condylus articularius posterior* de H. J. HANSEN) très développé (figs. 45, 66 E). Primitivement la mandibule a dû avoir une orientation comparable à tous les autres appendices, être perpendiculaire au tégument somatique, et posséder des points articulaires contigus. Par l'acquisition d'une direction particulière, oblique, ces points d'articulation se sont largement séparés, de toute la longueur du corps mandibulaire.

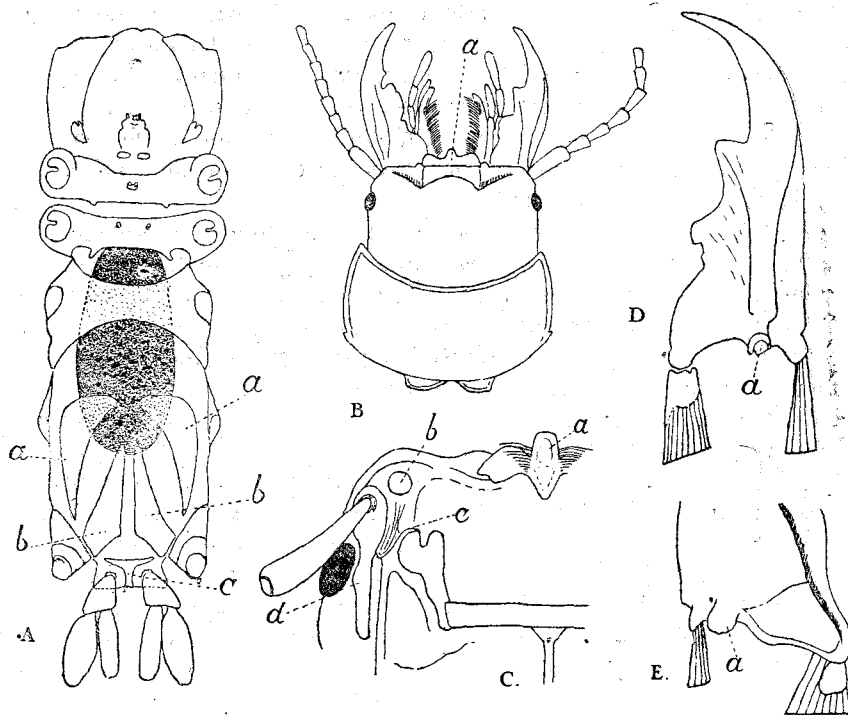


FIG. 41.

A. *Paragnathia formica* ♂, face sternale. (a, plaques antérieures de la division postérieure du péréion ; b, plaques postérieures ; c, pénis) — B. *Scarites gigas* ♂, céphalon et prothorax, face dorsale (a, labrum). — C. *Id.*, face sternale de la partie antérieure du céphalon, les pièces buccales enlevées (a, labrum ; b, condyle céphalique tergal de la mandibule ; c, acétabulum sternal ; d, sillon antennaire). — D. *Id.*, mandibule droite, face tergal (a, acétabulum). — E. *Id.*, mandibule droite, face sternale (a, condyle).

Chez les *Gnathiidæ*, le redressement de l'appendice par rapport au tégument sur lequel il s'articule (1) amène une contiguïté secondaire, *neogénétique*, des points d'articulation qui, puisque la mandibule s'insère

(1) D'oblique il lui devient perpendiculaire.

sur le bord frontal, au lieu d'être antérieur et postérieur, sont tergal (supérieur) et sternal (inférieur).

A sa partie supérieure la mandibule des *Gnathiidæ* s'articule avec le tégument, qui possède un condyle, par un acétabulum, et à sa partie inférieure, sternale, par un condyle développé, globuleux, s'articulant avec un acétabulum du tégument, creusé dans le bord frontal épaissi. Je considère les deux « condyles » antérieurs de *Cirolana* comme homologues de l'acétabulum dorsal de *Paragnathia*, comme un acétabulum à

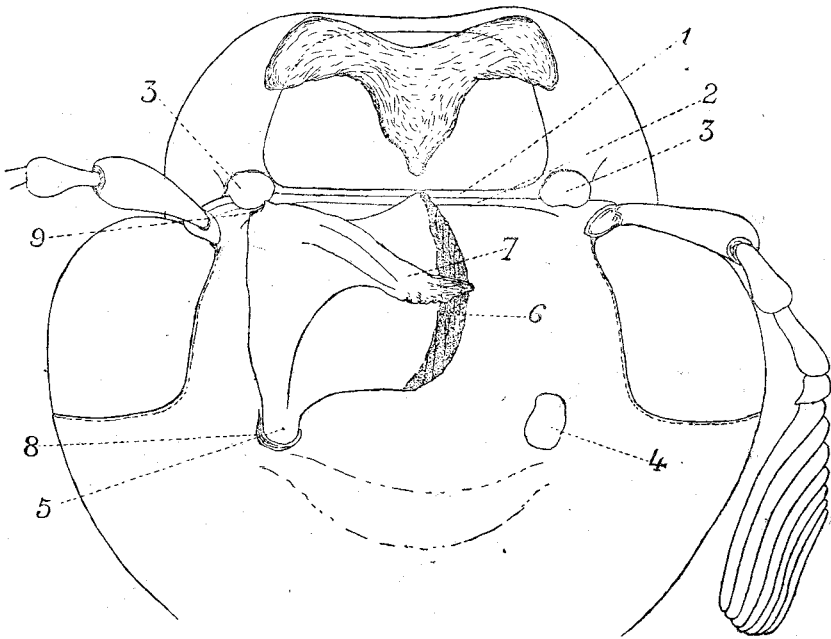


FIG. 42. — *Melolontha vulgaris*, céphalon, face ventrale.

(1, bord postérieur (proximal) du clypeus; 2, bord céphalique frontal; 3, condyle céphalique (antérieur); 4, acétabulum céphalique (postérieur) gauche; 5, condyle mandibulaire postérieur; 6, *pars molaris* de la mandibule; 7, *pars secans*; 8, acétabulum céphalique droit).

parois discontinues; ces « condyles » fonctionnent en effet comme l'acétabulum des *Gnathiidés*, puisqu'ils reçoivent entre eux la saillie articulaire du tégument.

L'articulation de la mandibule par un acétabulum antérieur (ou tergal) et un condyle postérieur (ou sternal) semble un cas répandu — peut-être général — chez les *Arthropodes*, admettant d'ailleurs, pour le détail, des modalités variées.

Chez un Brachyure, *Cancer pagurus* L., la mandibule (fig. 46) est constituée par une « tête » et une « apophyse » (1) sur laquelle s'insèrent les muscles de l'appendice. La tête est une région très convexe sternalement limitée à son bord interne par un tranchant à contour convexe. A la face tergale de la tête on distingue, à la partie moyenne, un tubercule arrondi et saillant (« molar process » de BORRADAILE) qui n'a rien à voir avec les articulations et n'est qu'un processus accessoire du lobe masticateur.

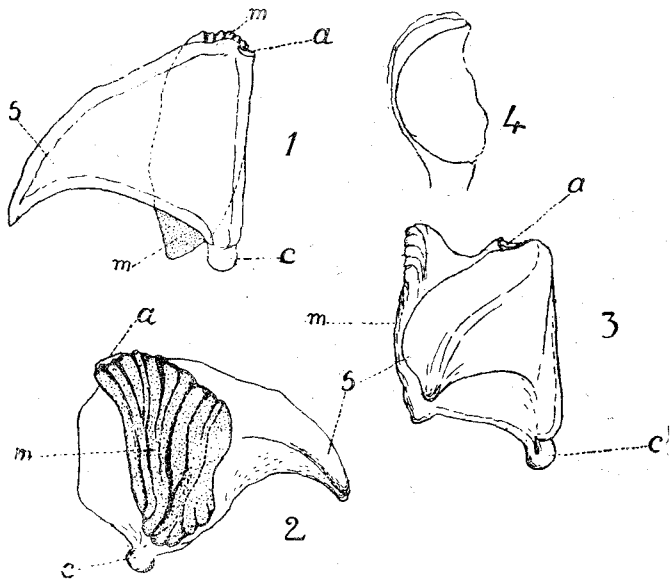


FIG. 43. — *Melolontha vulgaris*, mandibule gauche.

1, face externe. — 2, face interne. — 3, face sternale. — 4, acétabulum antérieur, face tergale (a, acétabulum antérieur; s, pars secans; m, pars molaris; c, condyle postérieur).

Immédiatement au-dessous de l'insertion du palpe se voit un acétabulum caractéristique dans lequel s'engage un condyle tégumentaire antérieur, appartenant pour BOURNE (*Journ. Lin. Soc., Zool.*, XXXV, p. 231, June 12, 1922, p. 49) au sternum du somite mandibulaire. Le rôle de condyle mandibulaire postérieur est joué par un simple angle, une apophyse condyloïde. L'appendice pivote autour de l'axe rectiligne unissant l'acétabulum à l'apophyse condyloïde.

(1) Termes proposés par BORRADAILE (*Journ. Lin. Soc., Zool.*, XXXV, n° 232, Sept. 30, 1922, p. 124).

Chez le Hanneton commun, *Hoplosternus melolontha* L. (= *Melolontha vulgaris* FABR.) on trouve une mandibule (figs. 42-43) à orientation normale (cf. *Cirolana*) pourvue d'un acétabulum antérieur s'articulant sur un condyle fourni par le bord proximal du clypeus, et un condyle postérieur pénétrant dans un acétabulum du tégument céphalique sternal.

La mandibule d'un soldat d'*Eutermes luciugus* Rossi ressemble beaucoup par son orientation à celle d'un *Gnathia*. Elle possède un condyle sternal volumineux, très apparent, presque sphérique et un acétabulum tergal. Examiné à un faible grossissement cet acétabulum paraît en rapport avec la saillie pré-antennaire. En réalité, il existe, entre la saillie pré-antennaire et l'acétabulum mandibulaire tergal, un condyle formé par l'angle proximal externe du clypeus, caractère très important à signaler et probablement très général. Un autre fait à signaler est la non superposition des articulations mandibulaires, l'acétabulum tergal étant considérablement interne par rapport au condyle sternal (fig. 16 B-C).

La mandibule forcipiforme du genre *Scarites* présente avec celle des Gnathiidés une extrême analogie (fig. 41 B-E). Elle présente une orientation identique. La partie basale possède, exactement comme chez *Paragnathia*, la forme d'une pyramide à trois faces, une latérale (externe), une tergale (interne) et une sternale (interne). L'articulation de l'appendice se fait : 1° par un acétabulum tergal s'appuyant sur un condyle tégumentaire qui est ici sans rapport avec le clypeus (1), assez distant de celui-ci et situé au voisinage de l'insertion antennaire ; 2° par un condyle sternal qui pénètre dans un acétabulum tégumentaire circonscrit par des replis chitineux séparant la fosse antennaire de la région buccale.

Les mandibules de *Paragnathia* sont de robustes appendices forcipiformes insérés, à chacune des extrémités du bord frontal, immédiatement en dedans des antennes et se croisant l'une sur l'autre sous l'action des muscles (2).

Ces mandibules n'ont pas subi de torsion ni de redressement et présentent à cet égard une morphologie primitive : elles sont étalées dans un plan parallèle au plan coronal et possèdent deux faces (tergale, sternale) et deux bords (externe, interne). Examinées par la face tergale les mandibules montrent un bord externe régulièrement courbe, convexe, interrompu, au 1/3 de sa longueur, par un redan peu accusé, à bords arrondis ; le bord interne, après une dilatation basilaire, devient parallèle au bord

(1) Par là, la mandibule du *Scarites* est plus voisine qu'aucune autre, morphologiquement, de celle des Gnathiidés.

(2) Longueur totale : 0,460 — 0,465 mm.

Longueur du tranchant (de l'angle interne à l'apex) : 0,13 — 0,15 mm.

Longueur du bord externe du redan à l'apex : 0,23 — 0,24 mm.

Largeur de la base : 0,17 — 0,18 mm.

Longueur de la partie rétrécie du manubrium : 0,11 mm.

externe, puis, à partir des 2/3 de la longueur de l'appendice, fait un angle obtus, et, devenant concave, converge avec la partie distale du bord externe et se termine avec un apex aigu. La partie distale du bord interne (de l'apex à l'angle interne) est occupée par la partie principale du « tranchant » munie de 6-8 fortes dents de tailles décroissantes proximement ; au niveau de l'angle interne les dents sont déjà très réduites ; après celui-ci les petites denticulations obtuses passent rapidement à

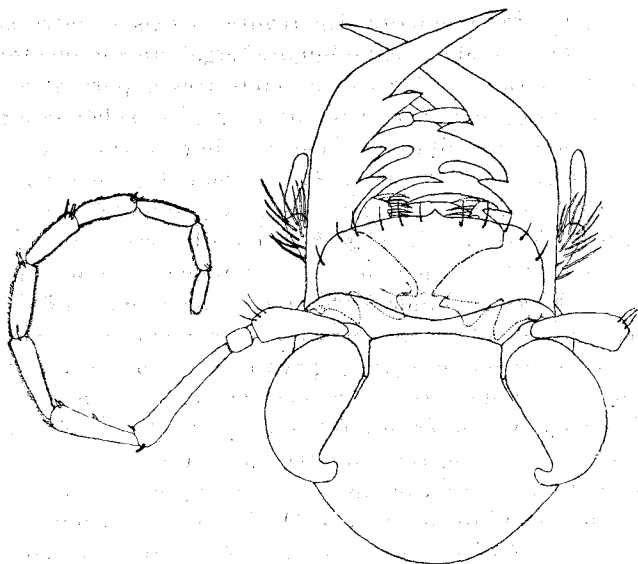


FIG. 44. — *Cicindela hybrida*. Céphalon, face tergale.

des dents en barbelures de harpon, de très faible taille et de direction antérieure, appliquées contre le bord de l'appendice, ce qui les rend peu apparentes ; ces barbelures cessent au niveau de la dilatation basilaire.

Alors que le corps mandibulaire est blanchâtre, les dents sont fortement chitinisées et d'un beau brun. Dans la région de l'apex on distingue un certain nombre de ponctuations qui sont probablement des terminaisons nerveuses comparables à celles qui sont si apparentes sur la mandibule de *Gnathia* (*Elaphognathia*) *insolita*. Les dents de la mandibule présentent un canal central, qui ne parvient d'ailleurs pas à leur extrémité, et contient un tractus en rapport avec les tissus sous-jacents. Dans la région des barbelures ces canaux sont beaucoup plus nets, mais là encore ne paraissent pas s'ouvrir au dehors. On voit de fins tractus —

peut-être des rameaux nerveux — pénétrer dans la paroi et se terminer, au-dessous des denticules, par de petits coussinets qui, en coupe optique, apparaissent comme formés d'un lobe central, auquel aboutit le nerf, et de deux lobes latéraux.

A la partie externe, comme un peu distalement au redan, se voit une zone pilifère, plantée de petites soies très raides, parfois groupées.

On peut considérer toute la partie de la mandibule proximale au redan comme une pyramide à trois faces, une tergal, une sternale et une externe. L'arête interne est le bord interne, les arêtes externes (tergale

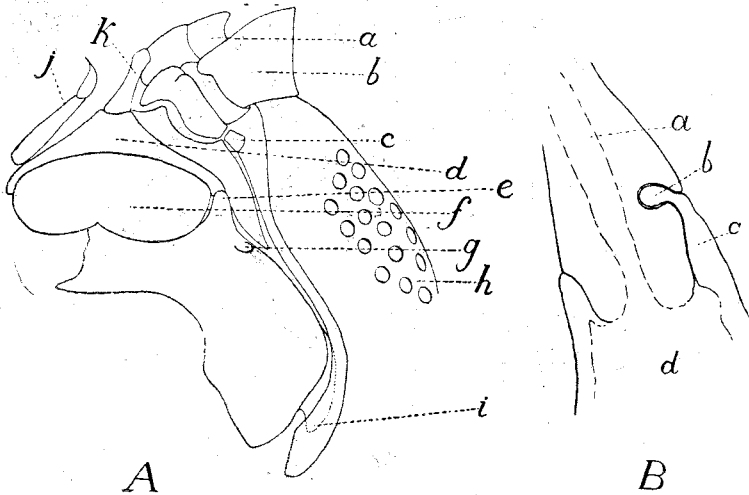


FIG. 45.

A. *Cirolana neglecta*. Partie antéro-latérale et mandibule gauches, face sternale.

- a, antennule; b, antenne; c, sclérite appartenant à la base de l'antenne; d, clypeus; e, « condyle articulaire antérieur » de la mandibule; f, labrum s. str.; g, point d'insertion du palpe sur le corps mandibulaire; h, œil; i, condyle mandibulaire postérieur; j, palpe; k, lamina frontalis.
- B. *Gnathia venusta* (larve), articulation propodo-dactylienne du gnathopode, vue par la tranche (a, dactylopodite; b, carène condylienne du talon; c, talon propodial; d, propodite.)

et sternale) sont délimitées par une bande chitineuse épaissie qui, en vue externe, circonscrit le triangle formé par la face externe de la pyramide.

L'articulation de la mandibule se fait par un acétabulum tergal et un condyle sternal, sensiblement superposés (comme le sont les condyles du dactylopodite d'un chélipède de Décapode).

Deux tendons et deux faisceaux musculaires d'un très fort volume — ils remplissent toute la partie latérale du crâne — font mouvoir les mandibules (fig. 40). L'appareil abducteur est beaucoup moins développé que l'adducteur. Le muscle abducteur s'insère ventralement à l'adducteur

sur les parois latérales et sternale du céphalon ; il comprend un certain nombre de faisceaux, de longueurs variables. Le muscle adducteur s'insère sur les parois latérales et postérieure du céphalon ; il comprend un faisceau interne, faible, tout le reste du muscle étant constitué par un faisceau externe, extrêmement puissant.

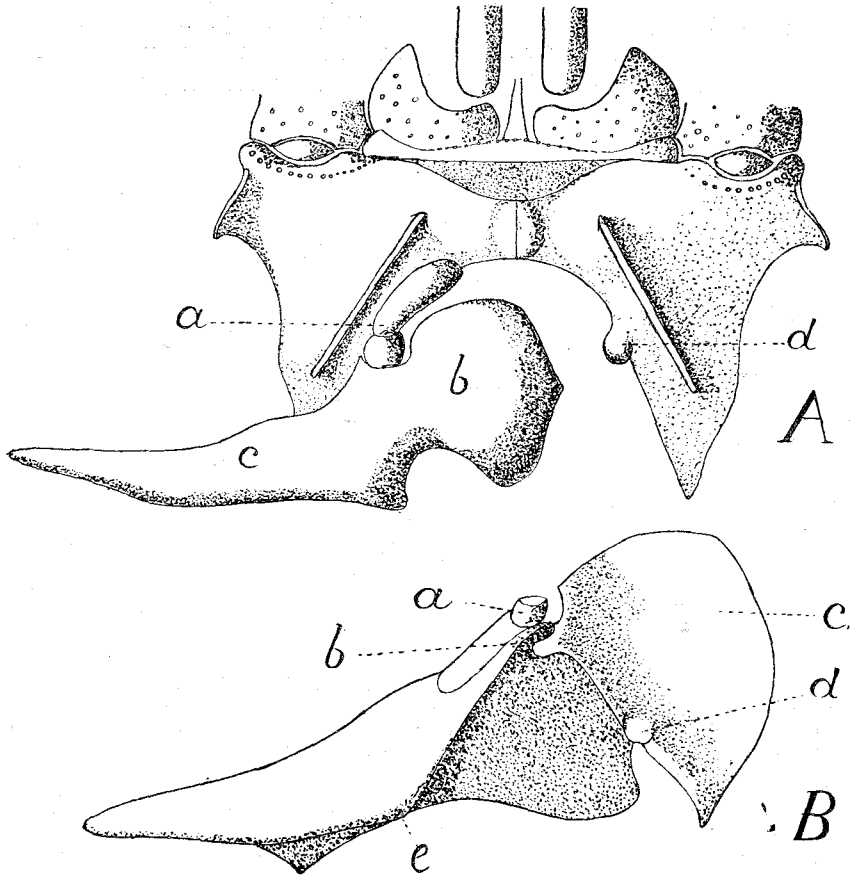


FIG. 46. — *Cancer pagurus*.

A. Région buccale et mandibule droite, aspect sternal (a, palpe ; b, tête ; c, apophyse ; d, condyle tégumentaire antérieur). — B. Mandibule gauche, face tergale (a, palpe ; b, acétabulum antérieur ; c, tête ; d, processus accessoire ; e, apophyse condyloïde postérieure).

MAXILLES

(Fig. 48 d.)

Il existe, chez *Paragnathia*, et probablement partout où on la cherchera, aux côtés de l'orifice buccal, une paire d'appendices très réduits que je considère comme représentant des maxilles.

Lorsque j'ai décrit ces rudiments (1922), je considérais l'espèce comme devant être placée dans le genre *Akidognathia* qu'un rudiment supposé maxillaire devait caractériser. Devant l'existence d'un rudiment identique chez le genre *Gnathia* s. s., j'ai reconnu mon erreur (1923 a, p. 57).

Il est possible que HESSE ait aperçu ces appendices : dans son mémoire de 1864, il signale des appareils buccaux compliqués, par exemple trois « lames membraneuses » ou « appendices lamelleux ciliés » et de quatre

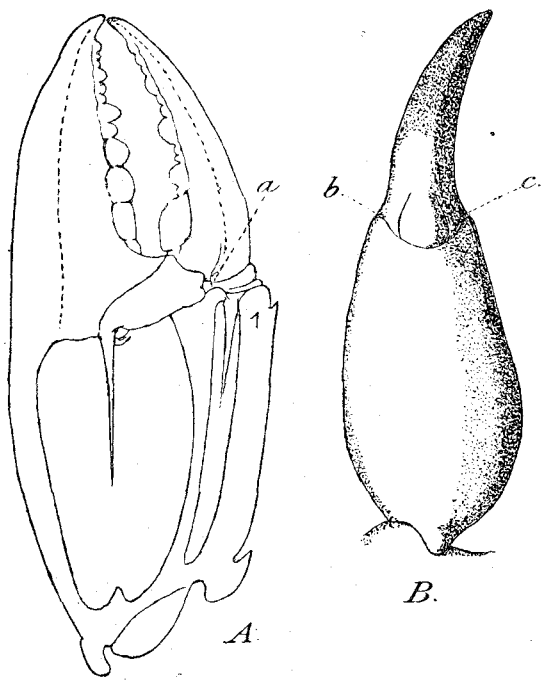


FIG. 47.

A. *Scylla serrata*, pince. — B. *Cancer pagurus*, pince, vue par le bord supérieur (a, b, c, condyles du doigt mobile).

ouvertures, de forme et de position différentes. L'une d'elles est « un orifice rond accompagné de petites mâchoires aiguës ». Il est vraisemblable que ces « petites mâchoires » représentent les maxilles : peut-être faut-il les voir représentées — très schématiquement — dans la fig. 13 de la pl. II? En 1875 le même auteur signale (p. 458) qu'il a vu « au milieu, des deux côtés de cet orifice (buccal), de petites mâchoires mandibulaires ; mais on le conçoit, plus on s'enfonce dans cette cavité, et plus les difficultés d'y voir augmentent ».

Enfin, en 1884, HESSE fait de nouveau allusion à ces éléments : « Je n'ai jamais pu pénétrer plus avant dans l'intérieur de la bouche de manière à en pouvoir décrire les mâchoires ; mais on les aperçoit rangées autour de son orifice. »

WAGNER, lui aussi, a parfaitement vu ces appendices et les fait clairement reconnaître (1869, p. 56) : « Sur le bourrelet, qui entoure la bouche, sa partie inférieure, est insérée une paire des petits organes. Ce sont une

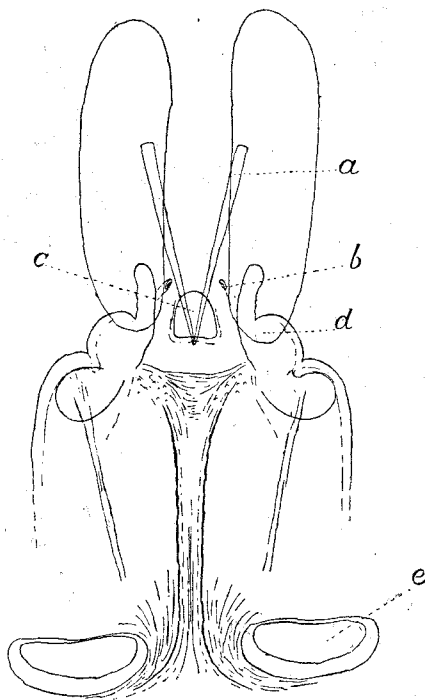


FIG. 48. — *Paragnathia formica* ♂ région buccale :
(a, muscles buccaux ; b, orifices pré-buccaux ; c, bouche ; d, maxilles ; e, point d'insertion des maxillipèdes).

sorte des appendices, des expansions de la peau en forme des deux petits filets courts, arrondis et tournés en avant dès le milieu de leur longueur. A quoi servent ces appendices je ne pouvais résoudre. Peut-être qu'ils sont les reste des appendices qui se trouvent chez les larves (les pattes mâchoires de la première paire) ». L'auteur avoue plus loin (p. 60) ne pas avoir aperçu chez la femelle ces appendices.

Chez *Paragnathia*, les appendices que je considère comme des maxilles

sont formés chacun d'une base dilatée et d'un petit palpe composé d'un axe cylindroïde, légèrement arqué (à convexité interne) et apicalement arrondi.

Un doute subsiste d'ailleurs quant au bien fondé de la présente interprétation, la seule observation décisive (formation des « maxilles » du mâle à l'intérieur des maxilles pranziennes lors de la métamorphose) étant impossible.

MAXILLIPÈDES.

(Figs. 51 A, 52 A.)

Tous les mâles adultes et presque toutes les femelles de *Gnathiidæ* possèdent une paire de maxillipèdes très développés, bâtis sur un plan général commun : c'est toujours une structure 5-6 articulée (suivant que le coxopodite est apparent ou non) composée d'un volumineux basipodite, très musculueux, portant le plus souvent (? toujours) un lobe apical interne et toujours un palpe 4-articulé extérieurement muni de longues soies plumeuses.

HESSE (1864) désigne ces appendices sous le nom de « patte mâchoire de la deuxième paire », BATE et WESTWOOD (1866) sous ceux de « maxillipods, maxillae, inner pair of foot-jaws, first pair of gnathopoda », WAGNER (1869) sous celui de « maxilles », et DORHN sous celui de « untere Mundextremität (verwandelt es erstes Gnathopoden-Paar) ». HARGER (1880) semble avoir été le premier à reconnaître ou au moins à énoncer clairement la véritable nature de ces appendices.

La morphologie du maxillipède est extrêmement constante dans toute la famille. Les caractères importants pour l'histoire de l'appendice sont :

- 1° Les rapports de taille du basipodite et du palpe ;
- 2° Les rapports de taille des articles du palpe ;
- 3° La présence ou l'absence de rétinacles au lobe apical du basipodite.

Il faut considérer comme néogénétiques :

- 1° La réduction du basipodite (tendant à devenir plus court que le palpe) et la dilatation de sa base ;
- 2° La tendance à la prééminence du 2^e article palpaire sur les autres, et une réduction concomitante du 1^{er} article, parfois très réduit (1) ;
- 3° La disparition des rétinacles.

Les genres primitifs (*Akidognathia*, *Euneognathia*, *Bathygnathia*) ont un maxillipède déjà assez évolué, à 2^e article palpaire très grand (plus important même que chez *Gnathia* !); cependant leur basipodite est encore

(1) Un moyen pratique permettant sans mensuration de renseigner sur l'étendue des articles palpaire est la numération de leurs soies plumeuses externes. C'est ainsi qu'on trouve chez *Akidognathia oedipus* : 1^e = 2, 2^e = 18, chez *A. cristatipes* : 1^e = 2, 2^e = 10, chez *Euneognathia gigas* : 1^e = 3, 2^e = 12.

allongé, en poire à « queue » proximale, et le lobe apical de cet article a encore un ou plusieurs rétinacles.

Dans le genre *Gnathia* le maxillipède a généralement un basipodite raccourci, plus ou moins triangulaire, à base proximale, l'insertion étant placée à l'angle postérieur interne, et à lobe apical triangulaire et incurvé. Cependant il existe des exemples de *Gnathia* à lobe apical muni de rétinacles (par ex. *G. antarctica*, *G. Wagneri*).

Par l'ensemble de ses caractères c'est le maxillipède de *Paragnathia* qui doit être considéré comme le moins évolué. Le basipodite est 1 1/2 fois plus long que le palpe et est piriforme, à rétrécissement proximal (1). L'axe de la poire figurée par le basipodite est oblique vers l'extérieur par rapport à l'axe de l'appendice. L'extrémité proximale rétrécie est le point d'insertion du maxillipède : on découvre sans difficulté un très petit coxopodite libre, annulaire, porteur du processus saillant qui caractérise l'articulation rotulaire coxo-basale. C'est le seul cas de coxopodite périal non soudé au tégument chez un Gnathiidé. Le bord interne, imperceptiblement convexe, est muni d'une ciliation fine et courte, le bord externe, très convexe, d'une ciliation plus longue. A l'extrémité distale du bord interne s'insère un lobe apical que certains auteurs appellent encore lobe masticatoire (2).

Cette structure est ovale, proximale rétrécie et brièvement pédonculée ; cette forme est probablement plus primitive que la forme plus ou moins triangulaire présente presque partout ailleurs chez les *Gnathiidæ*. Les bords sont ciliés ; l'interne porte environ dix rétinacles en forme d'ancres à branches repliées et aiguës. L'autre type de rétinacle (*Bathygnathia*, *Akidognathia*) possède un pédoncule et une tête élargie bordée de denticules nombreux ; peut-être ce modèle est-il plus ancien que celui de *Paragnathia*, qui en serait dérivé par le développement exclusif de 2 denticules symétriques seulement, un de chaque côté de la tête rétinaculaire ?

Le palpe est 4-articulé. La prééminence de l'article 2 est déjà manifeste ; on a en effet, pour les longueurs : $2 > 1 = 3 > 4$ et pour les largeurs : $2 > 1 > 3 > 4$. Le bord externe des articles est pour chacun d'eux sub-droit

(1) Le basipodite est rempli de muscles qui divergent en éventail à partir de la base de l'article et s'insèrent distalement à des niveaux variables ; chez *Paragnathia* ou peut en complétant les aspects externes par des coupes transversales, distinguer six faisceaux différents.

(2) Cet endite n'est proprement « masticatoire » parmi les Pécarides que chez les Mysidacés ; partout ailleurs son unique fonction est d'entrer en contact avec son symétrique (généralement par l'entremise de rétinacles) et d'assurer par là la rigidité de la partie proximale du maxillipède. Puisqu'il ne sert même pas à rappeler une homologie, le terme de lobe « masticatoire » ne peut que créer de fausses associations d'idées quant au rôle de cette structure et doit être abandonné.

ou imperceptiblement convexe. Le bord interne de tous les articles est cilié; celui de l'article 1 est oblique vers l'extérieur, provoquant un rétrécissement distal de l'article; celui des articles 2 et 3 est particulièrement convexe; l'article 4 est étroit, ovale-allongé.

Le bord externe des articles porte de fortes soies plumeuses dirigées, par rapport au bord sur lequel elles s'insèrent, en arrière ou transversalement. Le nombre de ces soies, presque parfaitement constant (1) peut fournir de bons caractères spécifiques. Dans le cas présent on trouve : 1^e=2, 2^e=7, 3^e=5, 4^e=7-8+ environ 3 soies plumeuses moyennes sub-apicales et sub-marginales et quelques soies lisses apicales.

La comparaison du maxillipède des Gnathiidés adultes avec celui des Isopodes normaux ne soulève aucune difficulté et il n'en est que plus étonnant que sa vraie nature n'ait pas été immédiatement reconnue. La présence d'un coxopodite réduit, d'un basipodite développé, surmonté d'un lobe apical interne, souvent muni de rétinacles, et d'un palpe pauc-articulé sont des caractères très généraux chez les Isopodes.

Cependant l'épipodite manque toujours chez les Gnathiidés, et d'autre part, quoique l'homologie soit très apparente, le type si homogène de maxillipède probablement présent chez tous les *Gnathiida* (sauf *Thaumastognathia*) leur est absolument spécial (grand développement du basipodite; direction rectiligne des palpes, accolés; forme et taille des articles du palpe et soies plumeuses externes; vibration conjuguée des appendices, etc.).

RÔLE PHYSIOLOGIQUE DU MAXILLIPÈDE.

Le basipodite du maxillipède est occupé par de puissants faisceaux musculaires.

Si chez *Paragnathia* le maxillipède est toujours immobile, chez d'autres espèces, probablement tous les *Gnathia*, cet appendice est susceptible d'entrer en vibration, comme plusieurs observateurs l'ont déjà signalé (AUDOIN, HESSE, WAGNER).

Quant au rôle joué par le maxillipède, des conceptions variées ont été proposées, exclusives ou combinables : ce sont la théorie *alimentaire* (HESSE), la théorie *évacuatrice* (HESSE), la théorie *respiratoire* (WAGNER) et la théorie *respiratoire auxiliaire* (HESSE).

1° *Théorie alimentaire* : après AUDOIN, qui a le premier reconnu le mouvement des maxillipèdes, HESSE à son tour (1864) signale ce même phénomène mais se méprend quant à son origine. Il attribue en effet la vibration (dont il a reconnu d'ailleurs le sens) à trois « appendices lamelleux » qu'il n'est pas possible d'identifier et n'existent assurément pas

(1) Au moins pour des articles 1-3.

sous la forme que leur donne HESSE (1864, pl. II, fig. 12). Ce courant aurait pour objet d'apporter à la bouche les particules alimentaires en suspens dans l'eau de mer. Les seuls faits que le tube digestif du mâle adulte est atrophié, que l'orifice buccal excessivement réduit, n'est en aucune façon disposé de manière à pouvoir, avec le secours d'appendices voisins, bénéficier d'un apport d'éléments nutritifs planctoniques, suffisent à infirmer cette hypothèse. Les adultes sont *incapables*, de par la structure même de leurs appendices céphaliques, de leur orifice buccal et de leur tube digestif, de prendre la moindre nourriture. De plus l'alimentation planctonique n'a jamais encore, à ma connaissance, été signalée avec certitude chez un Isopode.

2° *Théorie évacuatrice*. Dans un post-scriptum à son mémoire de 1864 HESSE rapporte des observations nouvelles concernant le rôle du maxillipède. L'auteur vient de découvrir des *Gnathia maxillaris* ♂ dans des alvéoles de Balanes et des tubes de Polychètes et il ajoute, au sujet du mouvement de l'eau dû aux maxillipèdes que « en se propageant jusqu'au fond de leur demeure, en agitant l'eau et en la renouvelant, il facilitait les fonctions de la respiration exercées par les fausses-pattes branchiales et contribuait à débarrasser leur réduit des objets qui, en l'encombrant, le rendaient incommode ou insalubre. » (1864, p. 298.) Cette hypothèse n'a, pour plusieurs raisons, que peu d'intérêt. On voit mal d'abord pourquoi les *Gnathia* ♂ auraient à procéder à un pareil nettoyage puisqu'ils ne sont nullement strictement tubicoles et que même ils sont, sous le rapport de l'hygiène, mieux partagés que les autres Crustacés vivant dans des conditions analogues puisqu'ils n'ont pas de fèces. Que le courant maxillipédique puisse faire sortir, non plus du terrier ou de la chambre, mais de la fosse infra-céphalique des corps étrangers (grains de sable, etc.) cela est évident, mais il ne l'est pas moins que bien des chances existent pour que ces matériaux aient été introduits dans la fosse précisément par ce même courant, toujours caudo-rostral ! Si le maxillipède joue un rôle de nettoyage, celui-ci, temporaire, accidentel, est assurément secondaire, l'activité principale de l'appendice s'exerçant dans un sens différent.

3° *Théorie respiratoire auxiliaire*. Un autre rôle est attribué au maxillipède dans la phrase citée plus haut et, comme la théorie précédente, imaginé par HESSE en fonction d'un mode de vie très particulier. Il s'agit ici d'un secours apporté à la respiration (ayant pour siège les pléopodes) par un renouvellement de l'eau. Il n'y a rien d'in vraisemblable à ce qu'un effet pareil se produise, mais très restreint et ici encore secondaire. Il faut remarquer de plus (quoique ceci ne saurait rien prouver) que le battement des maxillipèdes se produit normalement en dehors de l'existence tubicole, dans un cristalliseur, par exemple, où l'aération des branchies ne saurait être meilleure et où il ne saurait être question de corps étrangers à évacuer d'un terrier.

4° *Théorie respiratoire.* Cette question, que HESSE n'a pas envisagée, malgré une étonnante comparaison mentionnée plus bas, a été traitée, non sans talent, par WAGNER. Si celui-ci a évité l'inexactitude de la théorie alimentaire, c'est qu'il avait parfaitement reconnu pareille supposition inutile, l'appareil buccal des adultes n'étant pas fonctionnel. Aussi attribue-t-il aux maxillipèdes une fonction branchiale : « la seconde paire des appendices buccales ou maxilles sont des véritables organes de la respiration... avec tous ces appendices l'animal peut battre l'eau et rincer pour ainsi dire dans l'eau fraîche ces organes de la respiration... la languette peut être lancée dans un mouvement énergique par les forts muscles qui sont placés dans l'article basillaire des maxilles. En effet nous voyons que l'animal au moyen de ces organes peut produire une sorte de tourbillon... par ces mouvements les languettes attirent constamment vers eux les courants d'eau fraîche et au moyen d'elle respire le sang, qui circule librement dans tous les articles de ces organes. » (1869, pp. 49, 50, 51).

Si l'on examine un *Gnathia maxillaris* ♂ vivant, l'on assistera, de temps en temps, suivant un rythme assez rapide, d'abord à l'écartement des opercules (pylopoies) puis à une vibration vigoureuse des maxillipèdes ; le mouvement terminé, les « vantaux » se rabattent et ferment de nouveau la fosse infra-céphalique. Il y a une très grande analogie, dans la disposition des parties, entre la face inférieure du céphalon du *Gnathia* et la même face du pléon d'un Valvifère, un *Idotea* par exemple. Dans les deux cas il s'agit d'un tagma creusé à sa face sternale par une fosse (infra-céphalique, infra-pléale) renfermant des appendices fragiles, branchiaux, au moins dans le cas des Idotées (maxillipèdes, pléopodes) et fermée par une porte à deux battants, insérés proximo-latéralement (pylopoies, uropodes). HESSE avait déjà remarqué une frappante ressemblance entre deux structures génétiquement aussi distantes : « c'est un bien curieux spectacle de voir le jeu de ces pièces lamelleuses qui fonctionnent régulièrement, à la manière de l'appareil branchial, et font tellement illusion que l'on croirait, au premier aperçu, que l'on a sous les yeux l'abdomen au lieu de la tête du crustacé » (1864, p. 250).

De la disposition des muscles du basipodite on pourrait croire que leur contraction amène une diminution dans le volume de l'article (en particulier un raccourcissement longitudinal) et partant l'adduction du palpe que l'on jugerait mobile par rapport au basipodite. L'examen d'animaux vivants m'a montré qu'il n'en était rien, que le maxillipède constituait un tout et conservait dans sa vibration les rapports réciproques de ses parties au repos. Les faisceaux musculaires communiquent au maxillipède un double mouvement d'adduction et d'abduction qui tend à le rendre, dans une position extrême, de parallèle au plan coronal qu'il était, immobile, perpendiculaire à celui-ci et parallèle à un plan transversal. C'est ce mouvement — qui est dans son sens général très semblable

au battement natatoire ou respiratoire des pléopodes (1) — qui cause un courant d'eau vigoureux, lequel, dirigé d'arrière en avant, pénètre dans la fosse infra-céphalique entre les pylopoies divariqués, à la base des maxillipèdes. Par l'adjonction à l'eau de colorants, on se rend compte que le courant inhalant est formé par la réunion d'une infinité de veines liquides convergentes et occupant par leur réunion une surface en forme d'éventail à bord concave. Le courant exhalant, unique, se dirige, perpendiculaire au bord frontal, entre les mandibules.

Pour WAGNER, on l'a vu, c'est le maxillipède lui-même qui est une branchie qui se « rince » dans l'eau ambiante qu'elle met en mouvement. Je ne crois pas que cette affirmation soit prouvée : en effet je n'ai personnellement pas observé de circulation active de globules dans le maxillipède et je ne crois même pas qu'il en puisse exister, tant la morphologie de l'appendice me semble dépourvue des caractères que l'on s'attend à rencontrer dans une structure branchiale : le point d'insertion du basipodite, excessivement réduit, peut-il seulement admettre matériellement deux importants courants sanguins?

Chez *Paragnathia*, où malgré la présence de muscles normaux dans le basipodite le maxillipède je n'ai jamais assisté à une vibration ni à aucune circulation active dans l'appendice, il ne saurait être question de rôle respiratoire. Ce fait est-il un rapport avec la vie amphibie du genre et la mobilité du maxillipède a-t-elle été « perdue »? Il est impossible de le dire.

Si la respiration ne se fait pas par les maxillipèdes, simples agents de vibration, est-il possible qu'elle puisse s'effectuer à travers le tégument ventral du céphalon, ou chez la femelle à travers la lame basale du pylopoie? (2) Rien ne permet de l'affirmer, et d'ailleurs, est-il nécessaire de vouloir à tout prix chercher à un organe une fonction, connue, apparente, entrant dans le cadre des descriptions habituelles? Non sans doute.

PYLOPODES.

(Fig. 49.)

La face inférieure de la tête des *Gnathiidae* mâles, creusée d'une vaste cavité trapézoïdale (cf. p. 58), est recouverte par deux appendices plus ou moins operculiformes, qui, tels les volets latéraux d'un tryptique ou

(1) D'autant plus que les deux maxillipèdes battent accouplés, formant une lame rigide, prolongée par une garniture de robustes soies plumeuses.

(2) Il n'est pas impossible que la fonction du maxillipède diffère chez le mâle et la femelle, ou ne soit effective que chez le mâle (chez *Paragnathia* le mâle seul a des maxillipèdes développés, ceux de la femelle étant atrophiés). On ignore si le maxillipède de la femelle de *G. maxillaris* vibre comme celui du mâle : s'il en est ainsi il est difficile de n'y pas voir une fonction analogue à celle de beaucoup d'autres femelles d'Isopodes où le maxillipède, transformé en « Wasserstrudelapparat », contribue à l'aération de la cavité incubatrice.

tels les battants d'une porte, s'articulent aux environs de l'angle céphalique postéro-latéral et se chevauchent l'un l'autre sur la ligne médiane.

Cet appareil est homologue du gnathopode pranizien : c'est l'appendice du segment péréal 2, soudé au céphalon. Il présente suivant les genres et les sous-genres des formes variées et fournit d'excellents caractères systématiques.

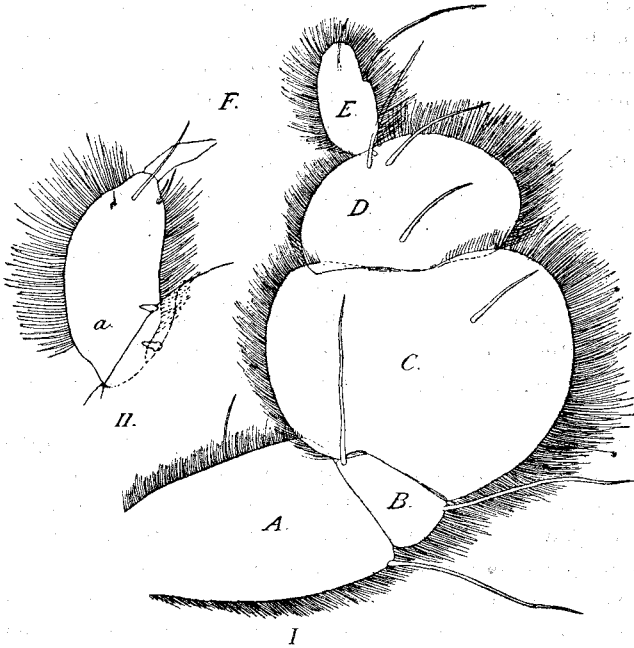


FIG. 49. — *Paragnathia formica* ♂.

I. Pylopode (A-E, basipodite-propodite). — II. Extrémité d'un pylopode tératologique (a, épines sensorielles distales du carpopodite; F, dactylopodite).

La véritable nature de cet appendice a longtemps semblé douteuse et les auteurs l'ont bien entendu désigné sous les noms les plus divers et parfois les plus fantaisistes. De ceux-ci signalons les principaux :

- Pattes mâchoires de la 1^{re} paire (HESSE) ;
- Premières pattes lamelleuses de l'appareil buccal (HESSE) ;
- Troisième patte mâchoire operculaire (HESSE) ;
- Première fausse patte mâchoire operculaire (HESSE) ;
- Fausse patte mâchoire operculaire (HESSE) ;
- Patte mâchoire operculaire externe (HESSE) ;

- Lames operculaires qui recouvrent le cadre buccal (HESSE);
- Mâchoire operculaire (HESSE);
- Pattes mâchoires (WAGNER);
- Second pair of gnathopoda (BATE and WESTWOOD);
- Outer foot-jaws (BATE and WESTWOOD);
- Obere Mundextremität (verwandelttes zweites Gnathopoden Paar) (DOHRN).

Depuis la reconnaissance de la nature véritable de l'appendice, le nom de gnathopode a prévalu partout. Il ne semble pas utile de conserver le terme de gnathopode (= patte mâchoire) pour un appendice qui n'a, ni par sa forme, ni par sa fonction, le moindre rapport avec la préhension, la mastication ou l'ingestion d'aliments. La seule justification possible du terme serait son rôle évocateur de l'homologie existant entre les appendices operculaires du mâle et l'appendice du 2^e somite péréial de la pranine, qui est lui un véritable gnathopode. Il faut donc renoncer à cette appellation et choisir pour la remplacer un terme plus adéquat, pouvant être employé commodément dans les diagnoses; je propose celui de « pylopede » signifiant « pied en battant de porte », de πύλη, primitivement vantail et πούς, pied (1). Le mot « *pylopede* » désignera donc chez les *Gnathiidæ* adultes (♂ et ♀) les appendices du 2^e somite péréial (le dernier appendice *topographiquement* céphalique, faisant suite aux maxillipèdes).

Les pylopedes sont, de toute évidence, des péréiopodes transformés : il y a donc un problème à étudier, la question de savoir comment doit se concevoir le processus de réductions et de soudures qui a conduit, à partir d'un péréiopode normal, 6-articulé, à la transformation de celui-ci en un opercule parfois 2-articulé. Cette étude est considérablement facilitée par l'examen de tous les types actuellement connus de *Gnathiidae* qui fournissent une série instructive que les récoltes futures, dans des eaux encore inexplorées, compléteront peut-être.

Avant d'aborder l'étude des différents pylopedes, deux séries de remarques s'imposent, concernant les unes l'orientation des pylopedes comparée à celle des péréiopodes normaux et les autres les points de repère susceptibles de permettre sur les pylopedes une identification plausible des articles.

a) Orientation des pylopedes.

Dans son mémoire sur les Isopodes du « Porcupine », STEBBING (1913, p. 236) a exprimé, à propos d'*Akidognathia oedipus*, l'idée que, dans le pylopede normal, le bord convexe, topographiquement interne, était

(1) Le terme « valvopode », s'il n'était bilingue et, partant, inacceptable, eût été préférable; quant à « valvopède » il semble, s'il est correct, par contre peu euphonique.

morphologiquement externe : « the large compound joint has finely feathered setae mingled with the fur of its convex margin, which is probably the true outer margin, though in the limb's opercular function it becomes the inner ». Cette opinion est invalidée par plusieurs arguments tirés de la forme générale des pylopoies et de certains détails de leur structure.

Normalement les pattes ambulatoires moyennes d'un Isopode sont dirigées perpendiculairement à l'axe rostro-caudal du corps et fortement recourbées en S incliné obliquement, les basipodites rapprochés sur la ligne médiane par leur extrémité distale. Une telle patte présentera un bord supérieur (tergal) à concavité proximale et convexité distale et un bord inférieur (sternal) à convexité proximale et concavité distale. Les pylopoies ont subi — comme, à un moindre degré, les péreiopodes 1 et 2 — une torsion de leur axe, torsion qui a rendu leur plan d'aplatissement parallèle soit au plan coronal soit au plan sagittal du corps (1), alors que le plan d'aplatissement du péreiopode normal est perpendiculaire à ces deux plans et est parallèle au plan transversal. Par le même mouvement, l'axe de l'appendice primitivement perpendiculaire à la surface du corps, lui devient parallèle. Cette torsion complexe n'implique nullement que le bord supérieur devienne inférieur. Chez de nombreux Isopodes le premier péreiopode, transformé en pince sub-chélatée, en fournit la démonstration ; le mâle de *Paragnathia* par exemple a un premier péreiopode dirigé vers l'avant, tordu autour de son articulation coxo-basale : la face rostrale de l'appendice est venue s'appliquer contre la face sternale du corps. Cependant il est bien évident que ce péreiopode qui — à part son orientation — n'a subi aucune transformation morphologique importante, est strictement comparable aux suivants ; le pylopoie de la femelle de *Paragnathia*, encore pédiforme, est dans le même cas ; celui du mâle lui-même, 5-articulé, présente un vestige apparent de la courbure en S des péreiopodes et il est là aussi manifeste qu'il y a une homologie complète, quant à leur position, entre les bords de ces pylopoies et ceux des péreiopodes.

On retrouve chez le sous-genre *Perignathia* dans l'inclinaison de l'article apical une trace de cette courbure, toujours présente dans le sens normal. Il y a plus d'ailleurs, et en étudiant la même préparation microscopique à propos de laquelle STEBBING avait formulé son étrange remarque, j'ai découvert, au bord topographiquement (et donc aussi morphologiquement) externe, deux épines pectinées sur le méropodite ; chez une espèce voisine, *Akidognathia cristatipes*, il y en a deux paires, une sur le méro-, l'autre sur le carpopodite. Ces épines sont évidemment homologues des phanères identiques présentes au bord externe des mêmes arti-

(1) Soit aux plans déterminés par des positions intermédiaires.

cles des péreïopodes normaux et il est par là prouvé, sans conteste, que le bord actuellement externe, que l'on avait supposé primitivement interne, n'a point eu sa position vraie intervertie.

b) *Repères utilisables pour la découverte des homologues des articles dans les pylopodes.*

Si l'on ne connaissait que les pylopodes bi- ou tri-articulés du genre *Gnathia* il serait impossible de découvrir à quoi correspondent ses articles

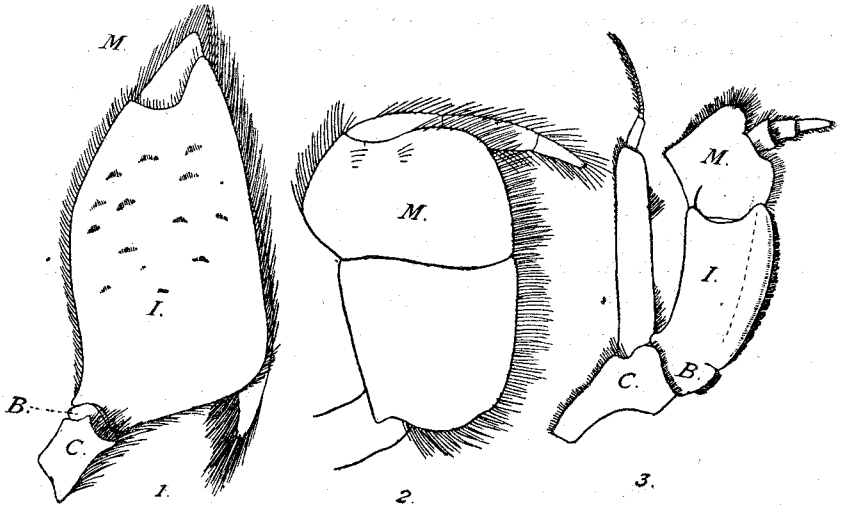


FIG. 50. — Maxillipèdes de quelques décapodes.

1. *Hippa asiatica*. — 2. *Callianassa Stebbingi*, d'ap. BORRADAILE. — 3. *Carcinus maenas*, d'ap. BORRADAILE, modifié (C, coxopodite, etc.).

et en particulier son article operculaire dilaté. Le fait que l'on connaît des pylopodes 5-articulés ne résoud nullement la question à lui seul, puisque rien n'indique quels articles se sont soudés et lesquels ont disparu.

On trouve souvent dans l'article operculaire des pylopodes, des aires épaissies, bien délimitées, et qui ont, à plusieurs reprises, intrigué les descripteurs. Plusieurs ont voulu voir dans ces plages l'indication d'articles disparus, soudés en un complexe indivis : elles fourniraient alors la preuve de l'origine multi-articulaire de l'article operculaire du pylopode chez *Gnathia*, qui contient le plus souvent *trois* aires. Pour DOHRN il faut, pour élucider l'origine du pylopode mâle, s'adresser à l'appendice homologue de la femelle : là on trouve un axe cylindroïde articulé, et,

en rapport avec cet appendice, dont elle est un épipodite, une lame membraneuse ovulaire. Supposez, raisonne DOHRN, que l'axe se soude à la lame et vous obtiendrez un pylopo. Pareille hypothèse — il est inutile d'insister sur ce point — n'a pour elle aucune vraisemblance. Si DOHRN l'a formulée c'est qu'il ne considère pas la lame comme faisant partie de

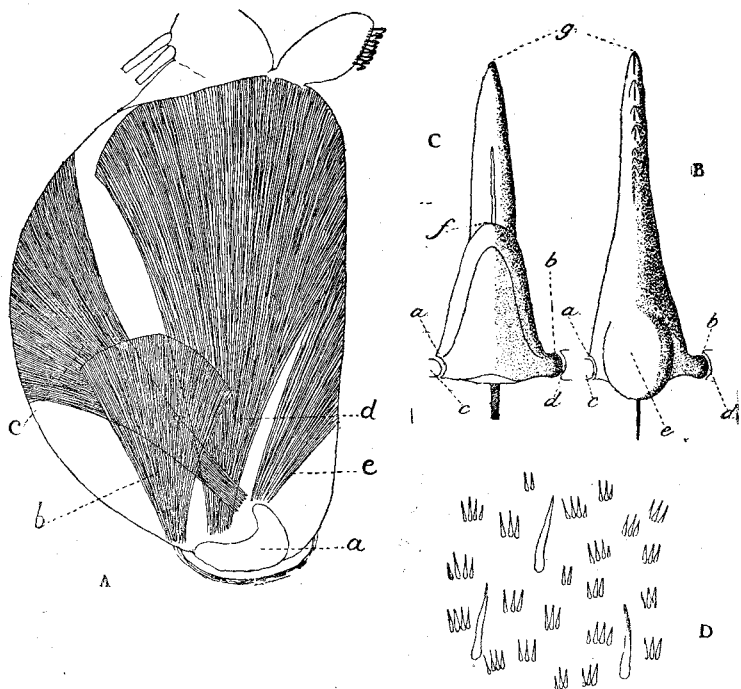


FIG. 51. — *Paragnathia formica*.

A. Symple du maxillipède mâle (a, coxopodite; b, c, faisceaux externes simples; d, e, faisceaux internes doubles). — B. Mandibule gauche, face interne. — C. Mandibule droite, face externe (a, acétabulum mandibulaire tergal; b, condyle mandibulaire sternal; c, condyle céphalique tergal; d, acétabulum céphalique sternal; e, dilatation basale interne; f, redan; g, apex). — D. Ornementation du tégument (♂ ♀), sétules et écailles pectinées.

l'appendice mais comme une partie de la cuticule de la surface inférieure de la tête » « ein Stück der Cuticula der unteren Kopffläche » (1870, p. 87). D'ailleurs si la soudure d'un appendice avec une partie individualisée du tégument est invraisemblable et contraire à tout ce que nous savons du comportement général des Crustacés, l'union — en un organe unique — d'un appendice et de son épipodite ne l'est pas moins. Enfin

DOHRN n'avait pu connaître que le genre *Gnathia*, le plus évolué de la famille, et ignorait les formes primitives à pylopede subpédiforme.

D'ailleurs le cas de *Gnathia fallax* ♀ trancherait à lui seul la question puisque l'exemplaire que j'ai étudié possède à la fois une lame basale (oostégite) et un axe pylopedique operculiforme dilaté semblable à celui du mâle.

Je ne crois pas qu'il faille voir dans les plaques internes des pylopedes des témoins d'articles disparus par fusion, mais seulement des aires calcifiées, particulièrement résistantes, conférant à l'appendice une plus grande rigidité et lui permettant d'allier cette solidité accrue à son extension lamellaire. Il y a en effet des articles operculaires (manifestement homologues de celui des *Gnathia* à trois aires) et montrant 2 (*Gnathia elongata cerina*) ou 4 (*Gnathia (Elaphognathia) insolita*) plaques, ce qui montre une certaine variabilité du nombre des aires pour un même article (ou une même somme d'articles) et empêche par conséquent d'accorder à ces formations la moindre valeur indicative dans la recherche des homologues.

Deux points de repère sont seuls utilisables : les épines pectinées du méropodite et l'articulation rotulaire coxo-basale.

L'angle distal supérieur du méropodite porte souvent chez les Gnathiidés une paire d'épines pectinées d'un type particulier, dont la pectination occupe le pourtour d'une surface distale lancéolée. La présence de 2 de ces épines au bord externe du 3^e article du pylopede d'*Akidognathia oedipus* autorise à la regarder comme un méropodite. Chez *Akidognathia cristalipes* on trouve en plus une épine pareille au 4^e article, le carpopodite et une épine lisse au 2^e article, probablement homologue de l'aiguillon supérieur de l'ischiopodite de la larve de *Paragnathia*.

D'autre part l'articulation qui unit chez les Gnathiidés (et peut-être tous les Isopodes) le coxopodite au basipodite, est d'un type très particulier dit « rotulaire », caractérisé par la présence d'un processus coxal pénétrant dans un acétabulum de la partie proximale — dilatée en tête dans les périopodes — du basipodite. La découverte de cette articulation est chez les Gnathiidés un repère d'une extrême valeur.

De ces observations résultent les thèses suivantes qui serviront de base à l'étude de l'évolution du pylopede :

1^o L'article 3 du pylopede d'*Akidognathia* est un méropodite (les deux précédents un basi- et un ischiopodite) ;

2^o L'articulation du pylopede mâle avec le tégument étant toujours rotulaire, le basipodite fait toujours — libre ou soudé — partie de l'appendice.

Le pylopede primitif était un périopode, donc un appendice 6-articulé. Une transition entre le périopode purement ambulateur et le pylo-

pode nous est fournie par les deux premières paires de péréiopodes de *Paragnathia* qui les ont appliquées contre la face ventrale du corps, dirigées rostralement et présentant même une tendance à la dilatation de certains articles. Le gnathopode pranizien est trop transformé dans un sens préhensile pour pouvoir rappeler l'ancêtre du pylopode mâle : notons cependant qu'il reste 6-articulé, avec tendance à une fusion carpo-propodiale.

Aucun mâle actuellement connu ne possède de pylopode 6-articulé, *i. e.* ayant conservé le nombre complet des articles d'un péréiopode. On a cependant signalé et figuré 6 articles aux pylopodes d'*Euneognathia* et de *Bathygnathia*. En ce qui concerne *Bathygnathia* par exemple, il est *a priori* aisé de démontrer cette 5-articulation. L'article « 3 » de *Bathygnathia* est certainement homologue de l'article 2 d'*Akidognathia* qui est un ischiopodite, sans aucun doute. Dans l'hypothèse généralement admise (1) il y aurait donc deux articles *avant* l'ischiopodite, donc un coxopodite et un basipodite. Or, il n'existe pas un seul représentant du sous-ordre des *Gnathiidae* qui n'ait le coxopodite de ses péréiopodes (*incl.* pylopodes) soudé au tégument pleural. D'ailleurs il suffit d'examiner avec soin et de profil (la vue sternale peut tromper) un *Bathygnathia* pour s'apercevoir que le prétendu 1^{er} article n'est qu'un renflement du bord pleural, au niveau d'un coxopodite entièrement soudé à celui-ci. Chez *Euneognathia* l'article « 3 », le plus développé, paraît un ischiopodite et ne peut admettre que le basipodite — donc 1 article — entre lui et un coxopodite peut-être saillant mais assurément soudé au tégument.

A partir de la forme primitive, hypothétique, 6-articulée, la transformation du pylopode s'est effectuée dans trois directions entièrement distinctes se manifestant, l'une, chez tous les *Gnathiidæ* excl. *Paragnathia* et *Thaumastognathia*, les autres chez ces derniers genres seuls.

Étudions premièrement l'évolution orthogénétique du pylopode dans le groupe I.

Le type le plus archaïque, quant à la forme générale de l'appendice, nous est fourni par le genre *Euneognathia*. Son pylopode est une structure arquée, à concavité externe, formée de cinq articles, aplatis mais relativement très peu dilatés, et dont les quatre proximaux n'ont pas entre eux de grandes différences de taille. Le basipodite est plus court que l'article 2 (= ischiopodite) ; celui-ci — le fait est capital — est déjà le plus développé de tous les articles, tendance qui s'accroîtra considérablement dans les genres plus évolués. Il est utile aussi de noter que les soies plumeuses du bord interne convexe ne se rencontrent que sur les basi-, ischio-, et carpopodites.

Le pylopode d'*Euneognathia* (privé d'épines pectinées) ne peut être

(1) Par moi-même aussi, à la suite de mes prédécesseurs, avant d'avoir eu l'occasion de confronter leurs assertions avec la nature.

considéré comme l'ancêtre direct de celui d'*Akidognathia* qui en est pourvu et, à ce titre, serait plus primitif.

Avec *Akidognathia*, sauf chez *A. poteriophora*, nous avons un pylo-pode déjà très dilaté, operculiforme et ayant la forme générale à contour piriforme des pylo-podes de Gnathiidés. L'un des articles a acquis une extension considérable et forme à lui seul la majeure partie de l'appendice : c'est l'ischiopodite. Proximale-ment on trouve un basipodite prolongé par un lobe basal arrondi, inférieurement prolongé, et distalement un méropodite court et large avec des épines pectinées, un carpopodite conique, et un propodite très réduit, en pleine régression. Comme chez *Euneognathia*, un nombre assez considérable de soies sont encore présentes sur la surface des articles (ischio-, méro-, carpopodite).

Le cas de *Bathygnathia* nous éloigne un peu de la direction orthogéné-tique dont témoignent les autres genres et sous-genres. Son pylo-pode dérive directement de celui d'*Akidognathia* par une élongation générale (portant particulièrement sur les ischio- et carpopodites) corrélative de la transformation du bord frontal en une longue gouttière pseudo-rostrale. Le basipodite est comparable à celui d'*Akidognathia* : j'ai expliqué plus haut comment un examen superficiel avait fait considérer l'appendice comme 6-articulé. Ce pylo-pode, qui porte des soies sur sa surface (articles 2-4), n'est en somme qu'un cas particulier de celui d'*Akidognathia*.

Avec celui de *Perignathia* nous abordons une série de trois types très homogènes et directement dérivés les uns des autres : *Perignathia-Gnathia* (pylo-pode 3-articulé) — *Gnathia* et *Elaphognathia* (pylo-pode 2-articulé).

Le pylo-pode de *Perignathia* est 3-articulé, à deuxièmes et troisièmes articles bien développés. Il y a pas d'exemples de pylo-pode 4-articulé, faisant la transition entre *Akidognathia* et *Perignathia*. Quels sont les trois articles représentés chez ce dernier? L'article operculaire, par analogie avec les cas précédents, est sûrement pour la plus grande part formé par l'ischiopodite, mais cette fois le basipodite lui est soudé (1) : preuve en soit le fait que l'articulation unissant le pylo-pode au tégument céphalique est rotulaire, donc que le coxopodite seul est soudé au tégument. Quant aux deux articles distaux il est logique de les considérer comme les méro- et carpopodites, le propodite ayant disparu.

Le stade suivant de réduction est fourni par certaines espèces du genre *Gnathia* où le pylo-pode se compose d'un énorme article operculaire (basipodite + ischiopodite), et d'un très petit 2^e article (méropodite), lui-même surmonté d'un rudiment, en voie d'atrophie totale, d'article apical (carpopodite). Ce rudiment quelquefois un peu saillant est parfois si minime qu'il est logé dans une dépression distale du méropodite et est facilement méconnu.

(1) Ce qui n'implique pas qu'il en constitue une partie importante; on peut l'imaginer extrêmement court, réduit même si l'on veut à son articulation.

Qu'on le suppose entièrement disparu et l'on aura un pylopode bi-articulé, à article operculaire toujours piriforme : c'est le cas de certains *Gnathia*, où trois articles seulement composent le pylopode : basipodite + ischiopodite et méropodite.

Une contraction longitudinale de l'article operculaire qui deviendra au lieu de piriforme semi-circulaire, nous conduit au cas d'*Elaphognathia insolita* et de *Gnathia pustulosa* (cf. p. 624), les types les plus évolués pour la réduction du pylopode. Peut-être découvrira-t-on un jour un genre à pylopode uni-articulé, représenté alors par le seul article operculaire?

L'évolution du pylopode chez les *Gnathiidæ* du groupe I se résume donc ainsi :

a) Tendance à la prééminence de l'ischiopodite sur les autres articles formant un « article operculaire » ;

b) A la partie proximale soudure du basipodite à l'ischiopodite ;

c) A la partie distale tendance à la disparition centripète des articles, leur nombre passant de 4 à 1.

Le groupe II, qui témoigne de tendances très différentes, n'est représenté que par le cas de *Paragnathia*. Le mode d'évolution utilisé ici pour la transformation d'un péréiopode en pylopode comporte les processus suivants :

a) Tendance à la double prééminence du méro- et du carpopodite, le premier étant le plus développé ;

b) A la partie proximale atrophie de l'ischiopodite, mais subsistance d'un basipodite allongé, presque normal ;

c) A la partie distale tendance à la disparition centripète des articles (aboutissant à celle du dactylopodite).

Le pylopode de *Paragnathia* est 5-articulé : il comprend dans l'ensemble deux parties différentes par leur forme et leur orientation : 1° un manche (1+2) à peu près perpendiculaire à l'axe rostro-caudal du corps ; et, 2° un opercule (3+4 auxquels s'ajoute l'article apical 5) à peu près parallèle au même axe.

Le *basipodite* est allongé, élargi distalement, pas tout à fait 2 fois plus long que large. Il a des bords ciliés (comme tous ceux de tous les articles du pylopode), une soie moyenne au bord supérieur, une très forte soie lisse à l'angle distal inférieur. — L'*ischiopodite* est très réduit, si bien qu'au bord supérieur le méropodite, dans sa position normale, touche le basipodite ; c'est un article très court, environ 1 1/2 fois plus large que long, triangulaire, à bord inférieur courbe, bien visible, à bord supérieur excessivement court. L'article porte deux très fortes soies (inférieure et supérieure) et une rangée de cils inférieurs. — Le *méropodite* est le plus développé de tous, largement aplati en lame, à bords latéraux très convexes, 1 fois 1/2 plus large que long : son bord distal, en contact avec le bord proximal de l'article suivant, est à peu près transverse ; à la partie infé-

rière distale de la face sternale se trouve une soie. — Le *carpopodite* a son bord droit proximal et est à peu près semi-circulaire; il est d'un tiers plus court que le méropodite et presque 2 fois aussi large que long; deux soies se trouvent sur la face sternale de l'article. — Le *propodite* est ovalaire-allongé, un peu arqué à convexité supérieure, un peu plus de 2 fois plus long que large. Il porte une très forte soie marginale inférieure et une plus faible sur sa face tergale.

Dans le groupe III enfin (*Thaumastognathia*) l'appendice, 4-articulé, s'est raccourci sans perdre son caractère pédiforme et demeure grêle.

Il est intéressant de comparer brièvement le pylopede des Gnathiidés à d'autres structures operculiformes que l'on rencontre, parmi les Crustacés, chez les Décapodes (fig. 50). Le maxillipède externe peut parfois par la dilatation en lame d'un ou plusieurs de ses articles jouer le rôle d'un opercule recouvrant le cadre buccal et ses appendices : c'est le cas de tous les Brachyures et de certains Anomures.

Chez un crabe quelconque, la partie operculaire sera toujours formée par l'ischio- et le méropodite, le premier étant beaucoup plus développé que le second. Le basipodite peut se souder à l'ischiopodite mais est toujours réduit, jamais dilaté. Chez un Hippidé, *Hippa asiatica*, la partie proprement operculaire (qui rappelle étrangement par sa forme celle des *Gnathia*) est exclusivement formée par l'ischiopodite, le méropodite, peu développé est en partie caché en vue sternale; le basipodite, très court, est libre. Enfin chez un Thalassinidé, *Callianassa Stebbingi* BORRAD., on a un cas voisin de celui des Brachyures, les deux articles dilatés (ischio- et méropodite) ressemblant beaucoup par leur forme aux articles dilatés de *Paragnathia* (méro- et carpopodite).

Chez les Décapodes donc, la tendance à la dilatation operculiforme est principalement fréquente chez l'ischiopodite (parfois exclusivement) et, à un moindre degré, chez le méropodite. La constitution de l'opercule peut intéresser un article (*Hippa*) ou deux (Brachyures, *Callianassa*) : une différence d'aspect comparable (quant à la *disposition* mais non à la *nature* des articles) à celle qui sépare le maxillipède externe d'*Hippa asiatica* et de *Callianassa Stebbingi* s'observe entre *Gnathia* et *Paragnathia* (comparer les figs. 49 I et 234 C).

Si dans le type *Hippa-Gnathia* c'est le même article qui est dilaté (ischiopodite), au contraire dans le type, extérieurement si voisin, *Callianassa-Paragnathia*, des processus différents ont abouti à un résultat similaire, les articles dilatés étant les ischio- et méropodite dans le premier cas, les méro- et carpopodite dans le second.

Les pylopedes sont uniquement des opercules et leur seule fonction paraît être de protéger la fosse infra-céphalique et les appendices qu'elle contient : « ce sont, dit WAGNER (1869, p. 46), les deux battans de la porte, qui ferment et qui protègent la cavité respiratoire ». Le même auteur

leur attribue d'ailleurs un rôle actif en leur reconnaissant le pouvoir d'« attirer l'eau vers cette chambre en lui jettant au dedans par des grands saccades » (*ibid.*, p. 49). Même si cette observation est exacte, ce qui ne semble pas probable, il ne s'agirait que d'un rôle très secondaire.

Quant aux idées de HESSE — qui a toujours cru que les adultes se nourrissent, et croit que le pylopoде avec ses soies fonctionne comme le réseau de cirres d'un Balane et sert à la capture de proies — il faut les abandonner.

Les pylopoдеs typiques, véritablement operculaires (*Gnathia* par exemple) occupent sur l'animal vivant deux positions extrêmes : ils peuvent, ou se rabattre dans un plan parallèle au plan coronal et se chevaucher alors sur la ligne médio-sternale, ou, pivotant sur leur point d'insertion (sensiblement autour de l'axe déterminé par leur bord concave), effectuer une rotation de 90° vers l'extérieur, amenant le plan d'aplatissement de l'opercule à être perpendiculaire à celui de la tête, et parallèle au plan sagittal.

3. — PIÈCES BUCCALES DES FEMELLES.

MANDIBULES.

Il n'est nullement certain que, comme on l'a cru, la mandibule ne soit jamais représentée chez les femelles.

J'ai observé sur une femelle de *Gnathia phallonajopsis* (fig. 197 B) et une de *Gnathia regalis* (fig. 240), sous le bord frontal, un court aiguillon de chaque côté qui pourrait être un vestige mandibulaire. D'autre part, sur une femelle (indéterminable) de la mer de Sagami, j'ai découvert deux robustes stylets qui ne sont pas sans rapport avec les mandibules larvaires (fig. 266 A). Des recherches futures montreront s'il s'agit de cas tératologiques ou si cet organe est bien une mandibule (1).

MAXILLES.

(Fig. 52 C.)

La femelle de *Paragnathia* possède des maxilles très semblables et à celles de la pranize et à celles du mâle : elles possèdent une partie basilaire dilatée et un axe terminal grêle, rectiligne, à extrémité arrondie, dirigé obliquement par rapport à la ligne médiane et se croisant avec son homologue sur celle-ci.

(1) Il existe au voisinage immédiat des autres pièces buccales de *Paragnathia* (maxilles et maxillipèdes) une structure très énigmatique : c'est un appendice piriforme portant quelques poils courts sur son contour, et terminé, distalement en pointe ; sa taille est de 0,08 sur 0,006 mm. On voit parfois, partant de l'apex et traversant tout l'organe jusqu'à sa base, un tractus qui semble bien être un canal (?). La signification de cet organe est obscure et il faut attendre d'autres observations pour pouvoir l'éclaircir.

MAXILLIPÈDES.

(Figs. 32 B-C, 52 C.)

Toutes les femelles actuellement connues de Gnathiidés possèdent (sauf celles de *Paragnathia*) une paire de maxillipèdes développés. Quoique ces appendices soient très semblables à ceux du mâle, ils en diffèrent

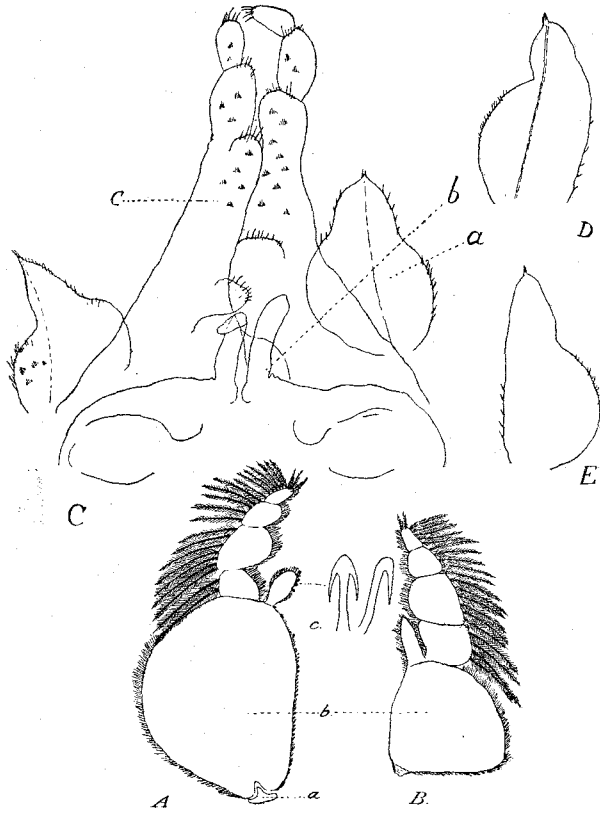


FIG. 52.

A. *Paragnathia formica*, ♂ maxillipède. — B. *Gnathia illepada* ♂, maxillipède (a, coxopodite ; b, basipodite ; c, retinacles). — C. *Paragnathia formica* ♀, pièces buccales (a, appendice énigmatique ; b, maxilles ; c, maxillipède). — D-E. *Id.*, appendice énigmatique.

cependant par un certain nombre de caractères, précisément ceux qui, chez un grand nombre d'Isopodes normaux, séparent le maxillipède de la femelle gravide de celui de la femelle vierge ou du mâle.

Ce fait est extrêmement important parce qu'il prouve que la viviparité, est chez les Gnathiidés qui la présentent, une acquisition secondaire

et que ceux-ci conservent encore certains caractères ancestraux en rapport avec le mode normal de reproduction (ponte, développement des embryons à l'abri de lames incubatrices). Je reviendrai sur cette question à propos des organes génitaux.

Le point d'insertion du maxillipède, au lieu d'être proximal comme chez le mâle, est rejeté par le développement de la lame coxale interne à la face externe de l'appendice.

Chez *Gnathia maxillaris* (MONT.), par exemple, on trouve, au lieu d'un basipodite piriforme à bords entiers, articulé sur le tégument céphalique par l'intermédiaire d'un sclérite coxal réduit, un ensemble complexe, foliacé, considérablement étendu proximale et dépassant de beaucoup, en direction caudale, le niveau de l'insertion de l'appendice.

Les lobes développés sur ce maxillipède sont au nombre de trois (fig. 53) : le premier (*z*) appartient au bord externe du basipodite ; il porte, comme le bord externe des articles du palpe, de fortes soies plumeuses, — le second (*y*) est très réduit, et forme une courte expansion arrondie et ciliée au bord externe du coxopodite — le troisième (*x*) est de beaucoup le plus développé ; c'est une vaste lame basale, triangulaire-arrondie, avec un bord interne replié sternalement et muni d'écaillés pectinées ; sa surface distale porte aussi quelques soies lisses. — Outre les lames il faut signaler encore, comme caractéristique du maxillipède femelle, le repliement sternal du bord interne du basipodite qui porte des écaillés pectinées.

La région coxale médiane du maxillipède est occupée par de puissants faisceaux musculaires qui font peut être vibrer l'appendice (cf. note p. 124).

Avant de comparer le maxillipède femelle gnathiidien à celui des Isopodes normaux il faut dire quelques mots de ces derniers. La présence d'un appareil vibrant (« Wassersrudelapparat » [F. VON EMDEN 1922]), au maxillipède est très commune ; on la rencontre chez de nombreuses familles (*Asellidæ*, *Cirolanidæ*, *Aegidæ*, *Cymothoidæ*, *Limnoriidæ*, *Sphaeromidæ pro parte*, *Idoleidæ*, *Astacillidæ*, *Bopyridæ* et *Dajidæ pro parte*) ; le fait que des formes anciennes (*Asellus*, *Bathynomus*, *Sphaeromides*) en sont pourvues, autorise, semble-t-il, à considérer cet appareil comme typique et primitif chez les Isopodes et partant son absence comme secondaire (cf. RACOVITZA, *Arch. Zool. Exp.*, (5), X, 1912, p. 293).

A l'intérieur des Isopodes on découvre tous les passages d'un maxillipède normal à un maxillipède tellement modifié que, chez certains Bopyriens, le palpe a disparu et l'appendice est réduit à ses deux articles proximaux dilatés en vastes lames.

Un exemple qui nous permettra une utile comparaison avec le cas des *Gnathia* est celui des *Cymothoidæ*, famille à laquelle appartiennent les deux espèces dont je figure le maxillipède (*Meinertia collaris* (SCH. et M.) var. *africana* MONOD, et *Anilocra capensis* M.-EDW.)

Dans les femelles ovigères de ces deux formes, le maxillipède se compose à première vue de trois parties (fig. 54) : une lame antérieure, une lame postérieure et une région médiane, plus ou moins arrondie et très bombée, contenant des faisceaux musculaires et fournissant à l'appendice son point d'articulation avec le tégument.

La lame antérieure (*z*) dépend du bord externe du basipodite ; elle dépasse (*Meinertia*) ou atteint presque (*Anilocra*) l'extrémité distale d'un palpe rudimentaire, réduit à deux articles ; le bord interne de la lame antérieure est longitudinalement replié. Une deuxième lame, externe elle aussi, mais beaucoup plus réduite que l'antérieure, appartient mani-

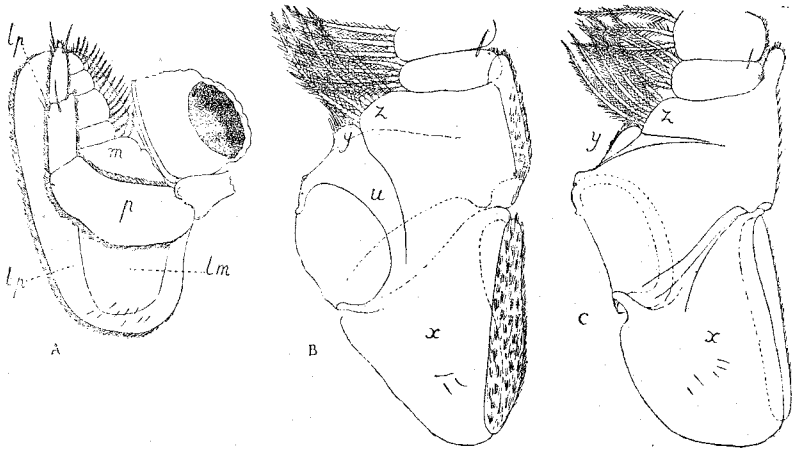


FIG. 53. — *Gnathia maxillaris* ♀.

- A. Partie postéro-latérale du céphalon, pylopoë et maxillipède (*p*, pylopoë; *lp*, oostégite du pylopoë; *m*, maxillipède; *lm*, lame postérieure (oostégite) du maxillipède). — B. Partie proximale du maxillipède (*supinus*). — C. *Id.* (*pronus*) (*z*, expansion externe du basipodite; *y*, expansion externe du coxopodite (épipodite); *x*, expansion interne du coxopodite (oostégite); *u*, arceau coxal).

festement au premier article de l'appendice, le coxopodite. Il faut sans aucun doute, avec HANSEN, CALMAN, RACOVITZA et d'autres encore, considérer ce lobe comme représentant un épipodite. La partie globuleuse médiane du maxillipède est d'une interprétation délicate : elle est délimitée par une armature chitineuse formée de sclérites isolés qui fournissent aux muscles des insertions. Pour HANSEN (1890, pl. I, fig. 1l, pl. VI, fig. 4k, pl. X, fig. 1n, 4k), un seul de ces sclérites est désigné comme représentant le coxopodite : c'est celui que je note *a*, pièce volumineuse et arquée à bord postérieur rectiligne, et s'articulant par son extrémité antérieure rétrécie avec l'angle postéro-interne du basipodite. Quant à la partie externe de la surface occupée par les sclérites coxaux, HANSEN, dans le

cas de *Rocinela damnoniensis* (1890, pl. X, fig. 1n), la désigne sous le nom d'*épipodite*. Chez *Sphaeromides Raymondi*, RACOVITZA figure, au-dessous du basipodite, deux sclérites seulement, nommant l'un *præcoxa*, l'autre *coxa*. Je ne puis pour ce dernier cas exprimer d'opinion motivée, mais je suis d'avis que chez les Cymothoidés que j'ai étudiés les sclérites *a-g* (le sclérite *h* appartient peut-être au basipodite) font tous partie du coxo-

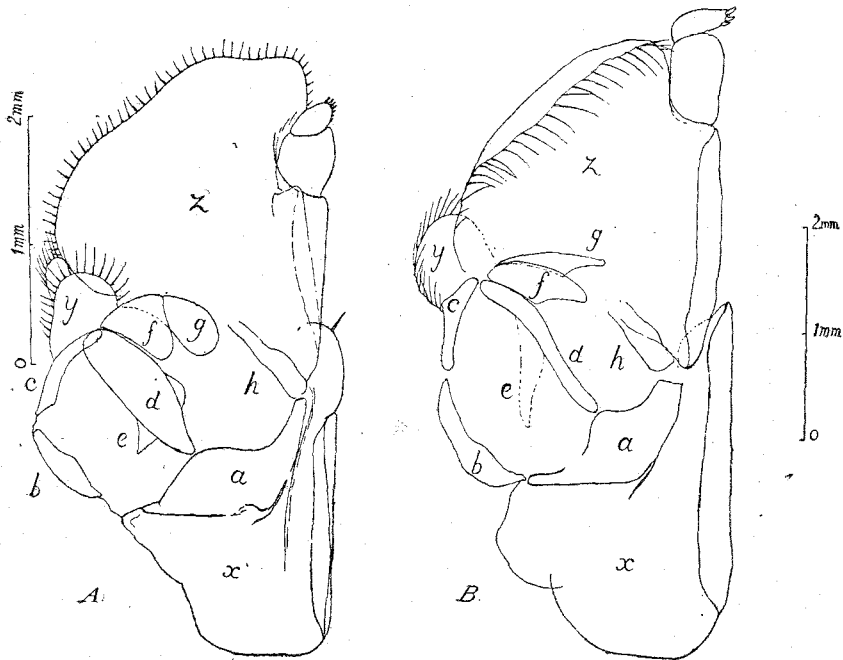


FIG. 54.

A. *Meinertia collaris africana*, ♀ ovigère, maxillipède. — B. *Anilocra capensis*, ♀ ovigère, maxillipède (*z, y, x*, comme à la fig. 54 ; *a-g* (? *h*), sclérites coxaux).

podite. L'expansion membraneuse postérieure appartient au bord interne du coxopodite. Elle est allongée, grossièrement triangulaire, avec un bord interne longitudinalement replié et un bord externe plus ou moins convexe.

Je ne sais pas de raison pour refuser de considérer le lobe coxal interne comme homologue d'un oostégite. En faveur de cette assimilation militent, outre le fait que le maxillipède est un appendice proprement périal, la position de ce lobe et le synchronisme de son apparition avec celle des oostégites vrais. Les sept oostégites de l'ancêtre des Isopodes ont dû être

primitivement semblables avant que l'antérieur, celui de maxillipède, n'ait acquis une fonction spéciale, l'aération de la cavité incubatrice.

Si nous comparons au maxillipède de la femelle ovigère d'un Cymothoïde celui d'un Gnathiidé, il est facile de saisir que les lobes notés *z*, *y* et *x* sont homologues dans les deux cas. L'enroulement longitudinal, vers la face sternale, du bord interne du basipodite et du lobe coxal interne existe à la fois chez les *Cymothoidae* et les *Gnathiidae*.

Le coxopodite, chez les *Gnathia*, ne semble pas disloqué en un certain nombre de pièces séparées; il n'est pas invraisemblable de supposer que la pièce cintrée, notée *u*, soit homologue de plusieurs des sclérites du coxopodite cymothoïdien.

En ce qui concerne le maxillipède femelle, le genre *Paragnathia* est plus évolué que *Gnathia*. La femelle de *Paragnathia*, en effet, est totalement dépourvue de maxillipède développé, comme elle l'est de lame coxale au pylopode. Cependant, elle en possède — durant toute son existence et non pas, comme on l'a cru, seulement immédiatement après la métamorphose — un rudiment déjà remarqué et figuré par J. OMER-COOPER (1916-17, p. 235, pl. IV, fig. 9 a) : « In the adult female there is no maxilliped, but just after the final moult a small and degenerate remnant may be observed which appears to be rapidly absorbed ».

Le maxillipède — très semblable à celui de l'embryon jeune — se compose d'un axe cylindroïde, non rigide, à cuticule très mince, sans articulations apparentes, muni d'un endite basipodial arrondi et de deux endites palmaires de forme analogue. Les endites et l'apex de l'appendice portent quelques soies courtes.

Quant aux influences qui ont déterminé l'atrophie du maxillipède, il est actuellement impossible de les déterminer; cette disparition est-elle en rapport avec celle de toute cavité incubatrice normale? Faut-il invoquer des processus respiratoires et la différence de régime qui sépare les deux genres, *Paragnathia* étant amphibie et *Gnathia* franchement marin?

PYLOPODES.

Le pylopode chez la femelle est le plus souvent très différent de celui du mâle. On en connaît trois types bien distincts.

1. Type *Gnathia* (fig. 53 A). — Le pylopode se compose ici d'un axe appendiculaire pauci-articulé, recourbé vers le bord frontal et d'une vaste lame ovalaire s'insérant à la base de l'appendice. Le pylopode a, bien plus que celui du mâle, conservé le signe de son origine pédieuse (1) malgré une réduction du nombre des articles (par disparition et par fusion). Quant à

(1) Cf. le cas aberrant, peut-être tératologique, d'une femelle du Japon (p. 590, fig. 266 A) dont le pylopode est terminé par un unguis.

la lame basilaire, qui s'étend en avant jusqu'au bord frontal et en arrière bien au delà du point d'insertion de l'appendice, il s'agit évidemment, ainsi qu'on l'a déjà fait remarquer il y a quelques années (CALMAN, 1909, p. 201), d'une lame incubatrice réduite.

WAGNER (1869) considérait l'axe articulé et la lame épipodiale comme des appendices différents. HESSE ne mentionne pas l'épipodite. BATE et WESTWOOD (1866) signalent pour la première fois cette lame, « a pair of extremely delicate, flat membrane » (p. 182, note) et y voient, à juste titre, « une portion du sac ovarien ».

2. Type *Gnathia fallax* (fig. 248 D). — Dans les spécimens femelles de cette espèce le pylopede est, comme celui du mâle, 3-articulé et operculiforme, ce qui ne l'empêche d'ailleurs pas de porter un oostégite basal.

3. Type *Paragnathia* (fig. 91 A-B). — Chez ce genre où l'incubation se fait suivant un mode aberrant et qui est privé de maxillipède développé, le pylopede lui aussi est très particulier, caractérisé par son apparence pédieuse et l'absence de lame basilaire.

Les pylopedes sont (cas général) insérés très latéralement, et partant en des points très distants; ils se composent d'une première partie transverse (le basipodite) et d'une partie allongée parallèlement à l'axe du céphalon, et formant avec la première un angle presque droit; les deux pylopedes sont dans cette seconde région accolés (1) l'un à l'autre sur la ligne médiane.

Ils se composent de 6 articles (2) et ont dans l'ensemble un aspect atrophié et dégénéré (tégument extrêmement mince, pellucide, fripé, muscles nuls). Le basipodite est le plus long des articles, rectangulaire, avec une forte soie sub-apicale; l'ischipodite est très court, à bord interne notablement plus long que l'externe; le méropodite est l'article le plus large, plus long que le précédent et sensiblement égal au propodite; le carpopodite présente la forme et occupe la position qu'il a chez le gnathopode larvaire (3); le propodite (4) est bien moins dilaté que le méropodite; il est prolongé par un petit segment conique sétigère représentant le dactylopedite, privé d'ungulus. Le bord interne des segments 2-5 est marqué par une fourrure de poils courts qui masquent le contour vrai de l'appendice.

(1) Leurs bords sétigères s'affrontent mais ne se chevauchent pas.

(2) Cinq d'après OMER-COOPER.

(3) C'est un des caractères qui prouvent qu'en réalité le pylopede femelle n'est qu'un gnathopode dégénéré, un peu modifié mais n'ayant nullement subi de métamorphose comparable à celle qui transforme le gnathopode en pylopede chez les *Gnathia*.

(4) Les carpo- et propodite forment le 4^e article de W. OMER-COOPER; d'ailleurs sa fig. 2, pl. V (1916) indique nettement, au bord interne de ce prétendu 4^e article, une constriction qui représente la limite (peu nette) des articles.

Homologie des pièces buccales des Gnathiidae

Tableau établi d'après le manuscrit de WAGNER

Larve (Pranize)	Gnathia ♂	Gnathia ♀	Cymothea
« lèvre supérieure » [= <i>labrum</i>]			« lèvre supérieure » [= <i>labrum</i>]
« mandibule » [= <i>mandibule</i>]	« mandibule » [= <i>mandibule</i>]		« mandibule » [= <i>mandibule p. p.</i>]
« maxilles » [= <i>maxillules</i>]	« maxilles » [= <i>maxillipèdes</i>]	« maxilles » [= <i>maxillipèdes</i>]	« maxilles » [= <i>maxillules</i>]
« pattes mâchoires de la 1 ^{re} paire ou les languettes » [= <i>paragnathes</i>]	? absentes ou représentées à l'état rudimentaire par les « petits filets » [= <i>maxilles</i>]		« pattes mâchoires de la 1 ^{re} paire ou languettes » [= <i>paragnathes</i>]
« pattes mâchoires de la 2 ^e paire » [= <i>maxillipèdes</i>]	« pattes mâchoires de la 2 ^e paire » [= <i>gnathopodes (pylopodes)</i>]	« pattes mâchoires de la 2 ^e paire » [= <i>gnathopodes pro parte</i>]	« pattes mâchoires de la 3 ^e paire » [<i>maxilles</i>]
« pattes mâchoires de la 3 ^e paire » [= <i>gnathopodes</i>]		« pattes mâchoires de la 3 ^e paire » [= <i>gnathopodes pro parte</i>]	« pattes mâchoires de la 2 ^e paire » [= <i>palpes mandibulaires</i>]
			« pattes mâchoires de la 4 ^e paire »

B. Appendices non oraux.

1. — ANTENNULES.

L'antennule est, chez tous les *Gnathiidæ*, d'une constitution très homogène comprenant toujours un pédoncule 3-articulé et un flagellum 4-(*juv.*, ♀) ou 5-articulé (♂), dont le premier article est toujours excessivement réduit et dont les trois distaux portent toujours chacun, sur leur angle antéro-distal, un bâtonnet sensoriel.

Je décrirai les trois types d'antennules que l'on observe chez *Paragnathia*;

a) Larve (fig. 26 A) : le 1^{er} article pédonculaire présente une saillie caractéristique de son bord antérieur dont l'angle distal est ainsi largement dilaté ; — le 2^e est à la fois plus court et moins large que le précédent, presque carré, étant seulement très légèrement plus long que large ;

alors que le 1^{er} article était presque glabre, ici l'angle distal antérieur porte une sétule sub-apicale, le postérieur une sétule et trois soies sensorielles plumeuses courtes ; — le 3^e article est allongé, plus long que le précédent, large (2 fois plus long que large) à bord antérieur un peu convexe ; il porte quelques soies distales antérieures ; — le 1^{er} article du flagellum est de taille très réduite, contenu environ 7 fois dans l'article précédent comme dans le suivant ; il porte quelques soies plumeuses sensorielles ; — le 2^e article est le plus long du flagellum, 1 fois 1/2 plus long que la somme des deux derniers, à bord antérieur un peu convexe ; il porte à son angle antéro-distal un bâtonnet sensoriel dépassant notablement le sommet du flagellum ; — le 3^e article, environ 2 fois 1/2 plus court que le précédent, porte un bâtonnet identique ; — le 4^e, encore plus court, porte, outre son bâtonnet, quelques sétules apicales et une très robuste soie raide ; celle-ci dépasse les bâtonnets et contribue assurément à la protection de ceux-ci contre les chocs.

b) Femelle (fig. 26 C) : l'antennule de la femelle ressemble beaucoup à celle de la larve ; elle en diffère cependant par un aspect général plus grêle, l'absence de lobe antérieur au 1^{er} article pédonculaire qui est cylindrique, un nombre réduit de phanères, et la taille moindre des bâtonnets.

c) Mâle (fig. 27 A-B, 28 A) : par de nombreux caractères l'antennule du mâle s'oppose au type existant chez la larve et la femelle. Le 1^{er} article pédonculaire est court et large (à peine 1 fois 1/2 plus long que large) ; il porte des cils et quelques courtes soies sensorielles plumeuses ; sa cavité est très fortement étranglée à la base et ne communique avec l'intérieur du céphalon que par un étroit orifice (1) ; on remarque aussi, faisant saillie dans la cavité de l'article, un fort épaissement conique de la paroi servant à une insertion musculaire ; — le 2^e article, plus court que le précédent et que le suivant, est notablement plus étroit à l'extrémité proximale qu'à la distale ; il porte distalement, comme chez la prânize, antérieurement une sétule raide et postérieurement une sétule et trois soies sensorielles plumeuses et longues (celles de la larve sont courtes) ; l'article contient les deux muscles moteurs du 3^e article ; — celui-ci est à peu près égal au premier en longueur, mais il est allongé, à bords parallèles, 2 fois 1/2 plus long que large avec, distalement, quelques sétules (1 sub-apicale postérieure et 3 antérieures) et une longue soie sensorielle plumeuse antérieure). Le 1^{er} article du flagellum, très petit, porte comme chez la prânize 3 soies sensorielles, 1 longue entre 2 courtes ; — le 2^e et le 3^e sont sub-égaux, mais celui-ci seulement porte des phanères (1 sétule postérieure, 1 bâtonnet antérieur) ; — le 4^e, plus court que le 3^e, porte seulement un bâtonnet ; — le 5^e, plus réduit encore, porte apicalement, outre le bâtonnet, 3 sétules et une robuste soie longue et

(1) Il n'existe pas à l'antennule de muscles extrinsèques.

une longue soie sensorielle plumeuse subapicale postérieure, insérée presque normalement au flagellum.

2. — ANTENNES.

Il est admis que l'antenne des Gnathiidés diffère du type général présent chez les Isopodes par l'absence d'un article au pédoncule qui n'en posséderait ainsi que 4 ; nous verrons que des vestiges du 5^e article existent cependant.

a) Larve (figs. 25 A, 26 B) : l'antenne comprend un pédoncule composé de 4 articles apparents et d'un flagellum 8-articulé. Les deux premiers articles pédonculaires sont courts et sub-égaux, et portent respectivement 1 et 2 soies ; le pédoncule, à partir du 2^e article inclus, est antérieurement cilié ; l'article 3 est rectangulaire, environ 2 fois plus long que large et muni de 4 soies distales ; le 4^e, à peu près aussi long que la somme des deux précédents, est grêle, et porte plusieurs soies distales et 5 tiges sensorielles plumeuses longues ; le flagellum, égal à la somme des trois derniers articles pédonculaires, se compose de 8 petits articles sub-semblables, portant 2 ou 3 sétules distales, l'article apical étant muni en outre d'une robuste soie raide protectrice.

Si l'on examine avec soin l'insertion antennaire, on distinguera plusieurs éléments intéressants. Le premier est le vestige manifeste d'un article (fig. 25 A) : il existe en effet immédiatement au-dessous du « premier » article un petit anneau de chitine, à bords sinueux, long d'environ 0,017 mm. On observe en outre une pièce chitineuse qui, s'appuyant par son bord distal sur le rudiment d'article basal, se coude et se prolonge sous la forme d'une apophyse grêle à l'intérieur du céphalon. S'agit-il d'un article — un sixième article pédonculaire — atrophié, ou d'une simple endapophyse ?

b) Femelle (fig. 23 D) : par son allure générale l'antenne femelle ressemble beaucoup plus à celle de la larve qu'à celle du mâle et ne s'en distingue guère que par quelques détails de la phanérotaxie, l'absence de ciliation marginale au pédoncule, 3 tiges sensorielles au lieu de 5 au 4^e article pédonculaire, etc.

c) Mâle (figs. 27 C-E, 28 B) : ici l'antenne a un aspect tout différent, dû principalement au grand développement du pédoncule par rapport au flagellum qui est plus court que la somme des deux derniers articles pédonculaires.

Le 1^{er} article et le 2^e se ressemblent, sont courts ($1 > 2$), larges, cylindriques et portent 1 et 2 sétules ; le 3^e, plus long, est aussi un peu plus étroit à la base qu'au sommet qui porte 3 sétules et 2 tiges sensorielles ; le 4^e, plus long encore, et plus grêle, se dilate légèrement distalement ; il porte 2 sétules sub-apicales et au sommet : 4 soies et 5 tiges ciliées sensorielles. Le flagellum est 8-articulé comme chez la larve et la femelle.

La musculature antennaire (figs. 28, 40) comprend 4 muscles extrinsèques (2 promoteurs et 2 rémoteurs) et une série de faisceaux intrinsèques pédonculaires ; dans le 1^{er} article on trouve les deux moteurs de l'article 2 (l'un de ceux-ci s'insère proximalelement sur une forte saillie de la paroi), et l'insertion de l'un des 4 moteurs de l'article 3 ; cet article est mù en effet par : *a*) 2 rémoteurs tous deux contenus dans l'article 2 et insérés l'un à la base, l'autre au flanc de cet article ; *b*) 2 promoteurs dont l'un, contenu dans l'article 2, s'insère à la base, et dont l'autre traverse cet article pour aller se fixer à la paroi latérale de l'article 1 ; on

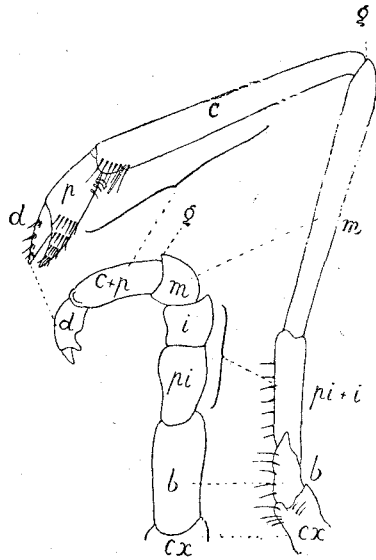


FIG. 55.

Péréiopode I de *Palæmonetes varians* et péréiopode V d'*Astacilla Deshayesi* avec les articles numérotés conformément aux vues d'HANSEN (1925) : g = genou ou articulation principale ; pi = præischium.

trouve dans les articles 3 et 4 respectivement les 2 moteurs de l'article 4 et les 2 moteurs du flagellum, les uns et les autres à insertions latérales, le rémoteur étant plus court que son antagoniste.

Quoique les antennes aient chez tous les Gnathiidés un « air de famille » très prononcé dû en particulier, à leur taille réduite et au nombre constant des articles pédonculaires (4), on remarque suivant les genres et les espèces des variations dont l'étude est importante pour la taxonomie. Le nombre des articles du flagellum est de 7 dans l'immense majorité des cas, mais il peut être inférieur (5-6) ou supérieur (8). Les dimensions relatives des articles pédonculaires sont également variables.

3. — PÉRIÉOPODES.

A. — *Le nombre des articles.*

Les périéopodes des Gnathiidés sont composés chacun de six articles libres, les basi-, ischio-, méro-, carpo-, pro- et dactylopodite. Le coxopodite n'est jamais individualisé, ni, à plus forte raison, la praecoxa, dont seuls les pléopodes présentent des traces. On voit que je m'en tiens au schéma classique sans admettre la fusion carpo-propodiale nécessitée par l'hypothèse de l'articulation principale ou genou (HANSEN).

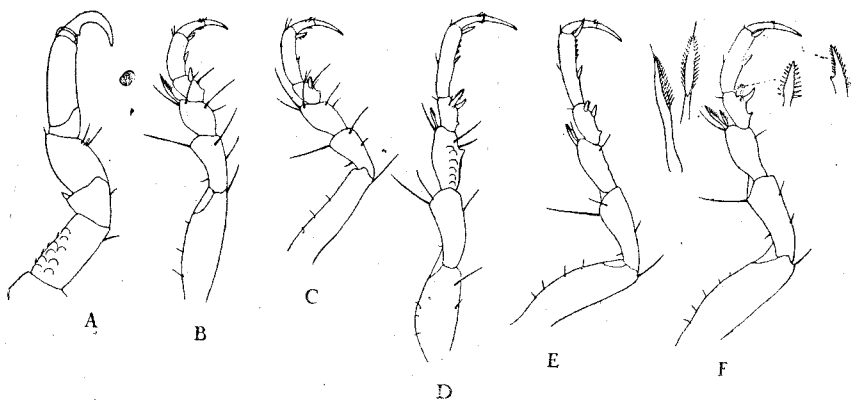


FIG. 56. — *Paragnathia formica*, larve : A-F. Gnathopode et périéopodes I-V.

HANSEN (1) a compté — comme le font BÖRNER et COUTIÈRE — au nombre des articles du périéopode, l'ungulus qui s'insère sur l'extrémité distale du dactylopodite; ce serait le neuvième article du périéopode primitif (stylocérite, stylopodite).

Cette interprétation est erronée; aux raisons mises en avant par TSCHEWERIKOFF (1911, p. 432), l'absence de toute trace d'articulation entre le dactylopodite et l'ungulus, et l'absence de musculature, est venue s'ajouter la démonstration péremptoire de RACOVITZA (1923, pp. 117-120) montrant que l'ongle n'est en réalité que l'épine la plus distale de la rangée sternale du dactylopodite. Loin donc d'avoir la valeur d'un article « l'ongle n'est qu'une épine dactylienne plus grande que les autres » et dont le développement est lié à la fonction ambulatoire de l'appendice.

(1) Cet auteur a tout récemment adopté les vues de RACOVITZA concernant l'ungulus (1925, p. 88).

B. — *L'involution du coxopodite.*

La morphologie du coxopodite mérite de retenir l'attention. Cet article est, dans les appendices péréiaux ;

a) Libre et individualisé [maxillipède de la pranize et du mâle, pléopodes de la pranize (1)] ;

b) Distinct, mais immobile, séparé du tégument par une simple ligne suturale (coxépimères) (périopode 2 de la pranize, p. 1-2 de la femelle) ;

c) Entièrement soudé au somite (périopodes 1, 3-5 de la pranize, 3-5 de la femelle, 1-5 du mâle).

Les régions coxales de la 3^e catégorie présentent elles-mêmes deux types très différents qu'il importe de préciser, l'un spécial aux larves, l'autre aux adultes.

Examinée de profil, la région latérale du 4^e somite péréial libre d'un adulte présentera une aire très nette, très développée chez le mâle où elle atteint presque le sulcus médio-dorsal, beaucoup moins chez la femelle où elle apparaît comme un petit cercle perdu au flanc du péréion immensément dilaté. Cette aire marque seulement la ligne d'insertion des muscles basilaire de la patte : tous ceux-ci, à partir du point d'insertion de l'appendice, divergent en éventail et viennent se terminer suivant une limite plus ou moins ovalaire.

A la partie sternale de cette impression musculaire se trouve un petit orifice limité par un bourrelet chitineux lequel représente l'extrémité distale du coxopodite (réduit d'ailleurs à cette extrémité après avoir « fondu », selon la pittoresque expression de RACOVITZA, par sa partie proximale). Cette fenêtre coxale circulaire porte à son bord latéral externe une robuste apophyse (visible surtout en vue presque sternale) : celle-ci, outre sa base propre, est reliée au cadre coxal par une trabécule courte qui isole de la vaste lumière de l'orifice coxal une très petite fenêtre accessoire.

Examinons maintenant le même coxopodite, chez la pranize. Une aire latérale, à peu près circulaire, très nettement délimitée, attire immédiatement l'attention et l'on serait tenté de l'identifier avec l'aire purement musculaire des adultes. Le seul fait que les muscles dépassent largement cette zone et vont s'insérer beaucoup plus loin suffirait à montrer l'impossibilité de cette opinion.

Il faut en effet considérer la très grande aire circulaire avec sa côte chitineuse transverse, comme homologue de la fenêtre qui se trouve à la partie inférieure de l'impression musculaire des adultes ; il s'agit donc d'un coxopodite de dimensions relatives étendues. Le cadre chitineux est identique dans les deux cas, mais comment interpréter la côte qui tra-

(1) Coxopodite obsolète, réduit à un minuscule sclérite.

verse la surface circonscrite par ce cadre et la divise en deux parties inégales?

Cette côte, à sa partie ventrale, au niveau de l'insertion du basipodite, se bifurque, en deux branches très courtes, l'une formant l'apophyse articulaire caractéristique des articulations « à pivot », l'autre rejoignant latéralement le cadre circulaire. On conçoit donc que, à partir du coxopodite de l'adulte, on obtiendra celui de la larve par la simple dilatation de la fenêtre accessoire, jusqu'à ce qu'elle devienne presque égale à la fenêtre principale.

C. — La morphologie des articles.

(Figs 56, 59, 61-63).

Après la description des péréiopodes de *Paragnathia* je signalerai quelques-unes des modifications de ces appendices existant chez d'autres Gnathiidés.

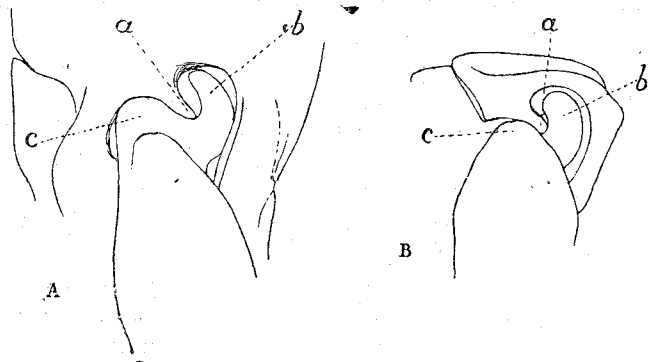


FIG. 57.

A. *Idotea baltica*, région coxale du péréiopode IV droit. — B. *Meinertia collaris africana* ♂ région coxale du péréiopode III droit (a, apophyse coxale; b-c, tête du basipodite).

Très semblables, par la proportion de leurs articles, à ceux des Isopodes normaux, les péréiopodes de *Paragnathia* présentent des caractères phanerotaxiques (1) communs aux larves et aux adultes, dont les plus importants sont les suivants :

a) Epine très courte, normale à l'article, au 1/4 proximal du bord supérieur de l'ischiopodite ;

(1) On observe sur les péréiopodes les catégories suivantes de phanères :

- I. — Soies lisses.
- II. — Phanères ensiformes.
- III. — Phanères ensiformes hamulées.
- IV. — Phanères ensiformes spinulées.
- V. — Phanères spiniformes à aire distale ciliée.
- VI. — Tiges sensorielles à région distale plumeuse.
- VII. — Écailles pectinées.

b) Forte soie raide et droite (faisant typiquement partie de la rangée transversale distale) à l'extrémité distale du bord supérieur de ce même article ;

c) Forte soie raide un peu en arrière de l'angle inféro-distal du basipodite ;

d) Lanière unguéale constante ;

e) Organe dactylien formé de 3 tiges ;

f) Deux phanères ensiformes au bord inférieur du propodite, l'une vers le milieu de l'article, l'autre, souvent muni d'une dent proximale interne, à son angle inféro-distal, opposée au dactylopodite ;

g) Phanère ensiforme spinulée à la partie distale du bord inférieur du carpopodite (larve : 1-5, adultes : 1.) ;

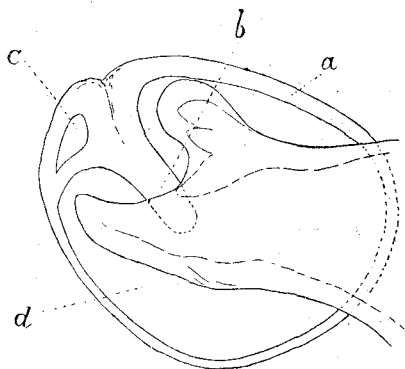


FIG. 58. — *Euraqnathia formica* ♂, région coxale du péréiopode IV. (a, anneau coxal ; b, apophyse coxale ; c, fenêtre accessoire ; d, fenêtre principale du coxopodite).

h) Phanères spiniformes à aire distale élargie (1) et bordée de cils, à l'angle supéro-distal du méropodite (larve : 1 et 3-5, adultes : 5) ;

i) Soies plumeuses sensorielles courtes au bord supérieur du basipodite ;

j) Absence, dans le méropodite des 4^e et 5^e paires, de glandes de WAGNER.

On distingue chez la pranize une division morphologique des péréiopodes en deux groupes, 1-2 et 3-5. Les deux premiers, qui sont dirigés toujours en avant, sont notablement plus courts et plus trapus que les suivants : le premier davantage même que le second. Ces deux paires, tout en demeurant très différentes du gnathopode, présentent cependant quelques-unes des tendances qui ont abouti à la transformation d'une patte ambulatoire en organe préhensile. Le dactylopodite est chez la

(1) On ne saurait mieux pour la forme comparer ces phanères qu'aux yeux de certains Ocy-podes dont elles ont l'aspect très caractéristique.

pranize toujours très grêle et effilé. Le bord interne des méro- et carpopodite est presque inerme.

Chez le mâle où ces mêmes articles sont fortement tuberculés (saillies coniques à sommet arrondi), on observe également une division très apparente des péréiopodes en deux groupes (1). Les deux pattes antérieures présentent un aplatissement notable des articles en particulier des ischio- et méropodite, qui contiennent des cellules glandulaires.

Les péréiopodes de la femelle sont beaucoup moins différenciés et bâtis tous sur un type commun, assez grêle, à méro- et carpopodite tuberculés, à dactylopodite semblable à celui de la pranize.

Dans tout le groupe des Gnathiidés, qui se montre ici encore d'une extrême homogénéité, la structure générale des péréiopodes est partout identique, et l'on ne peut guère citer que des différences minimales, portant sur le nombre et l'aspect des épines et des tubercules.

Il existe cependant un exemple de morphologie spéciale : c'est celle qui se rencontre dans le péréiopode 3 du genre *Akidognathia*. Ici on assiste à une dilatation distale du méropodite, allant chez *A. poteriophora* jusqu'à figurer un vaste entonnoir à bords crénelés.

D. — Les articulations.

Les articulations des appendices appartiennent à deux catégories distinctes, les articulations « à pivot » et les articulations « à charnière ».

L'articulation « à pivot » (articulation rotulaire, « Kugelgelenk »), découverte par LANGER chez *Buprestis gigantea*, comporte l'existence, sur le premier article, d'une apophyse articulaire ou condyle, et, à la partie proximale du second article, d'une tête articulaire munie d'une encoche ou acétabulum où s'engage le condyle (figs. 57-58).

Ce type d'articulation est très répandu chez les Isopodes adultes et les Tanaidacés où il forme toujours (2) — que le coxopodite soit libre ou non — l'articulation coxo-basale des appendices péréiaux ; je ne l'ai jamais observé en une autre position.

J'admets avec RACOVITZA que l'articulation « à pivot » n'est qu'une « transformation secondaire » de l'articulation « à charnière » et que « le rôle actuel de l'articulation coxo-basale devait alors revenir à l'articulation précédente coxo-sternale ou praecoxale » (1923, p. 100). A l'intérieur des Isopodes, cette morphologie, qui est générale, doit être ancienne et il faut insister sur l'importance que présente l'articulation rotulaire pour la recherche des homologues sur un appendice modifié, pauci-articulé par exemple ; le cas du pylopede est un bon exemple de ce fait (cf. p. 130) ;

(1) Les pattes 1-2 sont repliées sous la partie antérieure du corps et le céphalon.

(2) Je n'ai pas encore trouvé d'exception à cette règle.

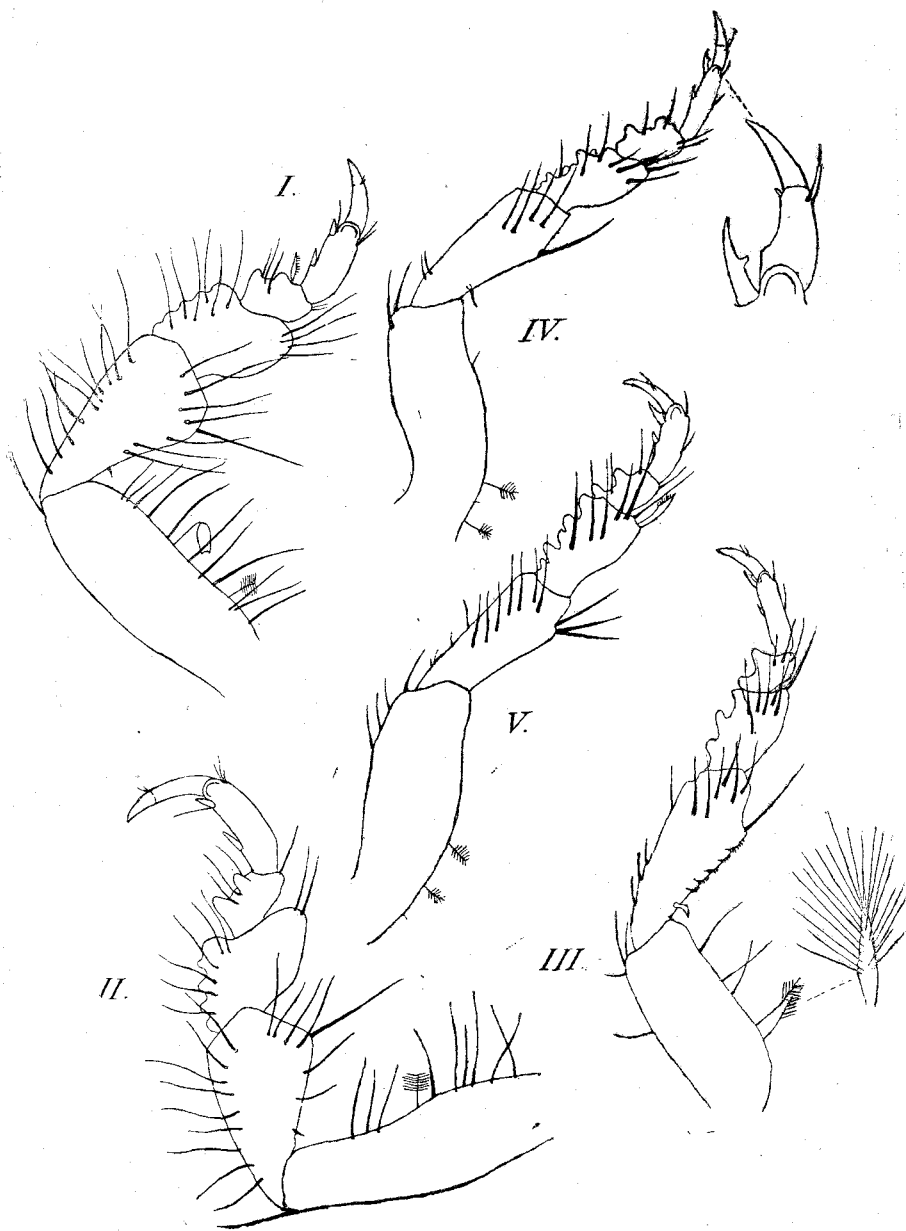


FIG. 59. — *Paragnathia formica* ♂. Périopodes I-V.

en ce qui concerne le maxillipède, l'étude de son articulation — non rotulaire — avec le tégument aurait pu *a priori* indiquer que le coxopodite était libre.

Chez le mâle de *Paragnathia* par exemple, où aucun des appendices péréiaux n'est rudimentaire (1), chacun de ceux-ci a une articulation rotulaire. Celle du maxillipède, où le coxopodite est individualisé, est un peu différente des autres, mais reste reconnaissable ; celles des pylopes et des cinq paires de péréiopodes sont semblables, possédant une apophyse coxale parfaitement typique, semblable à celle des Isopodes normaux. Chez la femelle et la pranzite la disposition est sensiblement la même, mais, chez la première, le coxopodite du maxillipède (atrophie) n'est pas distinct, tandis que chez la seconde l'articulation coxo-basale est ankylosée (2).

L'articulation à charnière (« einaxiges Gelenk »), beaucoup plus simple que la précédente, ne permet que des mouvements dans un seul plan, l'article y décrivant sa courbe autour d'un axe formé par la ligne joignant les deux points opposés par lesquels il entre en contact avec la partie distale, enveloppante, de l'article précédent. Partout ailleurs qu'en ces deux surfaces de contact, la jonction des articles se fait par une membrane souple.

Les articulations « à charnière », RACOVITZA l'a fait remarquer (1923, p. 107), sont toujours chez les Asellides « pourvues de « guides » plus ou moins spécialisés qui empêchent les foulures latérales ». On observe souvent de pareils guides chez les Gnathiidés. Certains consistent en soies paires insérées de part et d'autre du bord sternal d'un article ; le type de guide le plus remarquable est l'apophyse plus ou moins circulaire qui prolonge, le long du dactylopodite, le bord distal du propodite. Ce « talon », qui existe probablement chez tous les Isopodes (3), est d'autant plus développé que l'articulation propodo-dactylienne acquiert d'importance *i.e.*, d'autant plus que le dactylopodite devenu unciforme, constitue un appareil préhenseur. On trouvera ainsi les plus beaux exemples de talon propodial chez les Cymothoidés et les pranzites (gnathopode). Cet organe est chez ces dernières si remarquable que KOSSMANN y a vu une ventouse (cf. pp. 34 et 97).

Le talon est constitué par une saillie en fer à cheval, régulièrement cintrée et portant, très nette, une ligne concentrique au bord, indiquant qu'il s'agit d'un guide perfectionné, « à glissière », assurant au dactylopodite un maximum de rigidité. Si l'on examine en effet l'articulation propodo-dactylienne par la tranche, on verra, en coupe optique, que le

(1) Le dernier péréiopode n'est pas rudimentaire, il manque.

(2) Le maxillipède pranzien n'a donc pas d'articulation rotulaire (ni coxo-basale, ni coxo-tégumentaire), ce qui tient au mode d'action de cet appendice qui n'accomplit ses mouvements que dans un seul plan.

(3) Et de plus chez d'autres Crustacés.

bord semi-circulaire du talon constitue une carène accusée s'enfonçant dans un sillon profond (1) du dactylopodite (fig. 45 B).

Il y a là quelque chose de très analogue aux articulations homologues des pattes de certains Brachyures (*Pseudozium*) décrites par BORRADAILE (2).

On sait que le « talon » des *Asellus* est simplement une épine propodiale distale transformée (RACOVITZA). Rien ne prouve que celui des *Paragnathia* ne soit pas dans le même cas, et il semble bien qu'il ne s'agit pas simplement d'une apophyse du tégument propodial lui-même, puisqu'une suture nette marque la limite entre l'article et le « talon ».

E. — La musculature et la mobilité des péréiopodes.

Les muscles des péréiopodes sont les uns extrinsèques, faisant mouvoir l'appendice par rapport au corps, les autres intrinsèques, faisant mouvoir les différents articles les uns par rapport aux autres.

1° *Muscles extrinsèques* : les faisceaux qui assurent la mobilité du basi-podite (et par là de tout l'appendice) autour de l'articulation « à pivot » coxo-basale sont nombreux. Je donne comme exemple (fig. 64) une figure de l'aire musculaire du 3^e péréiopode d'un mâle où l'on observe 3 promoteurs, 1 rémoteur, 1 lèveur, 3 déprimeurs et 3 rotateurs (3) ;

2° *Muscles intrinsèques* : ceux-ci ne font mouvoir les articles qu'autour de charnières simples ; alors que les mouvements complexes de l'articulation rotulaire exigeaient un nombre considérable de muscles, il n'y en a plus ici que deux groupes par articulation, les extenseurs et les fléchisseurs, ces derniers étant (pour les ischio- et méropodite) beaucoup plus puissants que leurs antagonistes. Dans les articles terminaux, les deux groupes sont sensiblement équivalents (fig. 60).

Les intéressantes questions soulevées par le fonctionnement de la patte articulée ne peuvent être ici qu'effleurées et mériteraient une étude particulière (4).

Le péréiopode étant une tige segmentée dont l'articulation basilaire est rotulaire, sa capacité d'extension (figurée par la ligne d'excursion

(1) Sillon dont la largeur est même moindre à son ouverture qu'au fond.

(2) Marine Crustaceans. III. The Xanthidae and some other crabs in : *The Fauna and Geography of the Maldivé and Laccadive Archipelagoes*, I, 1903.

(3) WAGNER (1869) ne figure que quatre faisceaux, celui qui « avance le pied », son antagoniste, celui qui « abaisse le pied », et celui qui le tourne.

(4) Cf. en particulier, outre TSCHEWTERIKOFF (1911) :

H. H. DIXON. On the walking of Arthropoda (*Nature*, XLVII, 17 nov. 1892).

K. LANGER. Über den Gelenkbau bei den Arthrozoen. Vierter Beitrag zur vergleichenden Anatomie und Mechanik der Gelenke. (*Denkschr. d. k. Ak. d. Wiss. Math.-Nat. Classe. Wien*, XVIII, 1860).

TH. LIST. Morphologisch-biologische Studien über den Bewegungsapparat der Arthropoden. I (*Morph. Jahrb.* XXI, 1895) et II (*Mittheil. Zool. St. Neapel*, XII, 1897).

limite de l'extrémité de l'ungulus) sera représentée par une surface courbe complexe ayant pour rayon maximum la somme des longueurs des articles de l'appendice. Aucun point ne peut être atteint par l'ungulus à l'extérieur de cette surface, à l'intérieur de laquelle tous ne peuvent d'ailleurs pas l'être car le petit nombre des articles du péréiopode et le peu d'amplitude de leurs mouvements s'y opposent.

Les axes de rotation de toutes les articulations « à charnière » sont parallèles entre eux (1).

Il faudrait, pour imaginer la capacité de mobilité d'un péréiopode, définir séparément d'abord le jeu très simple des articles, les uns par rapport aux autres (2). WAGNER a, avec raison, considéré la patte de l'Ancée comme formée de deux leviers (basi- et ischiopodite) surmontés d'un « grand crochet compliqué » (méro- à dactylopodite); aucune extension de flexion n'est très étendue, les pro- et dactylopodites pouvant seuls se fléchir dorso-ventralement, les autres ne le pouvant qu'en sens inverse, d'où cet aspect général d'S que prend le péréiopode.

On sait que HANSEN puis BÖRNER ont cherché dans le principe de l'identité du « genou » (Kniegelenk) un point de repère permettant la recherche des homologues dans la segmentation appendiculaire des différents groupes de Crustacés, voire d'Arthropodes terrestres. TSCHERWERIKOFF (1911, p. 429 et sqq.) et RACOVITZA (1923, p. 95) ont réfuté cette hypothèse, la position du « genou » (*i. e.* du point de flexion maxima d'un appendice) pouvant être différente d'un groupe à l'autre, voire d'une patte à l'autre chez un même individu : c'est ainsi que l'articulation carpo-propodiale, le « genou » des Isopodes, et des péréiopodes de la pranzie est, dans le gnathopode de cette dernière ankylosée, si bien que si l'on voulait qualifier de « genou » une articulation principale, c'est l'articulation propodo-dactylienne qu'il faudrait choisir. Mais comme il s'agit là d'un appendice très spécialisé celui-ci ne saurait être utilisé ici et il faut simplement le considérer comme privé de « genou » véritable, l'ankylose d'une articulation aussi importante demeurant un fait à signaler.

La présence indiscutable d'un praeischium chez des Symparides, des Mysidés, des Décapodes pose un important problème en ce qui concerne les Isopodes : le praeischium est-il libre, représenté par l'ischiopodite des auteurs (et alors il faut admettre avec HANSEN une suture carpo-propodiale), ou est-il soudé *lui-même* à l'ischiopodite ?

(1) La multiplicité des plans où se meut la patte est donc uniquement due à la présence d'une articulation basale « à pivot »; on trouverait ailleurs (Décapodes) chez des types privés d'une telle articulation des effets analogues, résultant cette fois du non parallélisme mutuel des axes des charnières.

(2) L'ungulus décrit alors, dans un plan, selon le degré de flexion réciproque des articles qui le précèdent, deux lignes qui marquent les limites de son extension et circonscrivent son « terrain de parcours » (Verkehrsterrain).

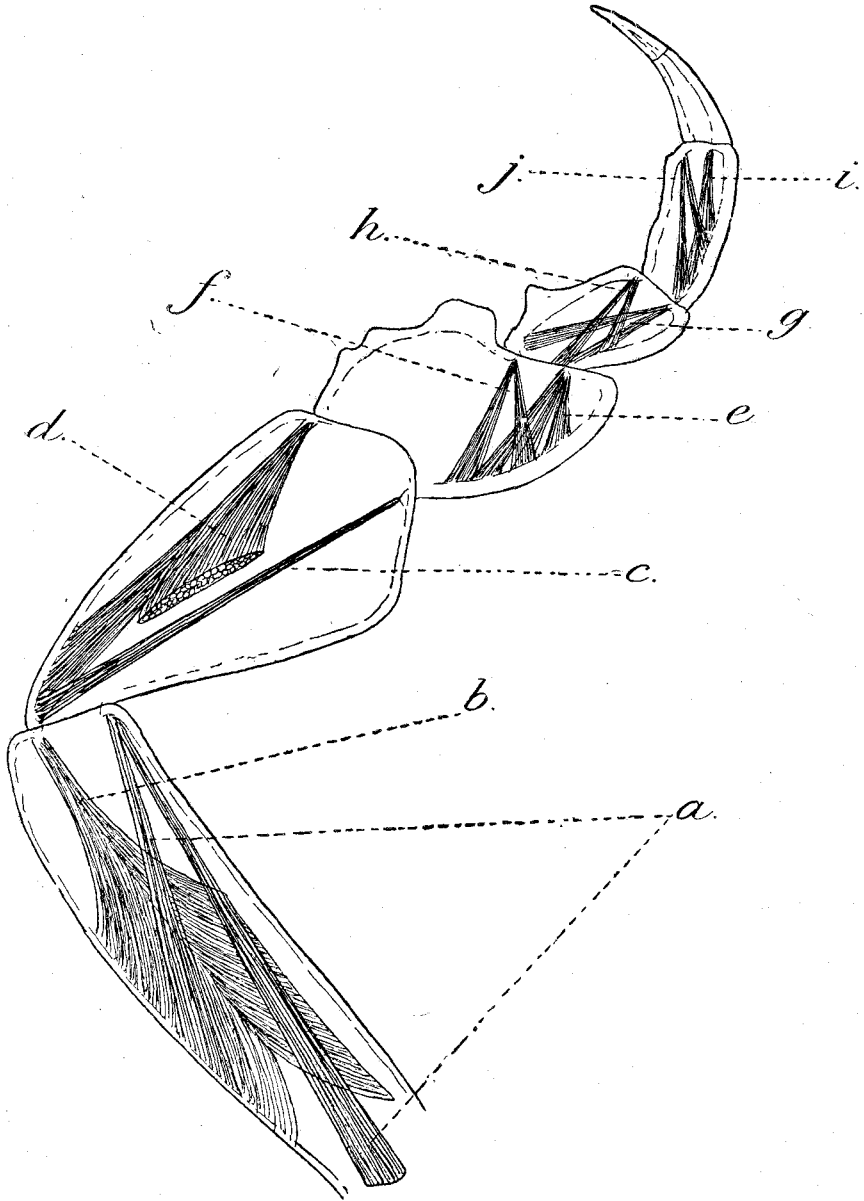


FIG. 60. — *Paragnathia formica* ♂ musculature intrinsèque d'un péréiopode antérieur (a, c, e, g, i, abducteurs (ré moteurs); (b, d, f, h, j, adducteurs (promoteurs)).

Physiologie de la Patte.

On répartit généralement les 14 pattes de l'Aselle en trois groupes, un groupe antérieur (1-3) tourné en avant, un groupe moyen (4) transverse, et un groupe postérieur (5-7) tourné vers l'arrière; le rôle locomoteur principal reviendrait aux paires antérieures (qui accrochent et tirent, *zieher*) et aux postérieurs (qui poussent, *schieber*), la paire intermédiaire, moins directement utile à la marche, servant de balancier et portant, chez le mâle, le « crochet nuptial ».

Il ne semble pas possible d'appliquer cette distinction aux Gnathiidés. Deux groupes seulement de péréiopodes sont à considérer, un groupe antérieur (p. 1-2) et un groupe postérieur (3-5), le premier *tirant*, le second *poussant*.

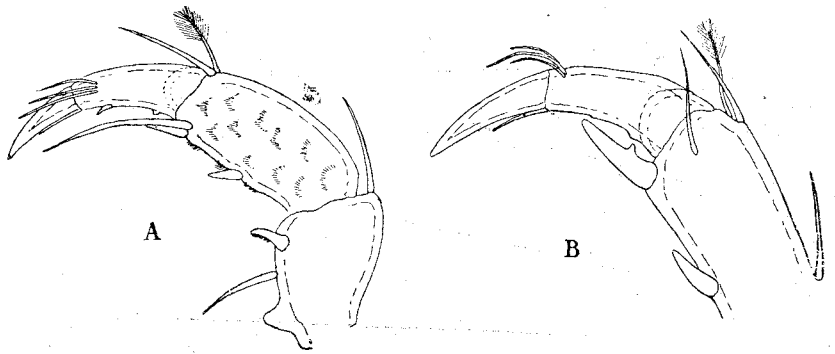


FIG. 61. — *Paragnathia formica* ♂.

A. Extrémité distale du péréiopode I, face rostrale. — B. Extrémité distale du péréiopode V, face rostrale.

4. — PLÉOPODES.

Les pléopodes des Gnathiidés sont bâtis sur un plan unique : ils comprennent toujours un basipodite et deux rames plus ou moins ovalaires, l'exopodite étant 1-articulé, l'endopodite généralement tel pouvant compter jusqu'à 3 articles (pranize de *Paragnathia*).

Ils sont utilisés soit pour la seule respiration (chez beaucoup d'adultes à pléopodes glabres, soit pour la respiration et la natation (toutes les larves et beaucoup d'adultes à pléopodes sétigères).

Chez *Paragnathia* les pléopodes sont très différents chez la larve de ce qu'ils seront chez l'adulte.

Les pléopodes de la pranize (fig. 67) sont tous munis à leur extrémité distale de soies plumées natatoires réparties de la façon suivante :

	P I	P II	P III	P IV	P V
Endop.....	2	5	5	5	5
Exop.....	9	11	11	11	11

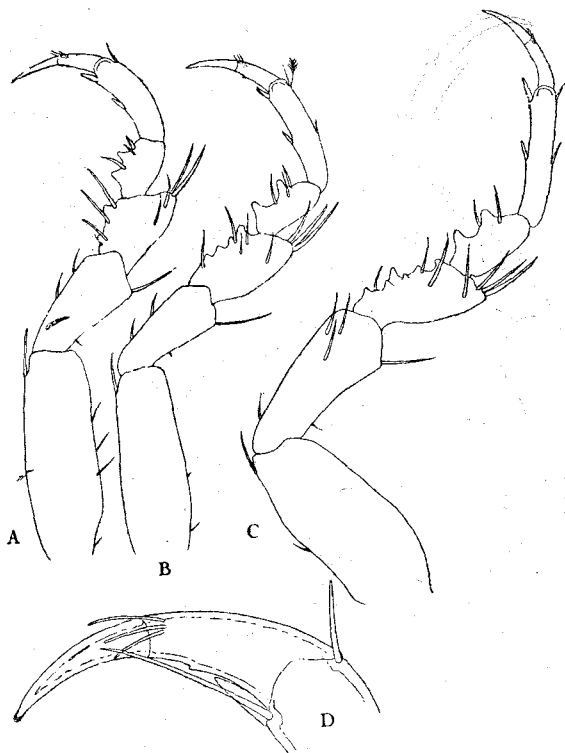


FIG. 62. — *Paragnathia formica* ♀.
A-C. Périopodes I-III. — D. Extrémité distale du périopode I.

L'exopodite est toujours uni-articulé alors qu'à l'extrémité de l'endopodite deux sutures transversales arquées délimitent deux articles terminaux (c'est le 3^e et dernier article qui porte les soies).

Le basipodite est muni à son bord interne de 2 rétinacles qui entrent en relation avec ceux de son opposé et assurent à chaque paire de pléopodes la rigidité et la mobilité synchronique qui en font de si puissants appareils de propulsion. Chaque rétinacle est une tige grêle fortement coudée à sa base et repliée ainsi vers l'extrémité distale du pléopode : elle s'amincit

progressivement et régulièrement pendant les 2 premiers $\frac{1}{3}$, puis devient subitement plus mince et, à son sommet, devient imperceptiblement claviforme. A la face interne (côté du sympode) chaque rétinacle porte une série de poils raides, d'abord une rangée dirigée obliquement vers l'apex de l'organe et à l'extrémité de celui-ci un groupe réfléchi formant

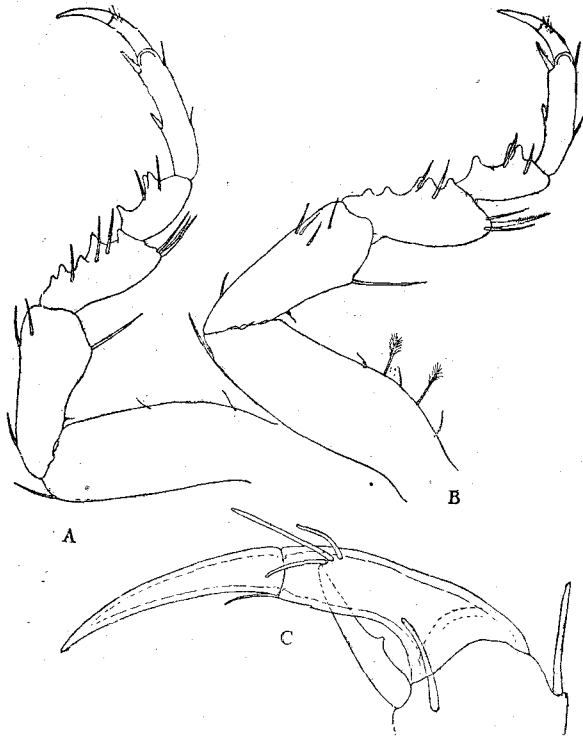


FIG. 63. — *Paragnathia formica* ♀.
A-B. Péréiopodes IV-V. — C. Extrémité distale du péréiopode V.

avec elle un crochet. De plus le rétinacle le plus distal sur le sympode porte quelques longues soies que l'on voit dépasser son bord externe.

Entre le basipodite et le tégument pléal sternal, on distingue un appareil complexe intéressant au point de vue de la théorie tri-articulaire du sympode.

A plusieurs reprises déjà on a signalé des pléopodes d'Isopodes à praecoxa perceptible (*Bathynomus*, *Cirolana borealis*, *Aega arctica*, *Sphaeromides Raymondi*, *Arcturus Baffini*) et il n'est pas impossible qu'une telle morphologie se révèle chez bien d'autres espèces.

Chez la prânize de *Paragnathia* on trouve en effet quatre pièces principales dans cette région : une pièce transversale (fig. 65), qui n'est que le bord épaissi du basipodite, une pièce plus ou moins trapézoïdale placée à la partie externe de l'orifice sternal, une pièce interne, oblique, à quatre bras dont l'externe, court, s'engage dans la concavité d'une quatrième pièce très petite, placée entre la pièce en croix et la pièce transversale.

Il faut évidemment considérer la pièce trapézoïdale comme le coxopodite, et je ne vois aucune raison pour refuser de voir dans la pièce en croix le vestige d'un praecoça (1).

Chez les *Paragnathia* adultes, les pléopodes ne sont que des branchies, privées de soies natatoires (fig. 67). Les rétinacles ont disparu, la 3-articulation de l'endopodite également ; l'union du basipodite et du tégument est très simplifiée ; les fenêtres du tégument sternal sont, au lieu d'être contiguës, largement séparées. On ne retrouve aucun élément susceptible de rappeler le praecoça, mais un petit sclérite situé au bord externe de la fenêtre représente le coxopodite.

Les pléopodes du mâle ont un endopodite de forme constante, lagéniforme, à base rétrécie en col ; l'exopodite se modifie de la 1^{re} à la 5^e paire ; d'abord largement ovale, il finit par être bien plus court et plus étroit, à bords parallèles ; les 3 derniers exopodites portent une petite sétule apicale. L'extrémité de l'endopodite porte parfois des crénelations qui marquent l'insertion des soies praniziennes.

5. — UROPODES.

Les uropodes des *Gnathiidæ* forment avec le telson un éventail caudal, ce qui a longtemps fait placer ces Crustacés parmi les Flabellifères. Ils se composent d'un sympode 1-articulé et de deux rames également 1-articulées. La forme des branches est assez variable, plus ou moins allongée, et présente dans sa chétotaxie des caractères souvent utilisés en taxonomie. Outre les cils marginaux et les tiges sensorielles qui se trouvent sur la surface tergale, on trouve toujours une rangée de fortes soies, souvent plumeuses (2), aux bords internes distaux des rames. L'extrémité de la branche, souvent marquée par une pointe nette est ailleurs plus difficile à découvrir, chez les formes où le contour distal n'est pas lancéolé mais plus ou moins arrondi.

La formule chétotaxique s'établira en notant pour chaque branche le nombre des soies au bord interne et au bord externe, en spécifiant la qualité (plumeuse ou lisse) des phanères, à partir de la région proximale pour le bord interne et de la région distale pour le bord externe, et en notant

(1) La petite pièce intermédiaire fait-elle partie du praecoça ?

(2) Toutes les larves et beaucoup d'adultes.

au besoin le groupement des soies ; 5 soies composées ou bien de tiges égales mais dont l'une est distante des 4 autres groupées, ou bien de 4 tiges égales et d'une beaucoup plus petite pourront être notées : 4+1

La pranize de *Paragnathia* possède la répartition suivante :

Endopodite : bord interne : 6 plumeuses + 1 n. pl.

bord externe : 0.

Exopodite : bord interne : 5 pl.

bord externe : 3+1+1+1 n. pl.

Chez les adultes aucune soie n'est plumeuse :

Endopodite : bord interne : 1+5+1

bord externe : 0.

Exopodite : bord interne : 5.

bord externe : 3+1+1+1.

La formule de beaucoup la plus répandue chez les *Gnathiidæ* est :

Endopodite : bord interne : 6+1

bord externe : 2

Exopodite : bord interne : 4

bord externe : 3+1+1+1.

L'angle interne du basipodite peut être arrondi ou aigu ; dans certains cas (*Paragnathia* p. ex.) il porte une forte soie.

3. — COLORATION

La plupart des auteurs qui ont étudié les *Gnathiidæ* sur le vivant ont signalé l'extraordinaire variabilité et la beauté de leur coloris. On se souvient des descriptions enthousiastes de MARTIN SLABBER ; ses successeurs tour à tour s'émerveilleront de « l'éclat et la variété de leur coloration » (HESSE). Que l'on jette un regard sur les planches enluminées du mémoire de HESSE et l'on aura une idée — même en tenant compte des exagérations chromatiques de l'auteur, particulièrement accentuées en ce qui concerne les mâles — de la richesse et de la fraîcheur des teintes qui parent les Gnathiidés, et, en particulier, les pranizes.

Je grouperai dans ce chapitre un certain nombre de remarques, concernant principalement les colorations dues au contenu des organes creux, et laisserai de côté certains points (p. ex. les chromatophores) dont l'étude trouvera place ailleurs.

Sous le nom très général de « coloration » on groupe, dans le présent cas, des impressions chromatiques d'origines très variées. Il faudra distinguer les catégories suivantes :

I. — *Colorations dues exclusivement au tégument (composition chimique, épaisseur, etc.)* — Cette catégorie ne nous arrêtera pas : le tégument des Gnathiidés, incolore ou jaunâtre par transparence, apparaît, lorsqu'il est

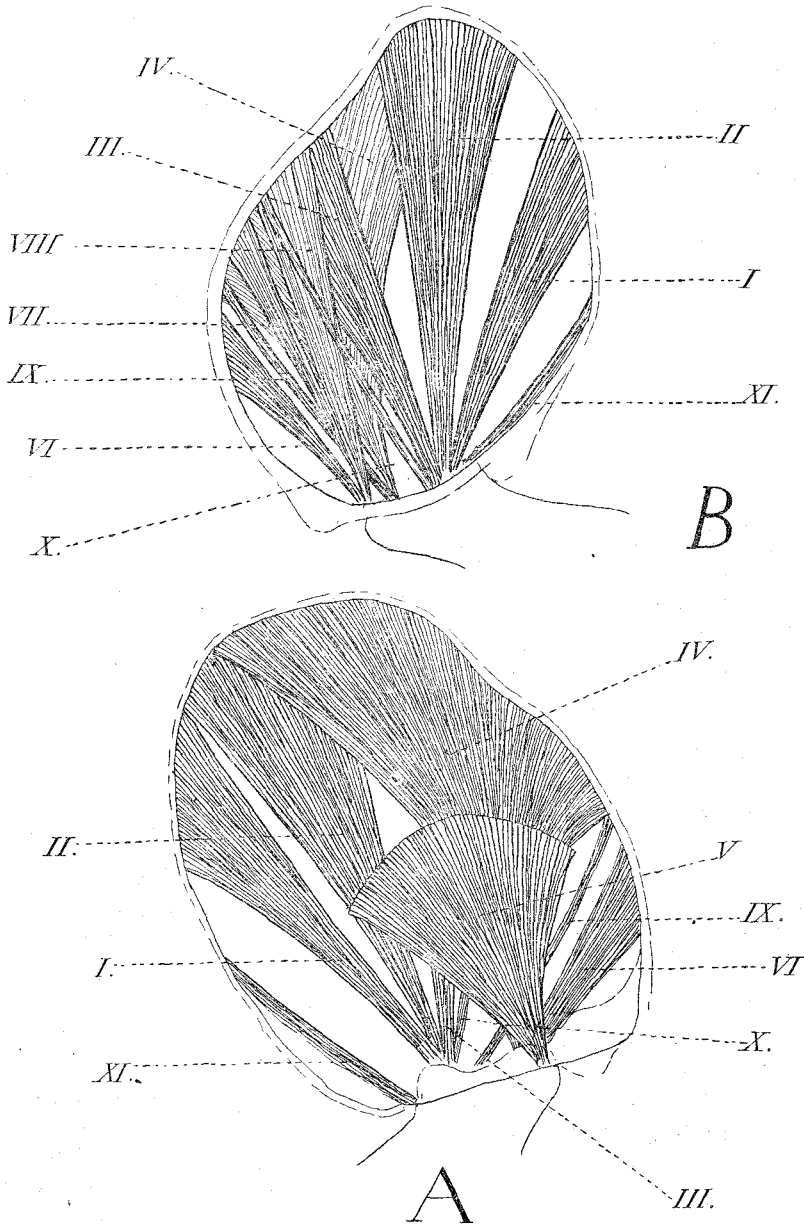


FIG. 64. — *Paragnathia formica* ♂, aire musculaire coxale du péréiopode III.
 A. *Supinus*. — B. *Pronus*. (I, *promotor anterior*; II, *promotor intermedius*; III, *promotor posterior*; IV, *remotor*; V, *levator*; VI, *depressor anterior*; VII, *depressor intermedius*; VIII, *depressor posterior*; IX, *rotator posterior*; X, *rotator intermedius*; XI, *rotator anterior*).

épais (mâle) plus ou moins gris en lumière réfléchie, voire d'un beau blanc mat (mandibules); lorsque la chitinisation est forte, la coloration devient brune (pièces buccales : mandibules des mâles de *Paragnathia*, mandibules et maxillules des larves).

II. — *Colorations dues à des pigments contenus dans les éléments histologiques de certains tissus.* — A cette catégorie appartiennent au premier chef les chromatophores (cf. p. 176), les pigments oculaires et ceux des « glandes de ZENKER ».

Les colorations dues à la présence dans les ovaires ou les utérus d'ovules en développement, puis d'embryons à des stades variés appartiennent de

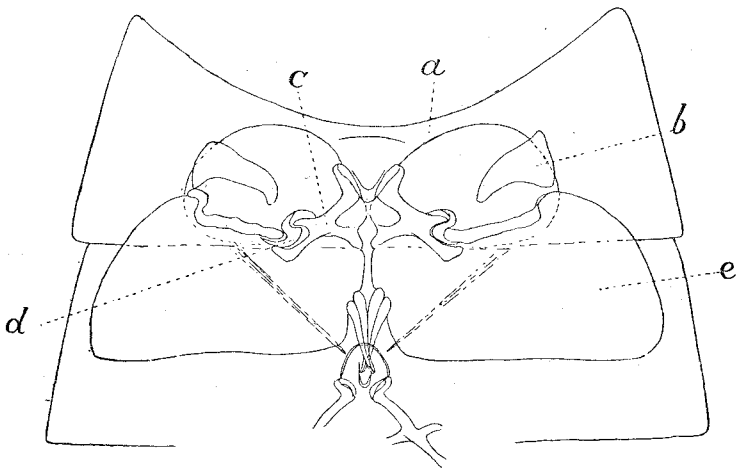


FIG. 65. — *Paragnathia formica*, pullus.

Face sternale des pléonites I et II (a, sternum; b, sclérite coxal; c, sclérite præcoxal; d, pièce intermédiaire (? appartenant au præcoxa); e, basipodite du pléopode I).

toute évidence à cette catégorie, n'étant que la répercussion globale (sur l'organisme maternel), ou la somme des pigments chromatophoriques, oculaires, etc., des larves. Quoique le vitellus devienne, au cours de l'ontogénèse, intra-intestinal (et susceptible d'être compris dans la catégorie III), il semble plus opportun de lui conserver la place qu'il occupe ici puisque, si c'est un contenu digestif, celui-ci n'est pas d'origine extérieure.

Les colorations ayant pour origine le contenu des organes génitaux n'existent que chez les femelles, où elles acquièrent une grande importance, car à partir d'un certain stade de développement des ovaires, c'est à ceux-ci et à leur contenu, bien plutôt qu'au tube digestif, qu'est due la coloration totale de l'animal.

Au début les ovaires apparaissent comme deux bandes étroites et parallèles, incolores puis de plus en plus jaunes à mesure que s'intensifie l'accumulation du vitellus. Plus tard (bien avant la métamorphose de la larve en femelle) les ovaires s'étendent sur toute la surface dorsale de la région dilatée du péreion et leur teinte masque en partie celle du résér-

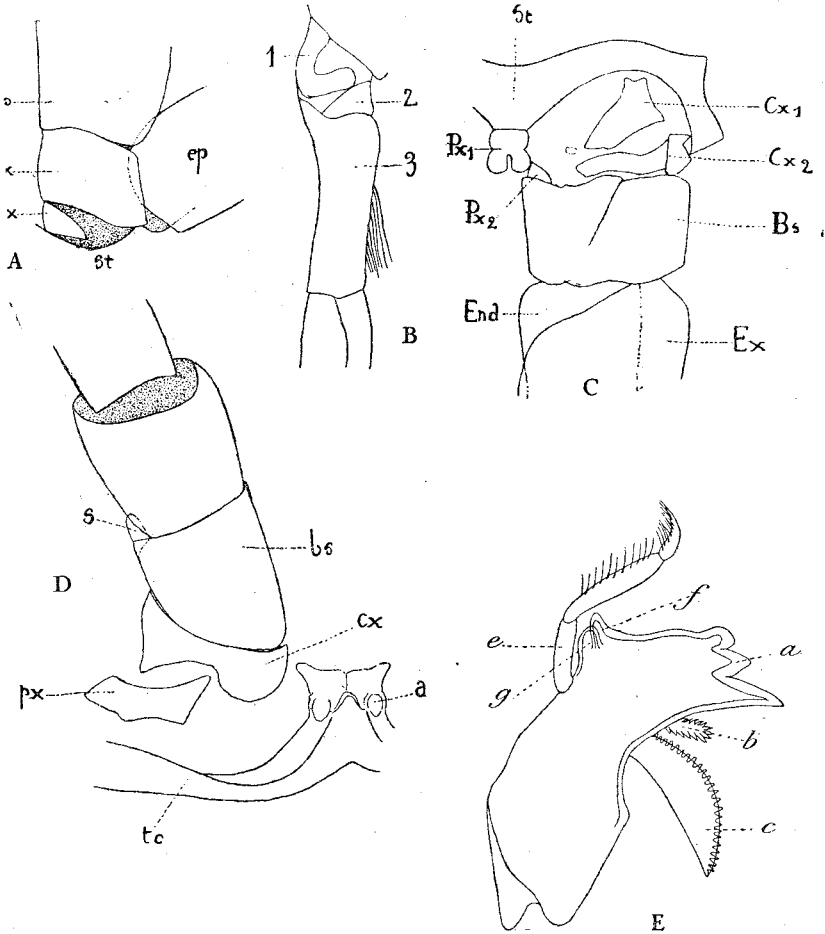


FIG. 66.

A. Région proximale du maxillipède de *Munnopsurus giganteus* G. O. S., d'ap. HANSEN. — B. Symplede tri-articulé du pléopode I droit d'*Arcturus bajjini* SAB. ♀, d'ap. HANSEN. — C. Symplede tri-articulé du pléopode I gauche d'*Ega arctica* LÜTK., d'ap. HANSEN. — D. région basilaire de l'antenne de *Ligia oceanica*, original (a, insertions antennulaires; tc, tégument céphalique; s, squama). — E. Mandibule droite (supina) de *Cirolana neglecta* (a, acies; b, *lacinia mobilis*; c, *pars molaris*; d, condyle mandibulaire postérieur; e, palpe; f-g, acétabulum mandibulaire antérieur formé des condyles « articulaire antérieur » (g) et « auxiliaire » (f) de HANSEN).

voir intestinal sous-jacent. Mais à partir de la métamorphose, les œufs puis les embryons sont, avec l'organe entérique relégué à la partie postérieure du péréion, la seule source de coloration de celui-ci. La couleur des femelles varie avec l'état des embryons et on peut distinguer trois phases successives :

1^o Coloration jaune clair (1) : (œufs puis embryons jusqu'à l'apparition des taches oculaires) ;

2^o Coloration saumonée (rose sale avec semis de points plus orangés, les yeux des larves) ;

3^o Coloration grise, semée de points noirs (les yeux des larves) : larves à terme, caractérisées par la présence d'un pigment oculaire noir, l'extension du réseau des chromatophores et l'épaississement des téguments.

III. — *Colorations dues au contenu du tube digestif (réservoir intestinal et organe entérique)*. — Ici réside, en ce qui concerne les larves (les adultes également mais à un bien moindre degré), la source des couleurs brillantes qui charment la vue de celui qui récolte des pranizes vivantes, parasites sur des poissons ou menant une existence benthique.

A. — Coloration des pranizes.

Le lieu de la coloration est aisé à déterminer. On sait que chez la pranize encore typique, *i. e.* avant le début des modifications internes qui préparent la métamorphose, la région dilatée du péréion (2) est occupée presque entièrement par le réservoir intestinal rempli du matériel emprunté à l'hôte ; les lobes de l'organe entérique ne jouent qu'un rôle secondaire dans la teinte générale de la pranize car ils ne renferment encore que peu de matériel nutritif, d'une couleur un peu différente, mais dans l'ensemble voisine de celle de l'intestin.

BATE, qui signale des pranizes vert d'herbe, bleu, gris-cendré, transparentes et blanc sale, ajoute que la coloration varie avec l'état des œufs (ce qui est vrai jusqu'à un certain point) et que la teinte bleue finit par se changer en brun, « a circumstance that is due to the reddish pigment cells which mark the pereiion of the young animal » ce qui est inexact (3) puisque les chromatophores rougeâtres appartiennent à un système tout différent (ma II^e catégorie) de coloration.

DOHRN a le tort de considérer comme successifs et *chez un même individu*

(1) Ce terme et les suivants s'appliquent à l'aspect *externe* des femelles.

(2) Qu'ANTHONY appelle abdomen (1922, pp. 145-146).

(3) Il est invraisemblable de supposer, à la décharge de BATE, qu'il fait allusion simplement à une abondance particulière de chromatophores péréiaux masquant le bleu intestinal. Le texte est parfaitement clair et son « brun » doit être ici (il s'agit d'un adulte ♀) l'organe entérique.

les états colorés qu'il a observés : la couleur « ist bei den jüngsten Thieren Orange, geht dann in schönes Grün über, darauf in dickes Milchblau und schliesslich in ganz dunkles Violett und Schwarz ». Par contre il a le grand mérite de situer ces colorations en profondeur, dans le tube digestif, mais paraît les considérer localisées dans l'organe entérique et ne mentionne pas, comme source de coloration, le contenu de l'intestin lui-même, autrement important.

Il faut attendre le travail de BRIAN (1909) pour trouver enfin, sur la coloration pranizienne et son origine, quelques renseignements précis. Malheureusement l'auteur se trompe (suivant DOHRN en cela) sur l'organe contenu dans la dilatation péricéale (cf. p. 36) ; mais il affirme par contre avec raison que la couleur est due au matériel ingéré, que la coloration pourpre est due à du sang (de poisson) et il remarque que c'est sur des hôtes verts (Labridés) qu'il a trouvé les pranizes vert-azur. En terminant, BRIAN semble douter que le vert des pranizes parasitant des Labres soit dû à la présence dans leur tube digestif d'éléments empruntés aux tissus du poisson : « Forse questa corrispondenza di colori è solamente casuale, poichè non crediamo che la *Praniza* potesse nutrirsi in questo caso della mucosa dell'ospite ; il fatto è però curioso a rilevarsi in quanto che presenta una certa somiglianza con ben noto fenomeno di mimismo per colore proprio d'altri animali » (1909, p. 10).

J'ai moi-même brièvement mentionné le cas des pranizes comme appartenant à la catégorie des homochromies « syntrophiques » ou « nutritiales » (1).

Une courte note d'ANTHONY rapporte une intéressante observation, faite sur les côtes bretonnes : « J'ai remarqué que sur la Motelle ces parasites présentaient une teinte variant du rouge-brun foncé au rose pâle, alors que sur le Cotte et le Crénilabre ils présentaient une teinte verdâtre plus ou moins foncée... Nous sommes en présence ici d'un cas très simple de ce que l'on appelle l'homochromie nutritiale » (1922, pp. 146, 147).

J'ai observé des faits analogues grâce à l'examen d'un grand nombre de poissons à Monaco : alors que les pranizes recueillies sur des Labridés étaient vert-bleu, avec parfois du rouge en plus, celles des autres hôtes (*Dentex*, *Mullus*, *Pagellus*, etc., etc.) n'étaient jamais vertes mais variaient du jaune au rouge foncé. On trouvera plus loin, enfin, le détail des observations faites au cours d'infections artificielles.

C'est donc bien d'un cas de coloration nutritiale (homochromique dans le cas des poissons à pigment vert, *Crenilabrus*, *Cottus*, *Anguilla*) qu'il s'agit. L'étude détaillée du comportement des pranizes de *Paragnathia formica* va nous permettre de préciser ces notions.

(1) Notes sur la coloration et l'homochromie (*Revue Gén. Sc.*, 33^e année, 15 juin 1922, n° 11, pp. 324-325).

Si l'on effrite au printemps la vase des banquettes de tange où sont creusés les terriers des *Paragnathia* on rencontrera des pranizes en grand nombre et posant sur le fond mat et gris-noirâtre du substratum les notes

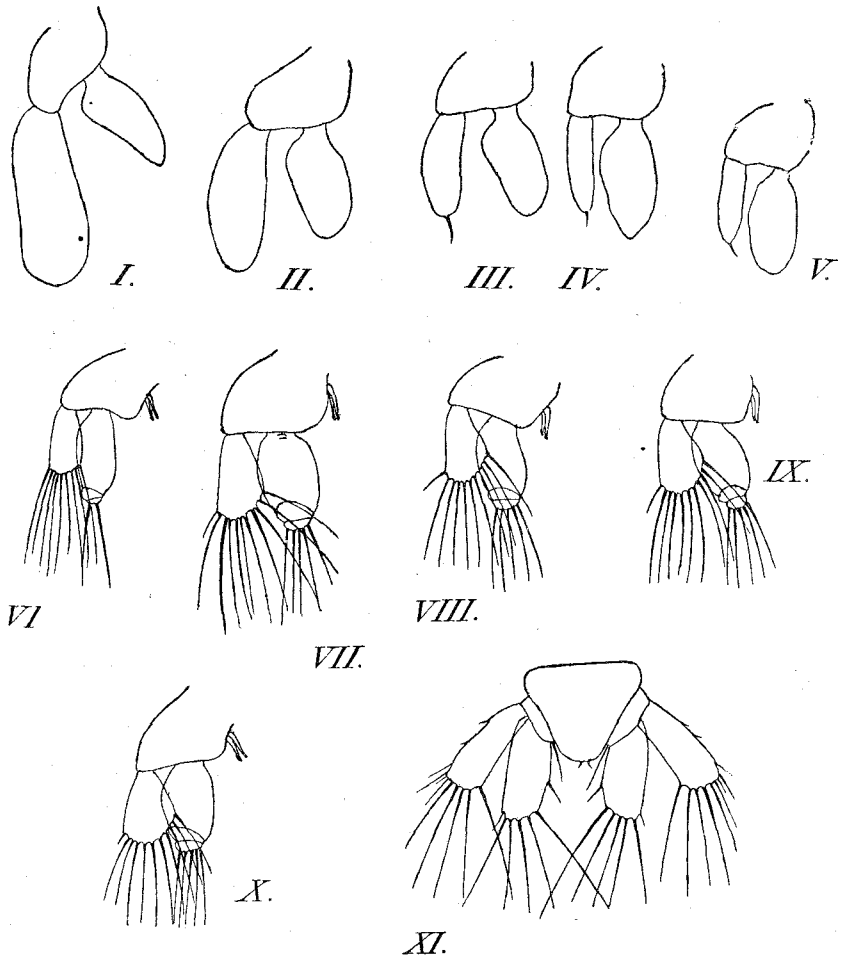


FIG. 67. — *Paragnathia formica*.

I-V, pléopodes du mâle. — VI-X-XI, pléopodes et éventail caudal de la pranize.

vives de leurs brillantes couleurs, ambre, rubis, noir de jais, saphir ou émeraude.

La répartition de ces larves en types de coloration bien définis n'est pas chose facile car il faut distinguer deux cas principaux de disposition

de la coloration : la larve (1) peut être homochrome ou hétérochrome, par exemple divisée dans le sens rostro-caudal en une portion antérieure rouge et une postérieure verte. Comme cependant tous les passages existent, entre la pranize verte et la pranize rouge, on classera les individus d'après la couleur dominante. (2)

On distinguera trois types principaux de coloration comprenant chacun un certain nombre de modalités, définies par des variations d'ordres différents (transparence-opacité, teinte claire ou foncée d'une même couleur). Les types très foncés, bien entendu, se ressemblent et il sera, on le conçoit, souvent difficile, voire impossible de déterminer si une pranize noirâtre appartient au groupe jaune, vert ou rouge.

Dans les pages suivantes je donnerai l'analyse d'un certain nombre de récoltes, d'abord de pranizes à terre puis de larves parasites, avant de formuler quelques observations générales.

A. — Pranizes recueillies à terre (Courseulles).

1^{re} Récolte : Pâques 1922.

1^{re} Catégorie : Jaune : 730

a) Blanc transparent, jaune translucide, jaune d'or, orange.	697
b) Orange vif translucide (« sucre de canne » ou « ambre »)..	4
c) Jaune, orange mat, rose clair, rose saumon.....	29

2^e Catégorie : Vert : 172

a) Vert brillant translucide (= vert émeraude).....	167
b) Vert jaune.....	2
c) Vert noir.....	3
d) Vert (postérieur) + noir (antérieur).....	3

3^e Catégorie : Rouge : 78

a) Brun-rouge (terre de Sienne brûlée).....	43
b) Noir (du brun-rouge foncé au noir franc).....	35

2^e Récolte : Février 1924.

1^{re} Catégorie : Jaune : 702.

a) Incolore	1
b) Jaune translucide, du jaune pâle au jaune orangé, avec souvent du rouge (antérieur).....	695
c) Orange et rose mat, jaune mat.....	3

(1) Prenant le tout pour la partie, ce que j'entends ici par larve se limite naturellement, au point de vue de la morphologie exacte, à la portion dilatée du péréion.

(2) Dans le cas rare d'un exact partage des couleurs on pourra évidemment attribuer l'échantillon soit au groupe vert, soit au groupe rouge.

2^e Catégorie : Vert : 95.

a) Vert brillant translucide.....	88
b) Vert jaune.....	5
c) Vert + noir.....	2

3^e Catégorie : Rouge : 5.

a) Brun rouge à noir.....	5
---------------------------	---

Il faut ajouter à cette série une pranize que j'ai, dans l'analyse de la récolte, qualifiée « grise » et impossible à classer avec certitude dans l'une des trois catégories.

3^e Récolte : Pâques 1924.1^{re} Catégorie : Jaune : 1272.

a) Jaune brillant et jusqu'au brun.....	1252
b) Orange vif.....	3
c) Jaune ou rose mat.....	17

2^e Catégorie : Vert : 111.

a) Vert brillant translucide.....	110
b) Vert jaune.....	1

3^e Catégorie : Rouge : 4.

a) Acajou foncé, noir.....	5
----------------------------	---

4^e Récolte : 1-2 février 1925.1^{re} Catégorie : Jaune : 455.

a) Jaune brillant et jusqu'au brun, avec taches sombres parfois.....	446
b) Rose mat.....	9

2^e Catégorie : Vert : 87.

a) Vert translucide (du vert jaune au vert émeraude)...	84
b) Vert + noir.....	3

3^e Catégorie : Rouge : 2.

a) Noir.....	2
--------------	---

B. — Pranizes parasites recueillies sur leurs hôtes.

1. — *Anguilla anguilla* (4 jours de fixation).

a) Rouge (pourpre) total.....	6
b) Rouge avec un peu de vert.....	1
c) Vert bleu total.....	5

2. — *Anguilla anguilla*.

a) Rouge (pourpre) total.....	8
b) Rouge et jaune ($r > j$).....	5
c) Vert et rouge ($v > r$).....	6
d) Vert total.....	11

3. — <i>Crenilabrus melops</i> .	
a) Vert-bleu total.....	7
4. — <i>Crenilabrus melops</i> .	
v) Vert total.....	15
b) Rouge et vert (v > r).....	19
c) Coloration comportant du jaune.....	7
5. — <i>Gasterosteus spinachia</i> .	
a) Rouge total (ou r > j).....	18
b) Jaune total (ou j > r).....	14
6. — <i>Ammodytes tobianus</i> .	
a) Rouge total (ou r > j).....	106
b) Jaune total (ou j > r).....	23
c) Rouge vert.....	3
d) Vert total.....	1
7. — <i>Pleuronectes platessa</i> (infection naturelle).	
a) Rouge total, ou brun (brun-foncé) en avant, jaune en arrière	7
b) Jaune, ambré (1).....	3
8. — <i>Pleuronectes platessa</i> (infection en aquarium)	
a) Rouge total (ou r > j).....	23
b) Jaune total (ou j > r), ou incolore.....	12
c) Rouge + vert.....	5
d) Vert total	3
9. — <i>Gobius minutus</i> .	
a) Rouge total (ou r > j).....	58
b) Jaune total (ou j > r).....	38
c) Incolore, translucide	19
10. — <i>Gobius minutus microps</i> (9 heures de fixation).	
a) Rouge total (ou r > j).....	39
b) Jaune total.....	99
c) j + 2 ou j > r).....	41
11. — <i>Cottus bubalis</i> (16-17 heures de fixation).	
a) Rouge total.....	3
b) Vert total.....	2
c) Vert + rouge.....	11

Ces listes nécessitent quelques remarques. La première est qu'il n'existe chez les larves parasites que deux types de coloration (2) l'un que l'on

(1) Hématies rares ou peu groupées.

(2) Dans les pages suivantes V = vert, R = rouge, J = jaune.

peut qualifier globalement de *jaune* l'autre que l'on peut qualifier, avec plus de précision (puisqu'il admet bien moins de variantes que le premier) de *vert*. La couleur rouge due à l'hémoglobine des hématies de l'hôte peut accompagner les deux systèmes de coloration incompatibles entre eux, car on aura des larves J et J + R, V et V + R mais jamais V + J.

Ici il faut préciser que cette affirmation s'entend pour des pranizes n'ayant parasité qu'un hôte, ou plusieurs individus d'une même espèce, ou même plusieurs espèces d'un seul des groupes d'hôtes définis plus bas. En effet si l'on relève dans les listes des colorations praniziennes groupées par hôte la présence des pranizes jaunes sur *Crenilabrus* ou de pranizes *vert bleu* sur *Ammodytes* il s'agit d'individus qui, à la faveur des conditions artificielles de l'infection en aquarium, ont été détachées d'un hôte puis en ont attaqué un second se trouvant appartenir à une catégorie chromatique d'hôtes différente. Que des cas analogues se puissent produire dans la nature cela est bien évident quoique, en réalité, ils doivent être rares.

Les deux types de coloration pranizienne sont fonction de l'existence, parmi les poissons qui servent d'hôte, de deux groupes définis par une capacité chromatique différente des tissus, en particulier de ceux qui subissent l'atteinte du cône rostral des pranizes.

Le premier comprend des poissons de couleur variable, jamais verte ni verdâtre. Je puis, d'après mes observations, considérer comme appartenant à cette catégorie au moins des espèces appartenant aux genres suivants : *Ammodytes*, *Box*, *Callionymus*, *Carassius*, *Dentex*, *Gasterosteus*, *Maena*, *Motella*, *Mullus*, *Oblata*, *Pagellus*, *Pleuronectes*, *Sargus*, *Scorpaena*, *Serranus*, *Trachinus*, *Trachurus*, *Trigla*, *Urophycis*. La très grande majorité des poissons font partie de ce groupe et la liste de ces genres constitutifs s'allongera indéfiniment à mesure que les observations se multiplieront.

Il n'en est pas de même du deuxième groupe qui contient des poissons plus ou moins verts ; un petit nombre d'espèces ont été encore découvertes et il semble que l'on trouvera peu, sur nos côtes, à ajouter à une liste comprenant l'anguille, les *Cottus* et les labres :

Anguilla anguilla, *Cottus bubalis*, *Labrus festivus*, *Labrus turdus*, *Labrus merula*, *Labrus bergylla* (fide HESSE), *Crenilabrus pavo*, *Crenilabrus melops*, *Crenilabrus Roissali*.

Ces poissons sont les seuls connus pour pouvoir fournir aux pranizes qui les parasitent des matériaux pigmentés (vert-bleu, vert) susceptibles de colorer en vert chez les *Gnathia* larvaires puis chez les adultes la dilatation intestinale ou les lobes de l'organe entérique.

Il faut maintenant entrer plus avant dans l'analyse des phénomènes qui président à la répartition, dans l'intérieur de la pranize, des matériaux colorés ingérés.

Constant et très important — dans le cas de pranizes hétérochromes, *i. e.* ayant une coloration R+J ou R+V — est le fait que les matériaux rouges (hématies) sont ingérés *postérieurement* aux matériaux jaunes ou verts (qui ne renferment pas d'éléments histologiques!) (1). De cette *succession* résulte très généralement une position topographique *antérieure* dans le cylindre du réservoir intestinal pour le pigment hémoglo-

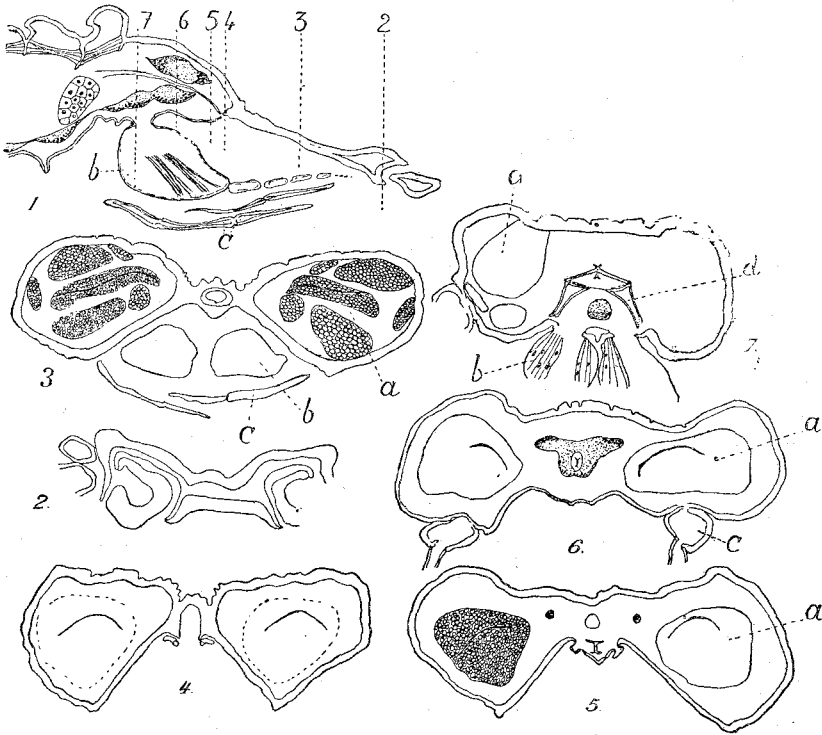


FIG. 68. — *Paragnathia formica* ♂, céphalon.

1, coupe para-sagittale du céphalon. — 2-7, coupes transversales d'avant en arrière (a, muscles mandibulaires; b, maxillipède; c, pylopoë; d, glande maxillaire).

binique : cependant il peut arriver que les hématies se groupent dans une zone longitudinale centrale, une « lumière » dans le réservoir intestinal (2)

(1) On pourrait *a priori* supposer que ce fait n'implique pas succession, que le sang est absorbé *total* dès le début de la succion mais que les hématies restent groupées au lieu de se répartir dans la masse du sérum. Cette hypothèse est invraisemblable puisqu'il existe des pranizes jaunes en totalité, *i. e.* n'ayant pas ingéré d'éléments figurés.

(2) Il est vraisemblable que cette localisation est en rapport avec une solidification déjà poussée du matériel primaire (J ou V), la partie centrale du réservoir restant plus perméable au matériel secondaire, à hématies.

ou mêmes qu'elles parviennent jusqu'à la paroi postérieure du réservoir, s'étalent dans cette région et donneraient l'impression de représenter le matériel ingéré en premier lieu si un tractus pourpre ou brunâtre ne reliait cette masse postérieure à la partie antérieure, œsophagienne.

A partir de la larve segmentée, qui vient de se fixer, on peut obtenir trois cas différents, parallèles dans les deux systèmes jaune et vert.

C'est ainsi que sur *Gobius minutus microps* on aura :

1. Rouge total ;
2. Jaune total ;
3. Rouge + jaune (rouge *antérieur*).

Sur *Anguilla anguilla* on aura de même :

1. Rouge total ;
2. Vert total ;
3. Rouge + vert (rouge *antérieur*).

Reste à rechercher le déterminisme qui préside à l'obtention des résultats observés. La solution du 3^e cas apportera *ipso facto* celle des deux autres. Plusieurs facteurs peuvent être supposés intervenir.

1. — *La position topographique* sur le poisson n'a aucune influence sur la répartition des matériaux colorés dans la pranize.

2. — *L'état chimique* du matériel n'entre pas, dans le cas qui nous occupe, celui de pranizes jeunes, en ligne de compte. On pourrait supposer que le matériel jaune ou vert serait le résultat d'une transformation chimique (sous l'influence de glandes ou de cellules glandulaires) du sang rouge. Comment alors expliquer l'absence d'éléments figurés (au moins leur extrême rareté) dans le matériel non rouge, et comment admettre que l'activité histo-chimique de trois larves appartenant à la même espèce, dans un cas laisserait le sang intact et rouge, dans un deuxième le rendrait jaune et dans un troisième vert?

3. — *La profondeur du plan de succion* elle non plus n'intervient pas, et l'on ne saurait admettre que tant que les couches superficielles sont atteintes le matériel ingéré est jaune ou vert puis, à partir d'une certaine profondeur, rouge. En effet la profondeur de succion, conditionnée par l'anatomie des organes perforants des parasites, est identique pour tous ceux-ci : la durée de la perforation proprement dite, de la surface au capillaire, est excessivement brève et de plus cet acte ne s'accompagne pas de succion. Enfin il n'y a pas dans l'épaisseur de la membrane interradiale d'une nageoire de *Gobius* de place pour deux plans de succion, la larve s'établissant d'emblée, en quelques coups de maxillule, sur le vaisseau sanguin d'où elle tirera les matériaux nutritifs.

4. — En invoquant l'action d'une impossibilité physique, mécanique au passage des globules sanguins de l'hôte dans le cas où le parasite est

J, V, ou R+J, R+V l'on se rapprochera de ce que je crois la réalité, mais il ne faudrait pas attribuer cet obstacle mécanique à la larve (pièces buccales, œsophage, etc.) car on ne le comprendrait ni *temporaire* ni *inégalement réparti* chez les différents individus.

5. — Par contre il semble licite de chercher la solution du problème dans l'existence d'obstacles mécaniques (à la pénétration des globules dans la larve) tenant à l'hôte et non au parasite. Suivant la conformation

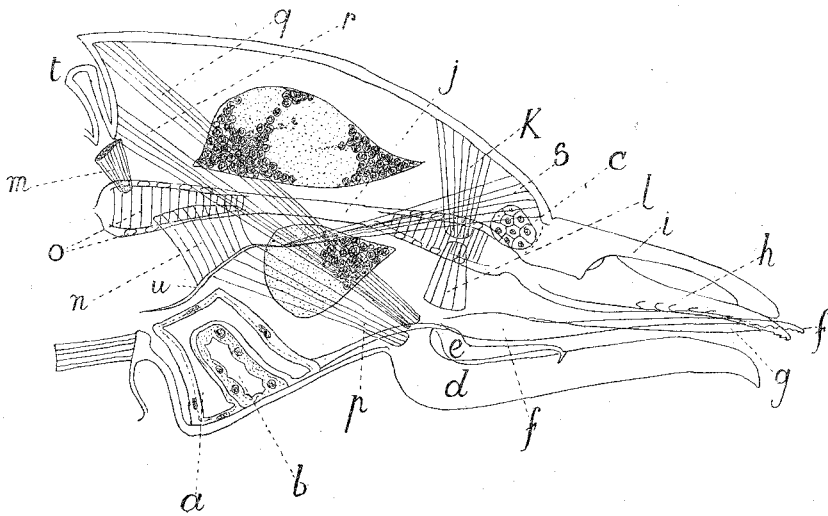


FIG. 69. — *Paragnathia formica*, larve.

Coupe sagittale, semi-schématique, du céphalon (a, conduit de la glande maxillaire; b, sac caelomique de la glande maxillaire; c, glande para-antennaire; d, maxillipède; e, maxille; f, maxillule; g, paragnathe; h, mandibule; i, labrum; j, œsophage; k, œsophago-tégumentaire antéro-dorsal; l, œsophago-tégumentaire antéro-ventral; m, œsophago-tégumentaire postéro-dorsal; n, œsophago-tentorial; o, muscles œsophagiens intrinsèques; p, maxillipèdo-tentorial; q-r, maxillipèdo-tégumentaires; s, protracteur du tentorium; t, tergum du somite du gnathopode; u, tentorium).

de la plaie (1), et la disposition des lambeaux de tissus qui doivent certainement dans certains cas obturer sa lumière ou celle du canal aspirateur de la larve, le liquide qui filtrera jusqu'au réservoir intestinal aura une composition différente.

1. — Dans un premier cas, la plaie ouverte au flanc du capillaire ne laisse passer que du sérum : la larve est jaune pâle ou incolore.

(1) J'ai particulièrement en vue ici le réseau très serré des fibres dermiques qui pourrait bien être le principal obstacle à la succion des hématies et jouer souvent pour le sang le rôle de filtre.

2. — Après une période pendant laquelle la plaie a les caractères de la précédente la larve parvient (en particulier par le jeu de ses pièces buccales) à élargir suffisamment la plaie pour permettre l'afflux des hématies en même temps que le sérum.

3. — La larve ici arrive d'emblée à perforer assez largement le vaisseau pour permettre la succion immédiate d'un sang coloré (1).

Le cas des larves du système jaune paraît donc éclairci : le matériel ingéré est toujours du sang, mais avec une division fréquente de celui-ci en éléments figurés et sérum, ces deux parties pouvant être ingérées simultanément, ou successivement, ou l'une (sérum) à l'exclusion de l'autre.

En plus du sang proprement dit il est bien évident que d'autres éléments peuvent être ingérés, selon le lieu et les modalités de la piqûre (lymphe, cellules isolées, etc.).

En ce qui concerne les larves du système vert, il s'agit aussi d'ingestion de sang, et comme dans le cas précédent de sang tantôt réduit à son sérum, tantôt complet, enfin parfois réduit d'abord à son sérum puis complet (2). La partie verte représente donc le sérum avec, *en plus* (3), un pigment vert. La libération de ce pigment, présent dans les tissus superficiels du poisson, est un résultat du traumatisme opéré par l'appareil suceur de la pranzie qui effectue une trituration des tissus colorés. Je crois donc que la coloration en vert du sérum sanguin, aux dépens des pigments mis en liberté par les écrasements, déchirements, lacérations, etc., causés par la perforation, se fait au contact de ces éléments histologiques endommagés (4), c'est-à-dire au point où aboutissent les stylets buccaux.

On pourrait objecter que le cône rostral étant enfoncé *dans* le vaisseau il n'y a pas de place pour le contact du sérum avec des liquides ou des tissus extérieurs au vaisseau et plus près de la surface que lui. Je répondrai d'abord que le cône rostral n'a rien d'étanche, que son plancher (maxillipède) admet de nombreuses fissures et d'autre part que l'extrémité de ce cône et des appendices inclus n'est nullement invariablement fixée avec une précision mathématique au point perforé du vaisseau : l'animal remue, les pièces buccales vibrent et il en résulte des déplacements qui pour minimes qu'ils soient n'en suffisent pas moins à autoriser les vues exposées plus haut concernant la coloration verte du sérum.

(1) Il existe peut-être des cas d'hétérochromie où le rouge est *vraiment* postérieur au jaune : il s'agirait alors du résultat au cours de la succion d'une obturation partielle de la plaie suffisante pour interdire le passage des hématies.

(2) Donnant lieu à des larves V, R, R + V.

(3) Le sérum des poissons verts n'est pas, à ma connaissance, quant à sa coloration, différent de celui des autres poissons.

(4) Ou mieux au contact des liquides qui baignent le point de succion du rostre.

B. Coloration des adultes.

L'intestin, atrophié, n'est plus à compter parmi les organes dont le contenu détermine la coloration de l'animal : le résidu brun-rougeâtre qu'il renferme n'est jamais visible de l'extérieur, sauf chez les femelles qui ont pondu et vont mourir. Au contraire les lobes de l'organe entérique, qui ne jouaient dans la coloration larvaire qu'un rôle secondaire, se sont considérablement développés et malgré l'épaisseur des téguments chez le mâle, malgré l'abondance des produits sexuels chez la femelle, contribuent à l'aspect chromatique du péréion des adultes.

Chez *Paragnathia* les lobes entériques occupant la partie postérieure du péréion c'est celle-ci qui apparaîtra colorée. Chez le mâle comme chez la femelle deux catégories de couleurs sont à distinguer pour ces organes : le vert (1), et le brun (2) avec ses variétés, allant jusqu'au noir.

A Pâques 1922, sur 65 femelles le contenu de l'organe entérique était vert chez 10 individus, brun-rouge chez 55 autres. Deux ans plus tard, à Pâques également, j'observais une proportion absolument similaire, 10 femelles à organe entérique vert contre 55 à organe entérique brun. On trouve aussi, parmi les mâles, des individus verts et d'autres brun-noir : la coloration de l'organe entérique des mâles est particulièrement apparente chez ceux qui viennent de subir la métamorphose, et avant que les téguments ne soient durcis et opacifiés. Bien entendu les adultes verts proviennent de larves de même couleur, les adultes bruns provenant de larves appartenant aux catégories 1 et 3 signalées plus haut.

Sans croire que chez le même individu l'organe entérique d'abord vert devient brun ensuite, il est évident que la teinte se modifie avec l'âge et qu'il peut se présenter des individus à organes entériques très foncés (3) provenant d'une transformation du contenu, primitivement d'un beau vert.

(1) Plus ou moins olivâtre.

(2) Brun rouge, terre de Sienne, brun noir, ambré.

(3) Vert-noir.

B. — ANATOMIE ET ONTOGENIE

A. Tégument.

Le revêtement chitineux des *Paragnathia* est d'épaisseur très variable : c'est ainsi que celle-ci, qui est de 2 μ seulement sur le dos de la femelle ou la dilatation péréiale de la pranize, atteint environ 20 μ en certains points de la capsule crânienne du mâle. Le tégument chitineux est continu et ne contient pas d'autres canalicules que ceux qui se trouvent à la base des soies.

L'hypoderme est généralement extrêmement mince ; il peut atteindre cependant une épaisseur considérable en certains points du tégument sternal de la pranize, où il est constitué par un épithélium cylindrique très haut.

Il est utile de signaler ici les diverses phanères que l'on rencontre sur *Paragnathia* à l'exclusion naturellement des simples tubercules et autres dépendances purement tégumentaires :

- 1° Soies simples, lisses, de tailles variables ;
- 2° Soies plumeuses non sensorielles (1) ;
- 3° Tiges plumeuses sensorielles ;
- 4° Épines simples, lisses ;
- 5° Épines lisses à pointe secondaire latérale ;
- 6° Épines courtes, coniques, pectinées ;
- 7° Épines grêles terminées par une surface ovale-allongée à bords pectinés et distalement prolongée par un filet ;
- 8° Cônes sensoriels courts ;
- 9° Bâtonnets « olfactifs » ;
- 10° Écailles pectinées ;
- 11° Écailles saillantes, semi-circulaires, lisses.

Il faut dire ici quelques mots des chromatophores qui sont très développés chez les larves et absents chez les adultes. Ils appartiennent à deux catégories : les uns sont bruns (mélanine), les autres jaunes ou jaunes-verts (série amino-acide).

Chez le *pullus* éclos, les chromatophores sont répartis sur la face supérieure et inférieure (1 chromat. pré-oculaire), du céphalon, les deux faces du péréion et du pléon, le telson, le labre, la base des péréiopodes (basipodite et même parfois ischiopodite).

Ou au moins à rôle sensoriel secondaire s'il existe.

Chez la pranize parasite, la disposition est assez différente en ce qui concerne le péréion qui est ici dilaté : à la face ventrale on observe généralement une extrême ramification des chromatophores qui sont spécialement groupés le long des connectifs nerveux et des nerfs pédieux du 4^e péréiopode (fig. 108) ; à la face dorsale ils sont infiniment moins nombreux, localisés dans les régions extrêmes (antérieure et postérieure), autour des insertions coxales et le long du trajet de l'artère du 4^e péréiopode.

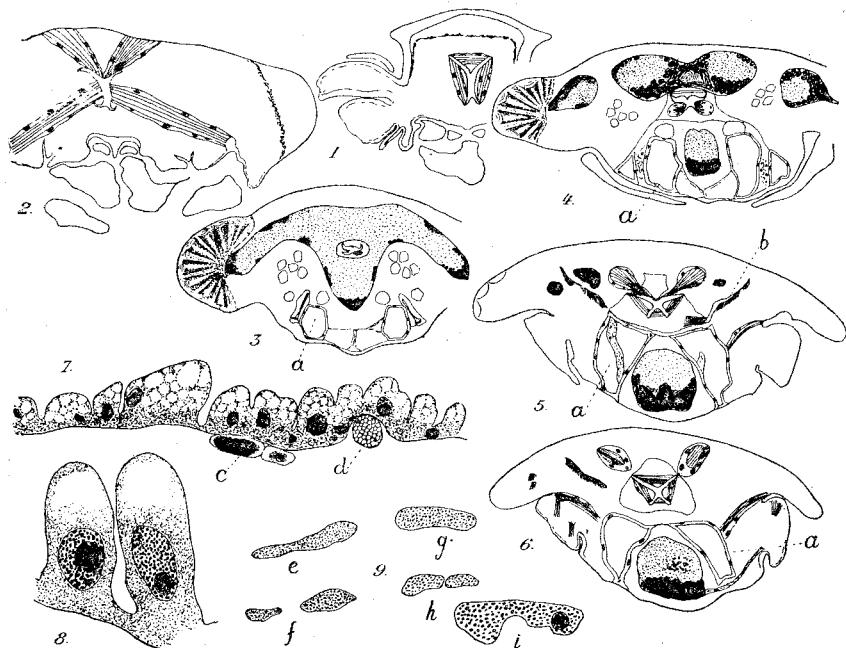


FIG. 70. — *Paragnathia formica*, larve.

1-6, coupes transversales du céphalon, d'avant en arrière (a, glande maxillaire ; b, tentorium). — 7, coupe de la paroi de l'organe entérique (c, cellule du tissu conjonctif bourrée de grains d'excrétion ; d, muscle longitudinal). — 8, deux éléments du même syncytium. — 9, noyaux aplatis de ce syncytium (e-f, g-h, coupes successives d'un même noyau, en fer à cheval ; i, autre aspect de noyau).

A la base des péréiopodes 2-5, du côté rostral, existe une tache pigmentaire particulièrement apparente chez les individus qui sont sur le point de se métamorphoser : sa coloration brun-rouge ou terre de Sienne, diffère sensiblement de celle des chromatophores bruns ordinaires.

B. — Tube digestif.

Comme DOHRN le faisait remarquer à juste titre, l'appareil digestif est ici étonnamment compliqué : « Zweifellos ist dies der complicirteste von

allen bei Crustaceen bisher bekannten Verdaungstractus. Die dreifache Zahl von Drüsenpaaren, der Magen, die riesigen Leberschläuche mit ihrem farbewechselnden Inhalt, der lange, darauf folgende, von Canälen zu Blasen sich erweiternde und von Blasen zu Canälen sich verengernde Tractus — das findet sich meines Wissens bei keinen Crustaceen wieder und erinnert eher an die Complicirtheit der gleichen Organe bei den Insecten » (1870, p. 73).

Avant de pouvoir, après l'étude détaillée de la morphologie de l'appareil digestif chez la larve et les adultes, préciser le rôle et le fonctionnement de ses diverses parties, il est nécessaire de discuter quelques points généraux.

On divise communément le tube digestif des Crustacés en trois parties, antérieure, moyenne, et postérieure. L'emploi de ces termes devrait toujours supposer non seulement la connaissance anatomique et histologique des régions mais aussi, et surtout, celle de leur morphogénèse.

La division en trois régions répond en effet à l'existence d'éléments d'origine différente, le *stomodæum* (ectodermique), le *mesodæum* (endodermique, comme les cæcums entériques) et le *proctodæum* (ectodermique). Sur l'extension relative de ces trois régions chez les Isopodes (et partant sur leur rôle physiologique) les auteurs sont loin d'être d'accord (1). Alors que certains (IDE, SCHOENICHEN) affirment que toute la partie comprise entre l'estomac malaxateur et le rectum est endodermique (malgré l'intima chitineuse qui existe chez les types étudiés par ces auteurs), d'autres (GUESSE, GIESBRECHT) reviennent aux conceptions de Mc MURRICH et considèrent tout l'intestin comme proctodæal, le seul territoire endodermique, s'il existe, pouvant se trouver au point d'aboutissement des cæcums entériques. Ces opinions, divergentes quant au point de vue morphologique, ne le sont pas moins en physiologie et les auteurs récents admettent que les cellules proprement digestives sont localisées dans les cæcums.

La solution du problème est d'ordre embryologique ; l'on ne saurait d'ailleurs généraliser et étendre au groupe les observations effectuées sur une espèce isolée et il est infiniment probablement qu'il existe sur ce point, parmi les Isopodes une grande variété de comportement. S'il semble bien qu'au moins chez *Asellus*, *Sphaeroma*, *Oniscus*, etc. l'intestin « moyen » soit ectodermique il n'en est pas de même chez *Paragnathia* où l'observation du point de suture mesodæo-proctodæale me permet de considérer comme *endodermique toute la partie de tube digestif située entre l'extrémité postérieure de l'estomac* (au débouché du canal impair des cæcums) *et la vésicule pré-rectale*, c'est-à-dire tout le réservoir intestinal prani-

(1) Ce qui tient au défaut de connaissances embryologiques, et à l'unique considération des données de l'observation histologique. Il semble bien que les épithéliums intestinaux chitinogènes soient toujours proctodæaux (ectodermiques).

zien. Si la conception de SCHENICHEN se vérifie chez les Gnathiidés (alors qu'elle semble erronée en ce qui concerne les espèces étudiées par l'auteur) le comportement physiologique de l'appareil digestif est, par contre, parfaitement conforme aux observations de GUESSE, l'intestin ne servant que de réservoir et l'absorption ne s'opérant que dans les cæcums.

L'étude naturelle du tube digestif doit commencer par celui de la pranize et se poursuivre par l'examen des modifications, très semblables chez les deux sexes, qui surviennent chez l'adulte.

Chez la larve le tube digestif comprend les éléments suivants :

1. — *Stomodæum* :
 - a) Bouche ;
 - b) Œsophage ;
 - c) Estomac.
2. — *Mesodæum* :
 - d) Réservoir intestinal ;
 - e) Cæcums entériques.
3. — *Proctodæum* :
 - f) Vésicule pré-rectale ;
 - g) Rectum ;
 - h) Anus.

a) *La bouche*. — L'orifice buccal de la pranize, situé dans le prolongement de la gouttière ventrale du raphé du labre est limité ventralement par la partie médiane des paragnathes (lèvre inférieure).

b) *Œsophage*. — L'œsophage est un tube chitineux rigide qui à partir de la bouche se dirige obliquement vers la partie postérieure et supérieure du céphalon et se termine, au niveau du trou occipital, par son abouchement avec l'estomac. La section œsophagienne, comme chez un grand nombre de Péacarides, est, dans l'ensemble, en X. On note cependant de notables variations dans la forme de cet X, dont les bras supérieurs sont toujours plus développés que les inférieurs (fig. 76 F-I). La partie qui succède immédiatement à la bouche est très haute, comprimée latéralement ; les branches sont courtes et rectilignes ; le secteur suivant possède une section plus large, moins élevée, à branches régulièrement recourbées, en sens inverse les unes des autres ; à l'intérieur du collier œsophagien qui est ici un canal étroit, la section œsophagienne atteint sa réduction maxima, et figure un X surbaissé dont les branches inférieures présentent une courbure régulière vers le haut, tandis que les supérieures (qui leur sont cette fois parallèles) ont à leur bord médio-dorsal une incisure séparant les deux S couchés des branches.

Enfin, de la sortie du tube nerveux à sa terminaison postérieure,

l'œsophage a une section de taille de nouveau agrandie, à branches rectilignes.

La musculature de l'œsophage comprend deux catégories de faisceaux : ceux qui réunissent entre elles les branches de l'X, et ceux qui réunissent l'œsophage d'une part au tentorium, d'autre part à la paroi du céphalon.

Les muscles propres de la paroi œsophagienne forment sur chaque face de l'œsophage une lame à peu près continue (sauf à l'intérieur du collier nerveux) : les fibres réunissent deux à deux les sommets des branches de l'X et l'on a des faisceaux dorsal, ventral, latéraux.

Les muscles extrinsèques sont au nombre de 4 paires, dont les insertions œsophagiennes sont localisées aux extrémités, en avant et en arrière du collier nerveux. Les deux paires antérieures s'insèrent sur l'œsophage en avant des yeux : la paire supérieure (= dilatateurs antéro-supérieurs) est fixée d'une part au tégument céphalique dorsal et, d'autre part, au fond du sinus médio-dorsal limité par les branches supérieures ; la paire inférieure (= dilatateurs antéro-inférieurs) réunit les faces latérales de l'œsophage à une endapophyse située en avant de l'œil, à la base des antennes.

Des deux paires postérieures, la dorsale (= dilatateurs postéro-supérieurs) est semblable, quant à ses insertions, à son homologue antérieur. La paire ventrale (= dilatateurs postéro-inférieurs) fixée d'une part autour des branches inférieures de l'X, s'insère, de l'autre, non sur le tégument mais sur le tentorium ; c'est un faisceau court mais très puissant.

c) *Estomac*. -- Si l'on est fondé à qualifier de « broyeur », de « masticateur », ou seulement de « malaxateur » l'appareil qui chez les Isopodes normaux sépare l'œsophage de l'intestin, il semble difficile d'employer ces termes pour l'organe homologue des pranizes, que, sans préjuger de sa fonction physiologique, je nommerai simplement *estomac*.

L'estomac est une poche de petite taille (mesurant seulement 0,10 × 0,06 mm.) située à la limite du céphalon et du premier somite périal libre. Comme DOHRN l'avait déjà remarqué, l'estomac, examiné même à un faible grossissement, présente un dessin très net en forme d'X, résultant de la disposition de sa cavité, et partant, de celle des parois chitineuses qui la délimitent (fig. 73).

Le point d'abouchement de l'œsophage dans l'estomac est toujours postérieur à l'extrémité antérieure de ce dernier et, en vue dorsale, les lignes joignant le sommet des branches antérieures de l'X stomacal au pylore sont fortement obliques vers l'arrière.

L'étude de huit coupes transversales (fig. 71) se succédant d'avant en arrière nous renseignera sur la morphologie de cet appareil.

La coupe 4 présente une cavité de forme complexe ayant l'aspect d'un H sur la barre duquel s'érigerait un Y. Les branches divariquées de cet Y sont très comparables aux branches supérieures de l'X œso-

phagien dont elles sont la prolongation en arrière. Deux replis (délimitant le montant de l'Y) pendent de la voûte dans la cavité. Au plancher on aperçoit une saillie tronquée à cuticule forte (pièce A), séparée des parois latérales par deux fentes arquées (une de chaque côté) qui existent sur toute la longueur de l'estomac.

Sur la coupe 5 on remarque la réduction de l'Y supérieur et des replis de la voûte (qui d'ailleurs se compliquent d'un sinus transverse contribuant à isoler la saillie latérale ou pièce B). Sous A on aperçoit un recessus

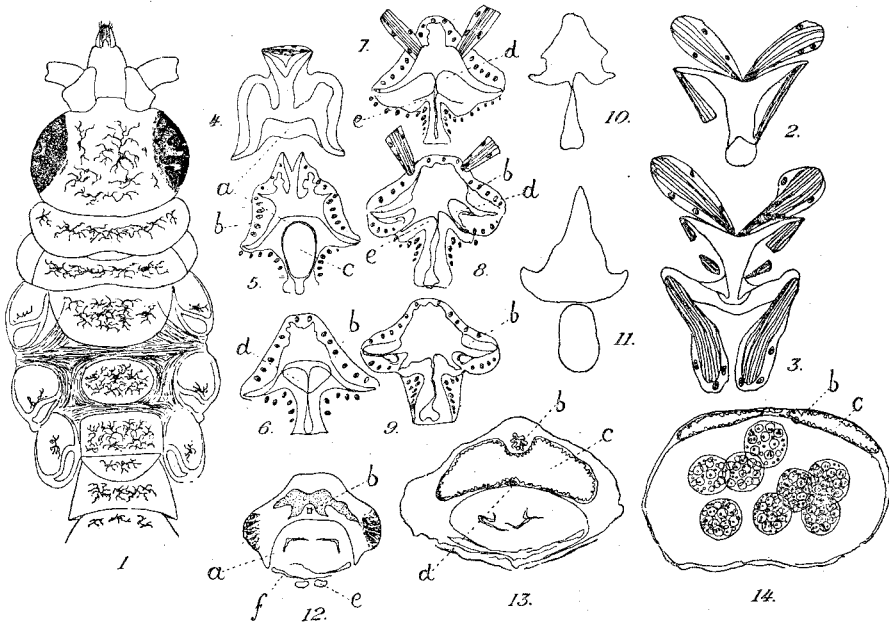


FIG. 71.

Paragnathia formica, larve. — 1, pullus, pléon exclus, vue dorsale. — 2-11, coupes transversales de la région stomacale, d'avant en arrière (a-e, saillies internes de l'estomac). — *Gnathia maxillaris*, ♀. — 12, coupe transversale du céphalon. — 13, coupe transversale dans la partie immédiatement post-céphalique du péreion. — 14, coupe transversale dans la région antérieure de la dilatation péreiale (a, maxillipède; b, tube digestif; c, organe entérique; d, chaîne nerveuse; e, pylopoide; f, oostégite du pylopoide).

contenant une portion pleine (C) qui a été comme tirée obliquement en avant et vers le bas dans ce cul-de-sac qui se poursuit en arrière par la gouttière étroite où débouche le conduit impair des cæcums entériques.

La coupe 6 passe par le bord postérieur de C, sous lequel on distingue les bourgeons des pièces D. Les pièces B sont ici régulièrement convexes. Le plafond de la cavité stomacale s'est simplifié.

Sur la coupe suivante (7) la partie dorsale de la lumière n'a pas changé; par contre on distingue, ventralement aux pièces D, l'amorce des pièces F.

La scissure qui les sépare s'accroît sur la coupe 5, les pièces D s'écartent et apparaissent au centre.

Sur la coupe 8 les caractères de l'estomac sont les mêmes ; l'épaississement cuticulaire de D est ici contourné et s'oppose à un épaississement de B.

La coupe 9 montre un élargissement de la gouttière du plancher que l'on peut considérer comme appartenant déjà au conduit entérique impair. La lumière de l'estomac s'est simplifiée : les pièces E n'ont pas changé, mais la portion épaissie de B est réduite à un bourrelet latéral peu saillant.

Sur la coupe 10 le canal entérique est individualisé ; la section du tube digestif est dorsalement prolongée en forme de triangle aigu.

Dans cette description j'ai à dessein désigné par des lettres les saillies qui ornent la paroi interne de l'estomac ; il n'est pas possible en effet, on le verra, de comparer avec sécurité l'estomac pranizien à celui des Isopodes normaux, broyeurs.

L'étude de l'estomac des Isopodes est encore très peu avancée : alors qu'elle a été maintes fois esquissée pour le genre *Asellus* et les Oniscides, on ne sait rien — ou presque — du comportement des autres groupes. Une étude comparative de ces appareils serait du plus haut intérêt et mériterait — malgré sa grande difficulté — d'être entreprise. Il y aurait lieu en particulier d'entreprendre l'étude de l'estomac dans la série des Flabellifères, des *Cirolana* aux *Cymothoa*.

L'estomac des Gnathiidés (ou mieux celui des pranizes, puisque les adultes en sont privés) est par rapport à celui des types normaux que j'ai examinés très aberrant, si bien que, tant que des types intermédiaires n'auront pas été découverts, les comparaisons resteront hypothétiques.

Je considère en effet comme un simple cas de convergence le fait que l'estomac des Cymothoidés que j'ai examinés (*Anilocra*, *Nerocila*, *Meinertia*) ait en commun avec celui des Gnathiidés un certain nombre de caractères les séparant l'un et l'autre des types broyeurs (absence de lame recouvrante, réduction des plaques qui ne portent jamais d'épines mais au plus une simple striation transversale, etc. Ces deux estomacs (Gnathiidés et Cymothoidés) sont d'ailleurs très différents.

Il faut donc renoncer pour le moment à distinguer dans l'estomac des pranizes les homologues des pièces normales (1). S'il semble que B soient bien les *lateralis*, D et E résultent-ils d'une division des *infero-lateralis*? A ne serait-il pas, plutôt qu'un *infero-medianum*, le résultat d'une soudure médiane des *infero-lateralis*? (2).

(1) Quant à la question de savoir si l'on peut découvrir des homologues entre l'estomac des Isopodes et celui des Décapodes, ce n'est évidemment pas l'étude des *Gnathiidae* qui saurait la résoudre.

(2) Voir, concernant l'anatomie comparée de l'estomac des Isopodes, un intéressant travail de BARNARD, « The digestive canal of Isopod Crustaceans » (*Trans. Roy. Soc. South Africa*, XII, part 2, décembre 1924, pp. 27-36, fig. 1 et pl. III).

Quant à la fonction de l'estomac de la pranize il ne peut être question d'un rôle malaxateur ni même filtrant, comparable à celui de l'estomac des Isopodes non suceurs. Il s'agit plutôt d'un appareil d'occlusion complexe, s'opposant au reflux du contenu intestinal vers la bouche et à la pénétration directe du sang sucé dans l'organe entérique, mais permettant le passage des liquides de l'intestin dans l'organe entérique. Peut-être l'estomac participe-t-il pour une part, grâce à sa musculature, au rôle suceur proprement dit de l'œsophage.

d) *Réservoir intestinal.* — L'intestin se présente, chez la pranize parasite, dans les segments III-V (5-7) comme une très vaste poche cylindrique, occupant toute la cavité du corps dans cette région et contenant le matériel soustrait à l'hôte par succion (1).

A la fin de la vie embryonnaire, ce réservoir, tapissé d'un épithélium normal, est irrégulièrement plissé : les limites cellulaires, vues de face, s'engrènent à la manière de certaines cellules endothéliales ou d'éléments épidermiques de végétaux (fig. 74). Chez la pranize parasite, l'épaisseur de la paroi est très réduite : comme chez les adultes l'épithélium est syncytial (fig. 84 B).

Un puissant réseau de fibres musculaires transversales et longitudinales, enveloppe l'organe et y dessine des champs quadrangulaires. A la partie antérieure, rétrécie, de l'intestin, la paroi dans ces espaces libres entre les sangles musculaires, se bombe et la surface intestinale, vue de l'extérieur, paraît bosselée, perlée.

e) *Cæcums entériques.* — L'organe entérique se présente, chez la pranize, sous la forme d'un sac bilobé, ventral, et occupant la partie antérieure du périon. Les deux cæcums — qui sont toujours courts sans jamais présenter la forme tubulaire si fréquente chez les Péracarides — débouchent à la face ventrale de l'estomac par un canal commun (2).

La structure histologique des cæcums est conforme à ce que l'on sait de celle-ci chez d'autres Isopodes. La paroi est formée d'un épithélium syncytial et d'une tunique musculaire. Les éléments de l'épithélium atteignent de très fortes tailles, faisant saillie dans la cavité du cæcum à la manière de véritables villosités ; ils renferment d'abondantes gouttelettes de graisse. Les noyaux qui sont énormes (jusqu'à 0,10 mm.) ont des aspects très variables, peuvent être allongés, étirés, étranglés, recourbés, si bien que deux coupes successives d'un même noyau simulent une amitose. Il peut y avoir un ou plusieurs nucléoles (figs. 70/7-9, 75 D).

Chez le mâle ou la femelle, où les cæcums entériques sont considérable-

(1) Les Flabellifères parasites, ou tout au moins hématophages, présentent aussi une vaste dilatation intestinale (cf. le tube digestif d'*Aega psora* in : CALMAN [1909, fig. 128, p. 208]).

(2) Il est bien probable qu'il en est de même chez la pranize figurée par DOHRN comme ayant des cæcums débouchant dans l'estomac par deux canaux.

ment dilatés l'épaisseur de la paroi syncytiale' est très faible (0,002—0,004 mm.); l'on y trouve de longs noyaux aplatis semblables à ceux de l'intestin.

Dans le canal médian qui fait communiquer les cæcums entériques proprement dits de la pranize avec l'estomac, les cellules sont normales et beaucoup plus régulières que dans la région postérieure de l'organe.

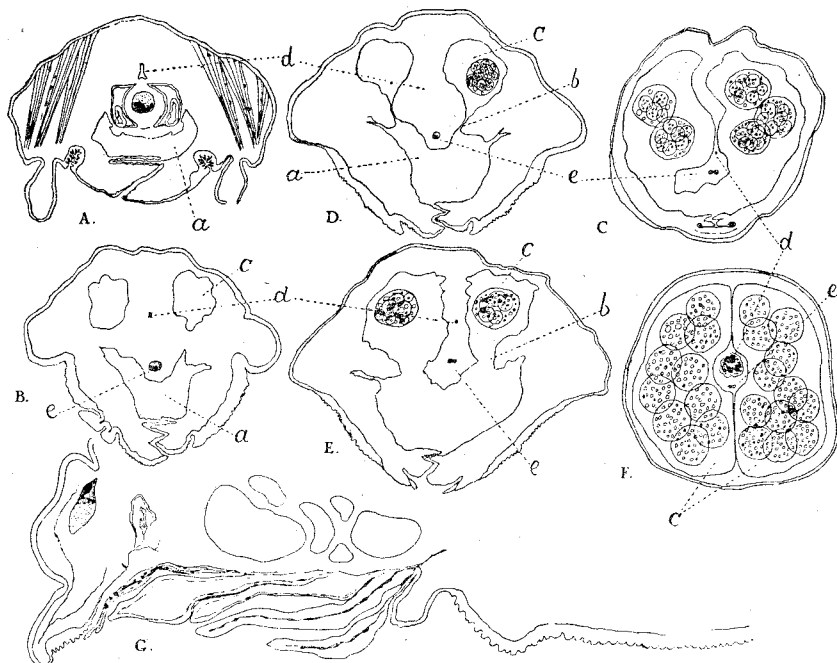


FIG. 72. — *Paragnathia formica* ♀.

A-F. Coupes transversales successives dans la partie postérieure du céphalon et le périéron (*a*, atrium génital; *b*, communication atrio-utérine; *c*, utérus; *d*, tube digestif; *e*, chaîne nerveuse). — G. Coupe sagittale médiane de la partie antérieure du corps. (N. B. Les lettres sont interverties par erreur; lire C pour D, D pour E, E pour C.)

Un réseau de fibres musculaires tapisse la surface externe de l'organe : elles donnent lieu à des mouvements péristaltiques faisant passer alternativement d'une poche dans l'autre le contenu — toujours liquide — des cæcums, processus que l'on observe de très bonne heure chez l'embryon et qui provoque un brassage très complet du matériel à digérer.

f) Vésicule. — En arrière du réservoir intestinal on trouve la vésicule (d'origine proctodæale) qui apparaît sous l'aspect d'une poche plissée, hyaline, remplie d'un liquide épais. On voit, en coupe, qu'il s'agit d'une vésicule fripée, à plis nombreux dont les parois sont presque accolées,

séparées qu'elles sont par une étroite lumière entièrement obturée par un matériel ayant une grande affinité pour l'hématéine et dont la signification comme l'origine restent énigmatiques. La paroi est tapissée d'un épithélium syncytial bas.

g) *Rectum*. — Le rectum, qui parcourt en ligne droite tout le pléon, de la vésicule à l'anus, est un tube de très faible diamètre (1), dont les

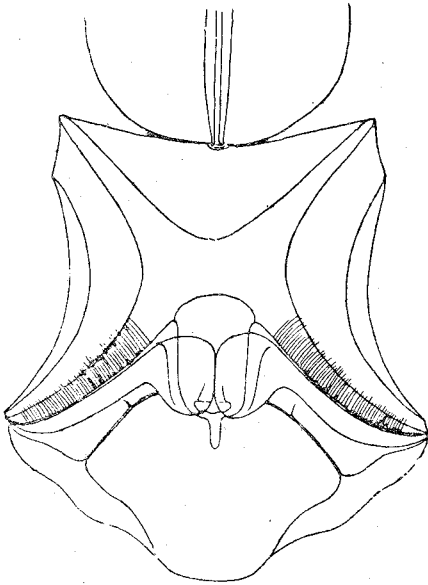


FIG. 73.
Paragnathia formica, larve,
estomac, face sternale.

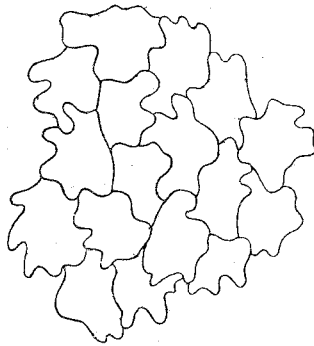


FIG. 74. — *Paragnathia formica*,
embryon âgé, aspect de l'épi-
thélium intestinal (*ad viv.*).

parois sont accolées suivant une ligne d'aplatissement dorso-ventral. L'intima des éléments qui forment le syncytium est épaisse, chitineuse. Le tube rectal, aussi bien chez la larve que chez l'adulte, n'est jamais fonctionnel : c'est précisément l'absence de fèces qui le rend impossible à distinguer sur le vivant, sauf sur de très jeunes larves.

L'anus est présent, très net, sous la forme d'une fente longitudinale ouverte sous le telson au niveau du sympodite des uropodes, à la partie postérieure d'une région tégumentaire épaissie mentionnée ailleurs (p. 81).

Le tube digestif des adultes est très semblable chez les deux sexes. Il est par contre très différent de celui de la pranize. Si la bouche et l'œso-

(1) 0,022 × 0,011 mm. dans sa partie antérieure.

phage subsistent, il n'y a plus d'estomac proprement dit de forme complexe : à la suite de la mue cet appareil s'est simplifié, devenu une dilatation simple, sans plaques chitinisées.

Le réservoir intestinal est vide : il ne contient plus qu'un résidu non utilisé qui subsiste jusqu'à la mort ; il se présente sous l'aspect d'un tractus de très faible diamètre et sa lumière, sauf au niveau du fuseau excrémentiel, est virtuelle. Sa paroi naturellement très plissée, irrégulièrement, sous l'action du réseau musculaire, est tapissée d'un syncytium épithélial.

La vésicule et le rectum sont semblables aux homologues praniziens.

Les cæcums entériques contiennent chez l'adulte les réserves alimentaires aux dépens desquelles celui-ci subsiste, car il ne prend à aucun moment, à partir de la métamorphose (1) la moindre nourriture. Aussi occupent-ils de vastes surfaces. Chez le mâle ils remplissent à peu près la division postérieure du thorax où rien ne gêne leur extension, les testicules étant de taille minime ; ils sont ici beaucoup plus longs que chez la pranize et réunis aussi à l'estomac par un canal impair. Chez la femelle l'immense développement des utérus gravides a refoulé l'organe entérique tout au fond du péreion, postérieurement. Les cæcums sont plus ou moins sphériques, forme qu'on leur voit après la ponte alors qu'ils peuvent s'étaler librement et flotter dans la cavité somatique. J'ai acquis la certitude que l'organe entérique de la femelle adulte a souvent perdu sa connexion avec l'estomac (2) et qu'il est libre. Je n'ose d'ailleurs affirmer qu'il en soit *toujours* ainsi et qu'un tractus filiforme ne subsiste pas parfois, vestige du canal impair.

Chez les femelles du genre *Gnathia* les lobes entériques n'émigrent pas et demeurent antérieurs, affectant généralement la forme d'un fer à cheval à concavité postérieure.

La structure histologique des cæcums des adultes est semblable à l'état pranizien, mais avec quelques différences dans la disposition des éléments. Chez la femelle la paroi cæcale est excessivement mince partout, étant distendue par le contenu de l'organe : on n'y observe plus rien de semblable aux énormes saillies irrégulières des cellules dans la cavité. Chez le mâle la variabilité d'épaisseur de la paroi est considérable, des points voisins du syncytium étant hauts respectivement de 0,004 mm. et de 0,037 mm.

Le système digestif des *Paragnathia* est un cul-de-sac ; le rectum atrophié n'est jamais fonctionnel. Deux organes se partagent les fonctions digestives. Le réservoir intestinal et les cæcums entériques, le premier

(1) Plus exactement à partir du moment où la pranize cesse de pomper les liquides organiques du poisson, bien avant la métamorphose elle-même, qui a lieu à terre.

(2) A la suite de son refoulement.

n'étant jamais qu'un accumulateur provisoire, emmagasinant le matériel que l'organe entérique est seul capable d'assimiler (1).

A vrai dire, le Gnathiidé est un ruminant (2) qui rumine deux fois dans son existence, la première à l'état d'embryon, la seconde après la succion des liquides organiques d'un poisson.

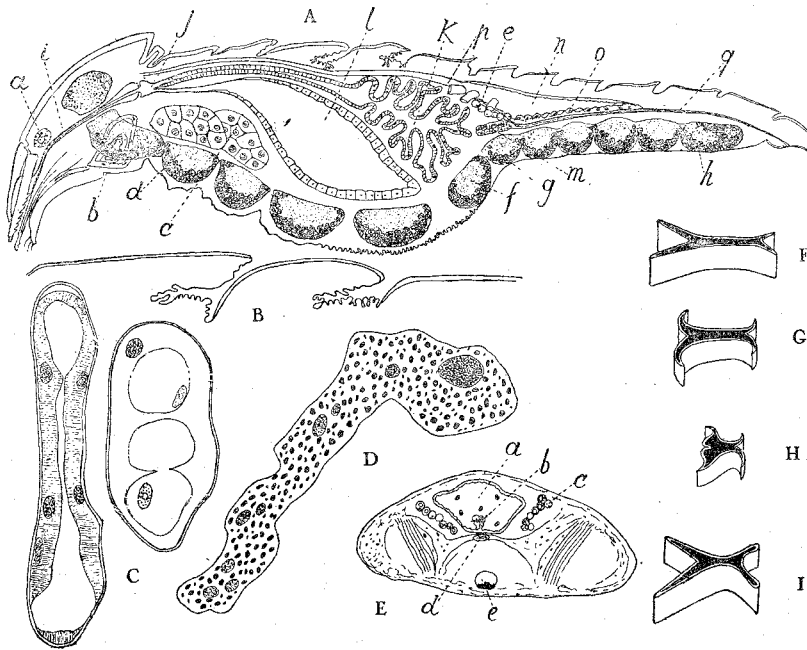


FIG. 75. — *Paragnathia formica*.

A. Coupe sagittale semi-schématique d'un pullus (a, glande para-antennaire; b, glande maxillaire; c, glandes en rosette; d, ganglion du somite péreéal 3; e, néphrocytes péricardiques; f, ganglion du somite péreéal 7; g, id. du somite 8; h, ganglions pléonaux soudés 5-6; i, œsophage; j, estomac; k, intestin; l, organe entérique; m, vésicule intestinale; n, cœur; o, organe cardiaque; p, aorte principale; q, rectum). — B. Repliement en accordéon de la membrane d'union entre les segments péreéaux 5-6 et 6-7. — C. Coupes de pléopodes. — D. Noyau géant de l'épithélium de l'organe entérique. — E. Coupe transversale du pléon d'une pranize (a, cavité du cœur; b, corps cardiaque; c, néphrocytes péricardiques en guirlandes; d, rectum; e, ganglion nerveux). — F-I. Schémas des sections différentes de l'œsophage, d'avant en arrière.

La première rumination (fig. 76) consiste dans le passage du vitellus du futur intestin puis de l'intestin dans les cæcums entériques. Ce processus se poursuit jusqu'à l'éclosion : à ce moment en effet le mesodæum

(1) Le rouge neutre en coloration vitale indique une réaction acide par une teinte d'un beau rose.

(2) Chez lequel le mesodæum serait la panse et les cæcums entériques les poches accessoires.

est vide (ou presque) et plissé, alors que les cæcums gonflés occupent une place considérable. A mesure que le vitellus pénètre dans les cæcums il y subit une transformation, qui se traduit par l'aspect presque homogène du vitellus entérique (en voie de digestion) alors que celui de l'intestin (vestiges de celui de l'œuf) comporte les sphérules réfringentes typiques. Le stomodæum et le proctodæum se sont formés pendant ce temps ; ce dernier s'est abouché avec la partie postérieure du mesodæum mais ne

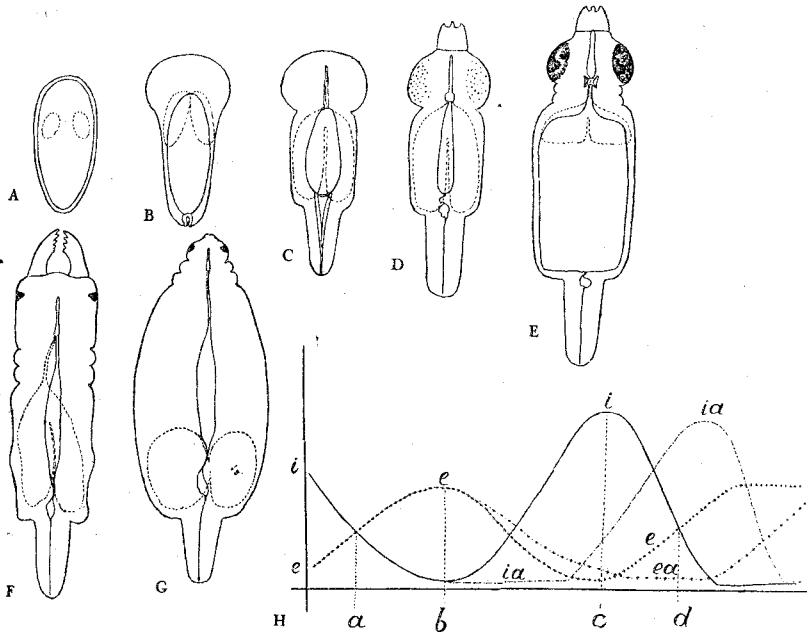


FIG. 76. — Schémas de la disposition du tube digestif aux différents stades de *Paragnathia formica*.

A-E. Embryons et larve. — F. Mâle. — G. Femelle. — H. Tableau exprimant l'évolution du réservoir intestinal (*i*) et de l'organe entérique (*e*) (les temps étant portés en abscisses, l'état des organes en ordonnées), pour un individu passant immédiatement sur un hôte, dès son éclosion. (*a*, milieu de la 1^{re} rumination; *b*, 1^{re} opposition, chez la larve à terme; *c*, 2^e opposition chez la pranzize parasite; *d*, milieu de la 2^e rumination). Les tracés *ea* et *ia* s'appliquent au cas d'une larve devant attendre un certain temps entre la fixation et l'éclosion.

semble jamais admettre la pénétration de matériaux intestinaux que dans la vésicule, à l'exclusion du rectum.

Au moment où le *pullus* éclôt, les deux organes (entérique et intestinal) sont dans des états exactement opposés, l'un plein, l'autre vide. La phase de dissémination des larves et la recherche de l'hôte (le moment d'activité musculaire maximum de l'espèce, avec le trajet, après la phase parasite,

de l'hôte au terrier dans la vase) voient l'achèvement de la consommation des réserves entériques.

Il pourra donc exister un point de son évolution où la larve aura un appareil digestif entièrement vide, l'absorption du vitellus embryonnaire étant effectuée, et l'alimentation au dépens d'un hôte n'étant pas encore commencée.

Quelques heures après la fixation sur le poisson le réservoir intestinal est gonflé et le péréion distendu par le matériel ingéré qui, liquide à l'origine, prend une consistance de plus en plus dure jusqu'à rappeler celle de certaines gommés (exsudats des arbres fruitiers, par exemple). Les phénomènes dont le réservoir intestinal est le siège alors seraient justiciables d'une étude particulière : il faudrait suivre les modifications subies par le sang du poisson (1) et les phases de sa coagulation, qui est d'ailleurs provisoire.

En effet, à partir d'un maximum de distension de l'intestin, on assiste à un processus inverse de celui qui vient d'avoir lieu, très semblable à celui qui s'opère chez l'embryon : c'est une seconde rumination. La substance à consistance grasse qui remplit le réservoir intestinal, se liquéfie (sous quelle action, on l'ignore) et, retourne à l'estomac (2) et passe de là dans les cæcums entériques où elle restera désormais définitivement liquide. Tout le matériel accumulé durant la vie parasitaire ne gagnera cependant pas les cæcums qui se dilatent alors considérablement : l'intestin contiendra toujours un résidu alimentaire, sorte de fuseau foncé (rougeâtre) et compact qui marque, chez les adultes, l'emplacement du réservoir intestinal pranizien (fig. 109 I).

La métamorphose est sensiblement synchronique de la fin de la seconde rumination. Les organes entériques qui contiennent alors les réserves aux dépens desquelles se nourrira l'adulte sont très gonflés.

L'évolution du tube digestif, de l'embryon à l'adulte peut se résumer ainsi :

1^{re} Phase (1^{re} rumination) : passage chez l'embryon du vitellus de l'endoderme dans les cæcums ;

2^e Phase : a) achèvement de la consommation du vitellus entérique ; b) gonflement par les liquides de l'hôte du réservoir intestinal, ces deux moments pouvant coïncider plus ou moins dans le temps ou le second suivre même le premier ;

3^e Phase (2^e rumination) : passage, chez la pranize qui va se métamorphoser, du matériel intestinal dans les cæcums qui se gonflent et resteront tels durant toute la vie adulte, l'intestin demeurant vide.

(1) Les noyaux des hématies restent longtemps visibles sur des coupes, etc.

(2) Évidemment sous l'action des muscles puissants du réseau de la paroi intestinale.

Le fait admis, ici pour les Gnathiidés, que les vraies cellules digestives sont celles des cæcums, est conforme à ce que l'on sait des autres Isopodes où l'intestin est considéré par GUIESSE comme un « simple tube évacuateur » (1).

Quant au rôle joué par les cæcums comme organe de réserve il paraît constant, à des degrés divers, chez les Malacostracés. Ici il y a deux accumulations successives au cours de l'ontogénèse, celle du vitellus chez l'embryon, celle de matériel d'origine externe chez la pranize âgée et l'adulte.

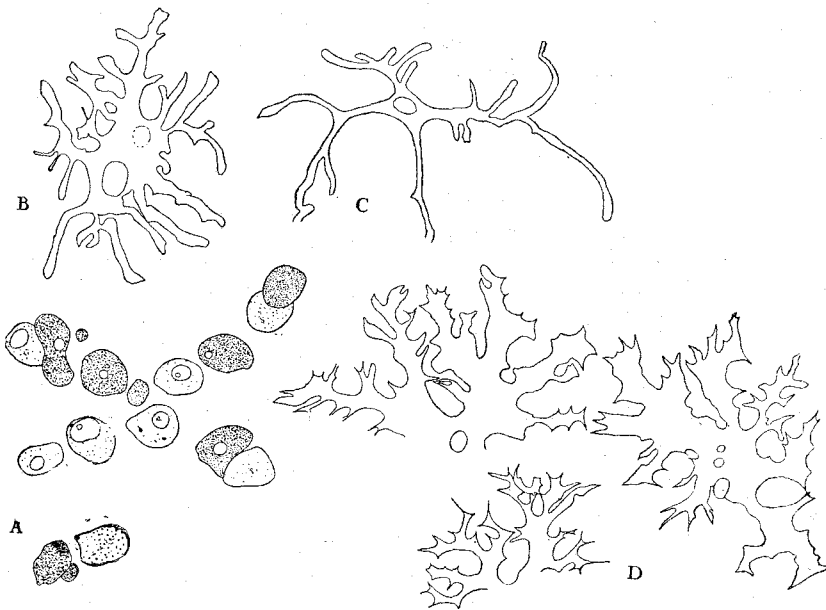


FIG. 77. — *Paragnathia formica*, larve.

A. Chromatophores bruns et jaunes rétractés d'un embryon mort, face supérieure du céphalon. B. Chromatophores de l'embryon, face sternale du péréion. — C. *Id.* — D. Chromatophores brun pâle du céphalon d'un pullus.

C. — Tissu conjonctif.

La seule formation importante à signaler ici est le corps gras.

Celui-ci se présente chez la pranize sous la forme d'une nappe interposée, dans la dilatation périéale, entre l'hypoderme et le réservoir intestinal. Cette couche n'est pas continue mais forme un réseau de travées

(1) Il est vrai que cet intestin-là semble bien être proctodæal alors que celui de *Paragnathia* ne l'est nullement.

irrégulièrement anastomosées, composées de cellules adipeuses où la graisse se présente en très petites gouttelettes : ce tissu est analogue à celui qui a été décrit et figuré chez les Cumacés par BURMEISTER (Beitrag zur Anatomie und Histologie von Cuma Rathkii KR. *Inaug. Dissert. Kiel*, 1883 p, 20, pl. II, fig. 33).

Chez les adultes le corps gras, très réduit, n'est représenté que par quelques lambeaux, en particulier le long de l'aorte dans sa partie postérieure.

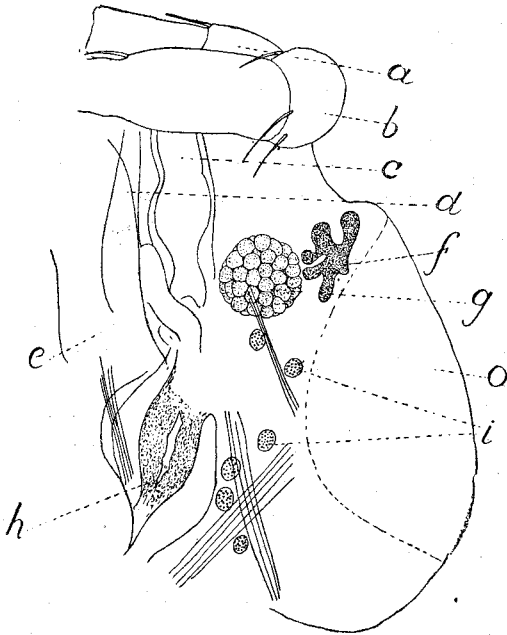


FIG. 78. — *Paragnathia formica*.

Partie latérale du céphalon d'un embryon âgé (face sternale) : a, antennule ; b, antenne ; c, maxillule ; d, maxille ; e, maxillipède ; f, chromatophore ; g, glande para-antennaire ; h, glande maxillaire ; i, jeunes lymphocytes ; o, œil.

D. — Système nerveux et organes des sens.

Je n'ai pas particulièrement étudié cet appareil et n'en dirai que quelques mots. Aussi bien ne semble-t-il pas présenter d'intérêt spécial.

Chez toutes les formes, larvaires ou adultes, la chaîne ventrale comprend (fig. 83) : 1° un fort ganglion sous-œsophagien composé non seulement des ganglions buccaux et du ganglion maxillipédique mais de celui du somite péréial 2 (gnathopode ou pylopode) ; 2° 6 ganglions péréiaux (somites 3-8) dont le dernier, celui du segment apode est réduit et sem-

blable à un ganglion pléal ; 3° 5 ganglions pléaux (ceux des somites 1-4 sont individualisés, ceux des somites 5-6 sont soudés en un ganglion amygdaloïde, oblong.

Je n'ai jamais rien observé qui corrobore l'hypothèse de DOHRN concernant la présence d'un ganglion dorsal voisin de l'aorte chez la pranize (1870, p. 89, pl. VI, fig. 10).

Le ganglion cérébroïde, très développé chez l'embryon où il remplit tout le crâne, l'est un peu moins chez la pranize ; il est très réduit chez les adultes, en particulier chez la femelle.

Les yeux sont énormes chez la larve de *Paragnathia*, comme d'ailleurs chez la plupart des pranizes de Gnathiidés, et occupent toute la surface latérale du céphalon. Ils comprennent environ 60 cornéules hexagonales de 0,025 mm. La structure de l'ommatidie est du type normal chez les Isopodes, à cristallin sphérique bipartite.

Beaucoup de Gnathiidés adultes sont oculés : ce n'est pas le cas des *Paragnathia*. Chez ceux-ci n'existe aucun appareil dioptrique quoiqu'une tache pigmentaire noire et diffuse indique l'emplacement des yeux absents.

Ajoutons que la privation d'organes de la vision organisés n'empêche nullement les *Paragnathia* adultes de réagir à la lumière et de se montrer nettement lucifuges.

Il y aurait, sur cette atrophie de l'œil chez les *Paragnathia* à la métamorphose, c'est-à-dire en coïncidence avec l'acquisition d'un mode de vie microtroglobie, d'intéressantes recherches à entreprendre : il faudrait examiner non seulement les caractères histologiques du phénomène, mais sa signification biologique (1).

On trouve parmi les Gnathiidés adultes des espèces parfaitement oculées, p. ex. *Gnathia vorax*, *G. venusta*, etc. et d'autres entièrement aveugles chez lesquelles on ne distingue même plus de pigment interne ; on connaît également quelques pranizes aveugles (2).

Outre les yeux, les Gnathiidés qui ne possèdent jamais de statocystes, organes très rares chez les Isopodes, possèdent deux appareils sensoriels, les soies plumeuses et les bâtonnets (ou lames) olfactifs.

(1) On consultera avec fruit, parmi l'immense littérature du sujet :

DOFLEIN, Brachyura (*Wiss. Ergebn. Deutsch. Tiefsee Exp. Valdivia*, VI, 1904).

STRAUSS, Das Gammaridenauge, Studien über ausgebildete und rückgebildete Gammaridenaugen. (*Ibid.*, XXIX, pp. 1-23, pl. 1-6, figs. texte 1-47.)

SCHOURING, Die Augen von Gebia und Callianassa. Ein Beitrag zur Kenntniss des rückgebildeten Facettenauges (*Zool. Jahrb. Abtlg. Anat. u. Ontog.*, 44, heft 3, 1922, pp. 389-438, pls. 24-25, figs. texte A-O).

PICARD, Note préliminaire sur l'atrophie de l'œil chez le mâle d'un hyménoptère chalcidien (*Melittobia acasta* WALK.) (*Bull. Soc. Zool. Fr.*, XLVI, 1923, pp. 404-414).

(2) On ignore malheureusement à quelle espèce d'*Anceus* WILLEMOES SUHM fait allusion (1879, p. 24) lorsqu'il la signale comme aveugle à l'état adulte.

Les soies plumeuses sensorielles — qu'il ne faut pas confondre avec les soies plumeuses à fonction mécanique ou natatoire (pléopodes, uropodes, pylopodes, maxillipèdes) — sont de taille très variable ; tantôt les poils n'occupent que l'extrémité distale de la tige (on a alors un pinceau), tantôt ils se répartissent tout le long de la hampe. On trouve de semblables soies sur les antennules, les antennes, les péréiopodes et les uropodes.

Les bâtonnets olfactifs sont, quant à leur nombre et à leur disposition, dans tout le groupe, extrêmement constants : on en observe toujours 3, sur les trois articles distaux du flagellum antennulaire.

Chez *Paragnathia* ils sont beaucoup plus courts chez le mâle et la femelle que chez la prânize ; ils sont composés de deux segments inégaux, le proximal, légèrement rétréci vers la base, avant la dilatation proximale qui s'articule sur l'article antennulaire, étant le plus long. A l'extrémité du segment distal, on peut observer un très petit mucron.

E. — Musculature.

En 1869 WAGNER (p. 86) semble regretter — ou tout au moins considérer comme peu utile — d'avoir, quinze ans plus tôt « détaillé plus d'une centaine de paires de muscles d'un Articulé ».

Sans regarder comme négligeable l'étude attentive de la myologie — encore peu connue — des Crustacés je ne crois pas que la description de ce système doive faire l'objet d'un chapitre séparé.

Il semble plus indiqué, au moins dans une esquisse anatomique générale, de signaler les principaux muscles, comme je le fais dans le présent travail, à propos des pièces chitineuses sur lesquelles ils s'insèrent ou qu'ils mettent en mouvement.

F. — Appareil circulatoire et sang.

Fait curieux, l'appareil circulatoire est le point le plus étudié — ou mieux le moins négligé — de la morphologie gnathiidienne : deux travaux (outre les remarques anciennes de HESSE, DOHRN et WAGNER) le concernent, l'un s'attachant à l'anatomie (DELAGE), l'autre à l'histologie (GADZIKIEWICZ). Nous serons donc brefs sur ce point. La grande ressemblance de l'appareil circulatoire chez la larve et les adultes autorise à traiter ensemble ces trois cas.

Le cœur (fig. 79) s'étend de la limite postérieure du somite péréial 7 jusque dans le somite pléal III. Il est muni de quatre ostioles transversales-obliques par rapport à l'axe du cœur, placées alternativement à gauche (somite péréial 8 et pléal II) et à droite (somite pléal I) ou sur la ligne médiane (somite III).

La paroi du cœur comprend une couche musculaire à fibres parallèles légèrement obliques par rapport à l'axe du cœur (1) et une couche conjonctive externe. Le plancher du cœur est occupé par une sorte de raphé longitudinal médian, le « Herzkörper » de GADZIKIEWICZ. En coupe transversale cet organe semble formé de deux moitiés accolées ; il est composé de grosses

cellules irrégulières, vacuolaires, munies de grands noyaux à chromatine en grains. Les caractères nucléaires me font douter de l'interprétation de Gadzikiewicz qui considère l'organe cardiaque comme résultant de la réunion de globules sanguins.

La topographie du trajet sanguin est suffisamment connue pour qu'il soit inutile d'insister sur ce point.

La fréquence des pulsations est très variable. WAGNER en compte 50-60 à la minute chez un *Gnathia* adulte (1869, p. 119). Chez *Paragnathia* elles peuvent atteindre 270 (chez un mâle venant de subir la métamorphose) et 335 (chez une prânize).

Les globules sanguins ont de 4-16 μ ; ce sont des amibocytes le plus souvent arrondis mais prenant fréquemment des aspects fusiformes (il est aisé d'en voir dans les branchies). Outre le type normal, bourré de granulations éosinophiles, j'ai observé une forme différente caractérisée par un protoplasma homogène et un noyau paraissant toujours excentrique, accolé au bord cellulaire. S'agit-il de globules jeunes?

BRUNTZ a décrit chez *Paragnathia formica* des organes globuligènes au nombre de 2 paires, situées à la jonction du péréion et du pléon. Je n'ai personnellement jamais observé qu'une paire de ces organes

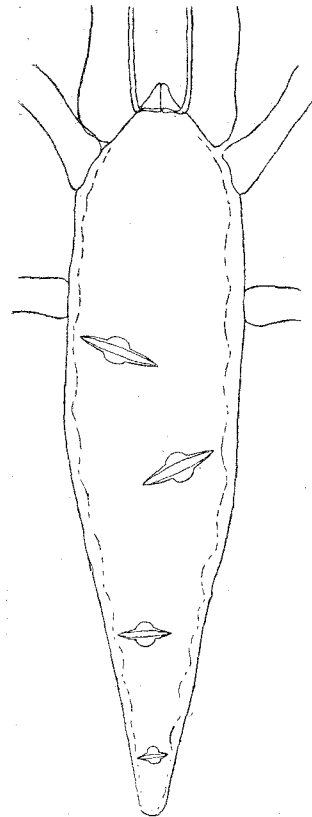


FIG. 79

Paragnathia formica, larve. Cœur.

(fig. 84 A) composés, ainsi que l'indique BRUNTZ, d'une accumulation de petites cellules à noyau très colorable (1907, pp. 29-30, pl. III, fig. 78).

Les branchies ont été bien décrites par DELAGE (1881, pp. 74-75). Ces organes restent toujours d'une très grande simplicité : à leur maximum de complication, représenté par exemple par un des endopodites d'un

(1) Donc spiralées.

adulte, la branchie se présente sous l'aspect d'une vésicule sans consistance, à paroi chitineuse mince et tapissée intérieurement d'un épithélium syncytial très épais (jusqu'à $14\ \mu$), à protoplasme radiairement strié et à surface mamelonnée (fig. 75 C); un accolement des lames épithéliales suivant une ligne longitudinale donne lieu à la formation d'un septum médian qui divise la branchie en deux cavités distinctes, communiquant par un orifice situé à l'extrémité distale, où le syncytium est très aminci.

A part les différences morphologiques (taille, chétotaxie, etc.), les rames interne et externe jouent l'une et l'autre un rôle physiologique analogue. Chez la pranize au contraire, comme l'a déjà remarqué DELAGE,

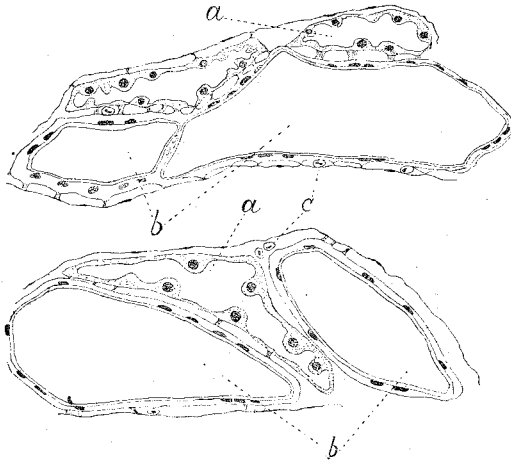


FIG. 80. — *Sphaeroma rugicauda*, coupes de la glande maxillaire (a, sac cœlomique; b, conduit nephridien; c, globule sanguin).

on assiste à une division du travail très accusée : la rame interne est seule branchiale et respiratoire et contient seule l'épithélium épais caractéristique des branchies fonctionnelles ; sur une larve vivante on distingue aisément à la simple coloration des rames la différence de leur constitution, les endopodites étant (par transparence) jaunâtres, tandis que les exopodites restent parfaitement hyalins. La rame externe, recouvrante, rigide, armée de soies plumeuses robustes est, avant tout, un organe de propulsion : son rôle branchial est pratiquement nul.

G. — Organes excréteurs et glandes.

Les organes ou tissus jouant chez les *Gnathiidæ* un rôle excréteur sont au nombre de quatre :

- 1° Les « reins » proprement dits (glande maxillaire) ;
- 2° Les cellules de ZENKER ;
- 3° Les néphro-plagocytes ;
- 4° Les lymphocytes.

Comme cela était à prévoir, les Gnathiidés possèdent une glande maxillaire typique et bien développée quoique de petite taille (figs, 68/7, 69/ *a-b*, 70/3-6, 78 *h*, 81 C). Le rein maxillaire occupe la partie inféro-postérieure du céphalon, entre l'œsophage (et le tentorium) et le tégument sternal. Sa structure est identique chez la larve et les adultes : comme chez les autres Isopodes la glande comprend un sac coelomique et un conduit néphridien, très simple, sans circonvolutions, entourant simplement le sac. Celui-ci est revêtu d'un épithélium syncytial bas et ondulé, à contour interne mal défini, à protoplasme spumeux, à noyaux normaux, orbiculaires. Le revêtement interne du conduit néphridien est également un syncytium, mais celui-ci est très régulier, bas, d'épaisseur constante, avec de longs noyaux aplatis ; le protoplasme est caractérisé par des granulations disposées en stries radiaires, mais on n'observe jamais avec la même netteté que chez les Isopodes normaux, la différenciation d'une intima striée très épaisse.

Chez la larve jeune il est aisé de découvrir le débouché de la glande maxillaire, au bord externe de la maxille, par un orifice ovalaire, transverse et très bien défini de $6 \times 4 \mu$. Il est évident que chez la pranize âgée et chez les adultes le point de débouché de la glande, bien qu'il n'ait pas été observé, est le même.

Il n'est pas certain que les *Gnathiidæ* (ni peut-être aucun Isopode ou Tanaïdacé) soient munis de reins antennaires, même vestigiaux. DOHRN (1870) signalait une glande antennaire chez la pranize. Chez l'embryon presque à terme on aperçoit en effet, assez facilement, en examinant la face sternale du céphalon, au-dessous des insertions antennaires, une masse globuleuse, à aspect morulaire. Je n'ai jamais aperçu de canal efférent à cet amas cellulaire, que j'ai retrouvé, sur des coupes, chez la pranize âgée et la femelle ; sur son existence possible chez le mâle je ne puis me prononcer. Je doute non seulement que cette glande représente une néphridie fonctionnelle, mais même de l'homologie de cet appareil avec le rein antennaire des Amphipodes et des Décapodes (Cf. GIESBRECHT, 1914, p. 162).

On désigne sous le nom de « glandes de ZENKER » chez les Isopodes, des organes clos qui se différencient dans le corps gras et se chargent de concrétions d'urates : les produits d'excrétion sont soustraits au courant circulatoire mais ne sont pas évacués au dehors ; ils'agit donc de reins d'accumulation, nuls chez les individus nouvellement éclos et se développant avec l'animal.

La fonction de ces appareils, découverts par ZENKER en 1854 chez un

Asellus (probablement *A. aquaticus* L.), est prouvée par les expériences de MAX WEBER, en 1879, sur *Asellus cavaticus* SCHIOEDTE, qui y trouve des sels uriques. « Der Fettkörper, dit MAX WEBER deux ans plus tard (*Arch. Micr. Anat.*, XIX, 1881, p. 610) ist mithin im Stande als nierenartiges Organ zu funktionieren, indem er dem kreisenden Blute diese deletären Salze entnimmt und in seinem Gewebe aufspeichert ».

Des organes analogues, à concrétions, se rencontrent, non seulement chez tous les Isopodes dont l'anatomie a été étudiée, et chez les Tanaïdacsés, mais chez un grand nombre d'Arthropodes terrestres. La fonction excrétrice du corps gras — en plus de son rôle d'accumulateur de réserves — apparaît très générale et ces formations excrétrices sont morpholo-

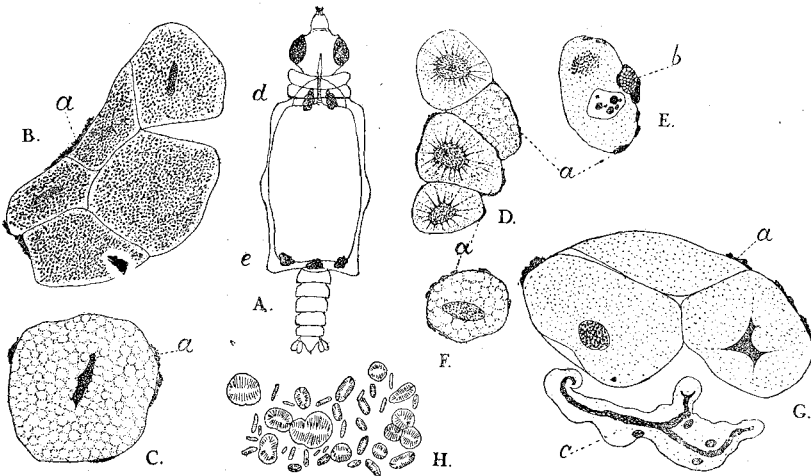


FIG. 81. — *Paragnathia formica*.

A. Pranize, vue dorsale. — B. Cellules de ZENKER, groupe antérieur de femelle ovigère. — C. *Asellus aquaticus*, une cellule de ZENKER pléale. — D. Groupe antérieur jeune d'une pranize. — E. Une cellule de ZENKER de pranize à chromatine fragmentée. — F. Une cellule de ZENKER de pranize, groupe antérieur. — G. Coupe transversale du groupe postérieur d'une pranize. — H. Concrétions des cellules de ZENKER (a, pigment; b, muscle; c, vésicule intestinale; d, groupe antérieur; e, groupe postérieur).

giquement très analogues; les cellules à concrétions des nymphes de guêpe, figurées par ANGLAS (*Bull. Sc. France et Belg.*, 34, 1900, pl. XXII, fig. 61) possèdent exactement l'aspect et la structure d'une glande de ZENKER, telle qu'on en voit par exemple sur une coupe du pléon d'un Aselle. On trouve des formations analogues non seulement chez beaucoup d'Insectes, mais dans le corps gras des Myriapodes: chez les Insectes d'ailleurs, la fonction rénale n'est parfois que temporaire et n'intervient que pendant la métamorphose, durant la transformation des tubes de MALPIGHI.

Chez les Oniscides les glandes de ZENKER ont été bien étudiées par MAX WEBER et NIEMEC. Le premier insiste sur le fait, morphologiquement important, que le corps gras possède dans toute son étendue la capacité de différencier des cellules excrétrices et que la disposition des glandes de ZENKER est fonction de celle des autres organes, puisqu'elles ne pourront se développer que là seulement où la place matérielle leur en sera laissée. Chez *Trichoniscus*, par exemple, on trouve deux longues traînées parallèles de cellules à concrétions, dans le péréion et, dans le pléon où ne parviennent pas les tubes entériques, un véritable réseau de cellules de ZENKER, morcelé par les insertions musculaires. NIEMEC, le premier, étudie et reconnaît la constitution histologique de ces organes, formés d'unités cellulaires de très forte taille, à l'intérieur desquelles se déposent les urates.

Chez les *Gnathiidæ* les reins d'accumulation (fig. 81 A-B, D-H) se présentent sous l'aspect d'amas arrondis que l'on distingue à l'œil nu, ou avec un très faible grossissement, comme formés de globules accolés : chacune de ces sphères représente une cellule unique. Des raisons mécaniques — celles que signalait MAX WEBER pour rendre compte de la disposition des glandes de ZENKER chez les *Trichoniscides* — répartissent en deux groupes péréiaux celles des *Gnathiidæ* ; ce refoulement des éléments excréteurs aux parties antérieure et postérieure du péréion est en effet causé par la distension de la partie moyenne de ce dernier par le réservoir intestinal.

1° Le *groupe antérieur*, situé à la limite des II (4^e) et III (6^e) segments, formé de deux amas symétriques, n'existe que chez la larve et la femelle.

2° Le *groupe postérieur*, situé à la partie postérieure du V (7^e) segment, formé de trois amas (un médian et deux latéraux, symétriques) existe chez la larve, la femelle et le mâle.

Outre ces groupes principaux on peut rencontrer dans des cellules isolées du tissu conjonctif un dépôt de concrétions analogues, preuve que ce tissu possède, sur toute sa longueur l'aptitude à la différenciation excrétrice, dont les causes mécaniques ne permettent le développement qu'aux deux extrémités du péréion.

Les organes de ZENKER sont noirs par transparence, d'un blanc de craie en lumière réfléchie. Leurs cellules, lorsqu'elles ont fonctionné et sont âgées, sont bourrées d'une poussière de concrétions de sels uriques, très réfringentes, insolubles dans l'eau, l'alcool, le toluène, les acides chlorhydrique et acétique mais détruites par la potasse et l'acide azotique.

Les concrétions sont de petite taille (jusqu'à 5μ) et appartiennent à deux formes extrêmes, réunies par des intermédiaires : 1° un type bacilloïde, en bâtonnet, plus ou moins allongé, à extrémités arrondies. Sur ces éléments on distingue deux courtes lignes (une par extrémité) semblant les marques discontinues d'une ligne longitudinale, et des stries perpendiculaires à l'axe ; 2° un type plus ou moins sphérique, avec stries radiaires

et l'indication d'une ligne équatoriale ; deux ou trois sphères sont souvent soudées (fig. 81 H).

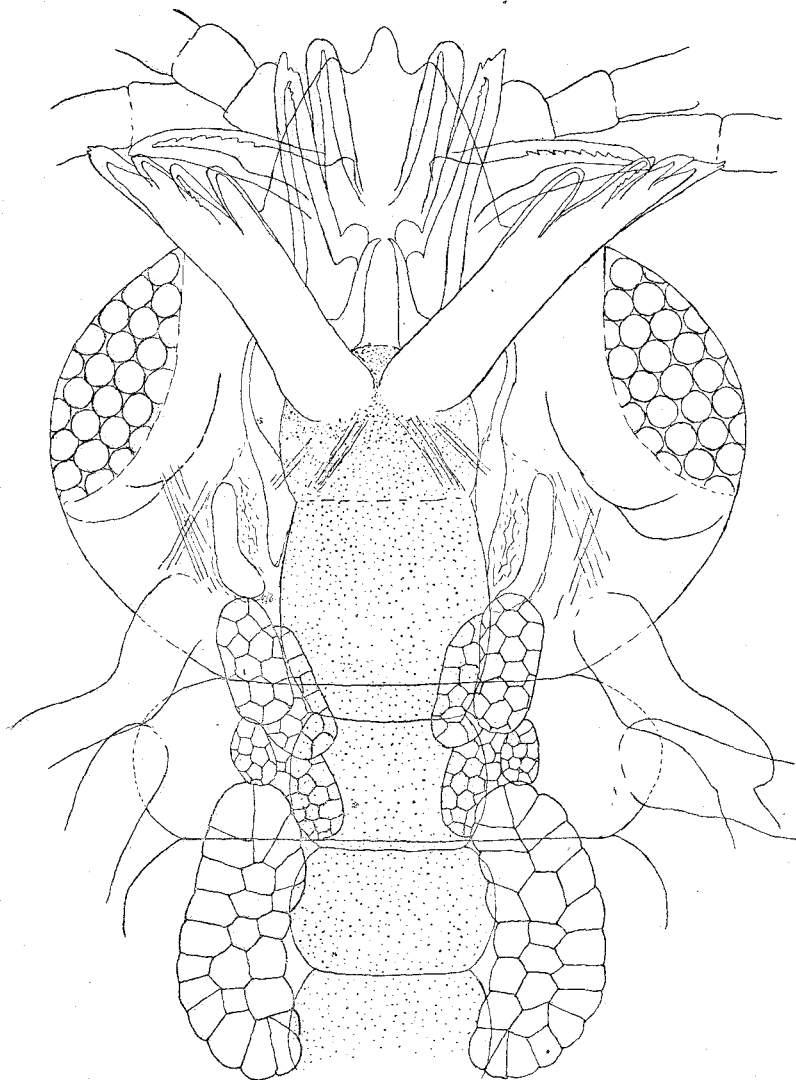


FIG. 82. —*Paragnathia formica*, embryon avant la dernière mue, partie antérieure, face sternale.

WEBER avait déjà, chez les Trichoniscides, aperçu le polymorphisme des concrétions, puisqu'il signale à la fois des corpuscules allongés, pointus aux deux bouts, en forme de pierre à aiguiser et d'autres arrondis.

Outre le dépôt des concrétions, les cellules de ZENKER sont caractérisées par :

1° Une taille énorme. Ce sont des cellules géantes (les plus grandes de tout l'organisme avec les ovocytes) ;

2° Un protoplasma réticulé. C'est sur des éléments jeunes non encore envahis de sels uriques que l'on observe un réseau intracellulaire très net dont les mailles circonscrivent des espaces circulaires ;

3° Un noyau polymorphe. Si l'élément jeune a un magnifique noyau piqueté de granulations de chromatine, ce dernier est peu à peu écrasé par la pression du réseau protoplasmique et il acquiert les formes les plus bizarres, étant aplati, allongé, plus ou moins étoilé et possédant un contour décrivant une série d'arcs de cercle, empreinte du contenu du protoplasma ;

4° Le dépôt périphérique de pigment. A la surface des cellules se dépose une couche discontinue de pigment dans l'enveloppe conjonctive ; ce pigment noirâtre par transparence, contribue avec les concrétions, à rendre opaque les organes de ZENKER. Il n'est pas sans intérêt de signaler, une fois de plus, un rapport d'immédiate contiguité entre un organe excréteur et un dépôt pigmentaire, produit de déchet, excrémental.

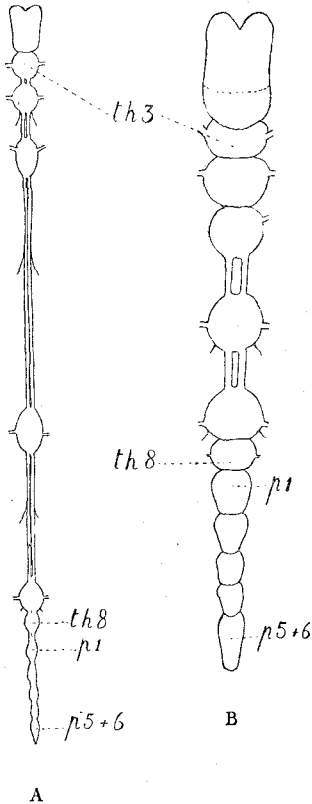


FIG. 83. — *Paragnathia formica*.
A. Chaîne nerveuse ventrale de femelle. — B. Chaîne nerveuse ventrale d'embryon.

Ces cellules sont disposées de chaque côté du cœur, en guirlande, et forment une lame que l'on observe par la tranche, allongée rostro-caudalement sur une coupe coronale et dorso-ventralement sur une coupe transversale.

La forme des néphrocytes est très variable : à côté de cellules normales, arrondies, on en trouve d'autres fusiformes, étirées ; leur taille varie de

La partie postérieure du péreion et le pléon des Gnathiidés contiennent un type particulier de cellules conjonctives, à rôle excréteur, et joignant à celui-ci, d'après BRUNTZ, une fonction phagocytaire (néphro-phagocytes).

8 à 32 μ . On trouve dans leur protoplasme des boules d'excrétion de différentes tailles.

Il existe dans la tête de la pranize quelques grosses cellules situées sous le bord frontal et qui offrent beaucoup d'analogie avec les néphrocytes péricardiques.

LES GLANDES DE WAGNER.

En l'honneur du patient observateur qui les a découvertes (1) je propose de nommer « glandes de WAGNER » des organes très répandus chez les *Gnathiidae* et dont l'existence et la répartition fournissent parfois d'utiles caractères taxonomiques.

Chez beaucoup d'espèces de *Gnathia* (*G. vorax*, *G. venusta*, etc.) on rencontre, dans le méropodite des deux derniers péréiopodes de la pranize et du mâle, une série linéaire de quatre grosses cellules glandulaires situées sous le bord inférieur de l'article, et occupant la totalité — ou presque -- de la longueur de ce dernier. La rangée de glandes est placée entre le tégument et le faisceau adducteur du carpopodite. Le rouge neutre, en coloration vitale, met en évidence le noyau des cellules et dans leur protoplasme des granulations en nombre variable.

Chez *Paragnathia* il n'existe pas de glandes de WAGNER aux péréiopodes postérieurs. Le mâle est seul à posséder des glandes dans les appendices péréiaux, et celles-ci sont localisées dans les péréiopodes antérieurs, I et II. Elles n'ont pas l'aspect régulier des glandes postérieures et se composent d'un nombre considérable de cellules glandulaires réparties dans la portion distale de l'ischiopodite et le méropodite. A la base de la saillie tronquée de cet article, on aperçoit une série de pores très fins qui sont, sans aucun doute, les orifices de la glande.

GLANDES « SALIVAIRES ».

Malgré l'impropriété du terme puisqu'on ignore non seulement le rôle mais même l'aboutissement de ces organes, je signalerai sous ce nom un groupe de glandes qui se trouvent immédiatement en arrière du céphalon, dans les deux premiers somites péréiaux libres.

Ces glandes, bien développées chez la larve et le mâle, semblent entièrement absentes chez la femelle.

Leur nombre est difficile à préciser, tant les différentes glandes sont voisines les unes des autres. Chez la pranize (fig. 82) j'en ai distingué 5 paires mais jamais plus de trois chez le mâle, où elles ont une coloration vert-pâle.

(1) WAGNER (1869, p. 138).

Chaque glande, plus ou moins ovulaire ou piriforme possède un canal excréteur qui peut porter un petit renflement ovoïde : j'ignore encore le point de débouché de ces canaux ; il est vraisemblable qu'ils aboutissent au tube digestif, par exemple à l'œsophage ou aux pièces buccales.

Les différentes paires de glandes sont de taille inégale. Quant à leur structure, dans le détail de laquelle je n'entrerai pas, il semble qu'elle soit semblable à celle des « glandes en rosette » des autres Isopodes qui sont, on le sait, non des glandes acineuses mais des glandes unicellulaires.

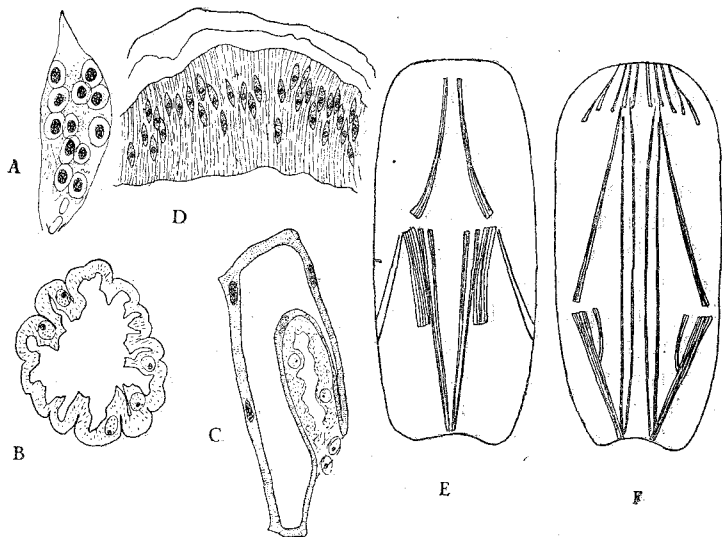


FIG. 84. — *Paragnathia formica*.

A. Organes globuligène pleal, ♂. — B. Coupe de l'intestin, ♂. — C. Glande maxillaire, ♂. — D. Hypoderme d'un point de la région péricardiale ventrale, pranzie. — E. Principaux faisceaux musculaires dorsaux de la dilatation péricardiale, pranzie. — F. *id.* ventraux.

H. — Organes génitaux.

Les rares auteurs qui ont fait allusion à la morphologie des *Gnathiidæ* sont d'accord pour leur reconnaître des caractères très particuliers dans les modalités qui accompagnent le développement des embryons. Aucun cependant ne paraît avoir reconnu la viviparité véritable de certains de ces Pécaricides (œufs évoluant jusqu'à l'éclosion dans les ovaires transformés en utérus) (1).

La division classique en organes génitaux primaires (glandes sexuelles

(1) Le comportement sexuel des Cumacés est encore mal connu ; peut-être est-il analogue à celui de quelques Gnathiidés ?

et conduits mettant celles-ci en rapport avec l'extérieur) et secondaires (organes de la copulation, l'incubation et de la parturition) est artificielle mais commode ; nous l'utiliserons ici.

I. — ORGANES GÉNITAUX PRIMAIRES.

I. — *Chez la femelle.*

1° *Ovaires.* — Les ovaires jeunes sont deux longs cordons (1) qui s'étendent du 3^e au bord postérieur du 6^e somite périal libre, dorsalement au tube digestif, entre celui-ci et le groupe de 3 vaisseaux artériels qui parcourent médio-dorsalement dans toute la longueur la partie dilatée du péréion pranizien (fig. 86).

Des tractus conjonctifs rattachent les ovaires aux organes environnants : outre les ligaments suspenseurs antérieur et postérieur, des adhérences unissent sur toute sa longueur la tunique conjonctive de l'ovaire au corps gras, aux artères, etc.

Les deux cordons ovariens, légèrement renflés à leur partie antérieure, peuvent contracter entre eux des soudures sur la ligne médiane. Il n'y a généralement qu'une soudure — celle-ci paraissant constante — immédiatement en arrière des renflements claviformes antérieurs, mais on peut en trouver d'autres, soit en avant, soit en arrière du point de départ du spermiducte, parfois à l'extrémité postérieure. Il est très rare de trouver sur un même individu, simultanément, trois soudures.

La longueur des ovaires, chez une pranize de taille normale est d'environ de 2 mm. Leur largeur est naturellement excessivement variable, corrélative de l'état d'évolution des œufs : les plus jeunes ovaires observés ont une largeur de 0,046 mm. ; à mesure que les ovocytes se chargent de vitellus et grandissent, ils se distendent, gagnent de plus en plus vers les côtés et remplissent finalement, en pratique, toute la cavité des segments périaux III-V : la femelle, démesurément gonflée, n'est plus alors qu'un sac à œufs.

La constitution histologique de l'ovaire appelle quelques remarques. On distingue deux tissus distincts, la tunique conjonctive et ses dérivés folliculaires et d'autre part le tissu germinatif.

Dans un ovaire jeune d'Isopode, en cours de différenciation, on trouve, outre des ovocytes à des stades variés de développement des cellules —

(1) L'épithète « tube ovarien », si elle peut convenir au cas général (Oniscides, *Asellus*, etc.) où il existe plusieurs pontes successives et où les œufs sont effectivement pondus et accomplissent un trajet dans la lumière de l'ovaire, ne saurait être employée pour *Paragnathia* où les œufs conservent la même position durant tout le développement et où on ne peut par conséquent observer l'organe vide, tubulaire.

ou tout au moins des noyaux — abondantes, de la signification desquelles je ne préjuge pas, et qui, entourant les ovocytes, leur constituent des follicules et leur secrètent un chorion.

VAN BENEDEN, qu'un rapprochement malheureux avec le cas des Vers plats pousse à distinguer dans l'ovaire des Crustacés deux régions bien

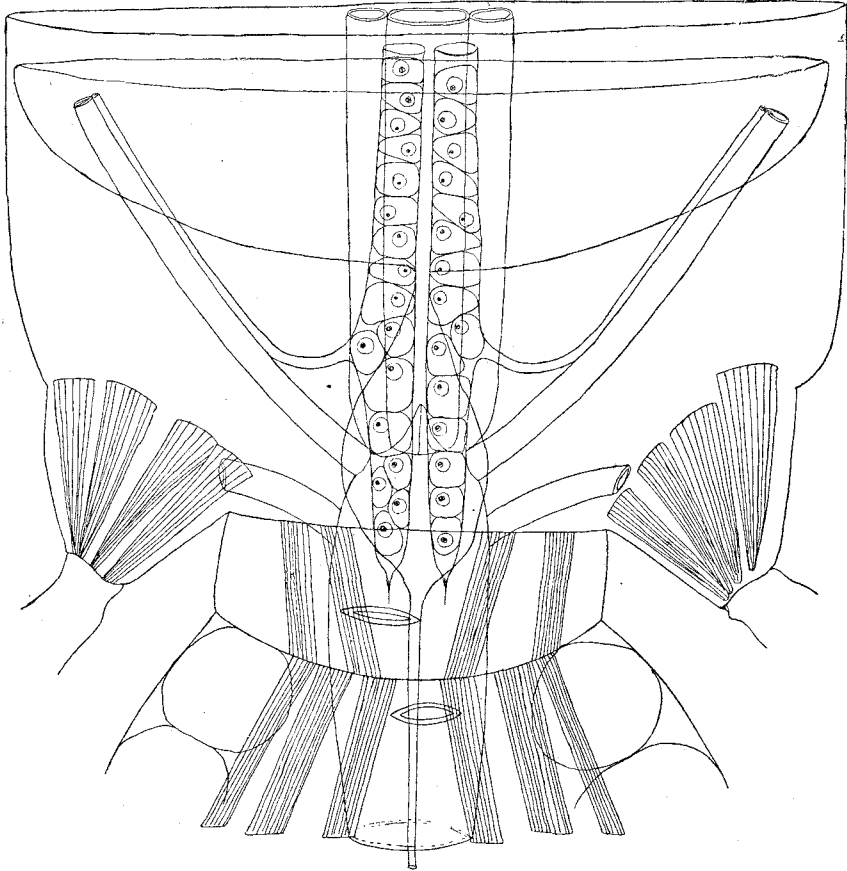


FIG. 85. — *Paragnathia formica*, larve, aspect semi-schématique de la jonction du péréjon et du pléon (le corps gras, les néphrocytes péricardiques et les cellules de ZENKER ne sont pas figurés, pour plus de clarté), montrant les ovaires et le spermiducte, l'aorte principale et les trois paires d'artères thoraciques, la vésicule intestinale, le rectum et le cœur.

définies, *germigène* et *vitellogène*, assure que l'on doit considérer dans l'ovaire d'*Asellus* :

1° Un *germigène*, zone germinative, formant une bande latérale externe, placé immédiatement sous la *tunica propria* et renfermant uniquement

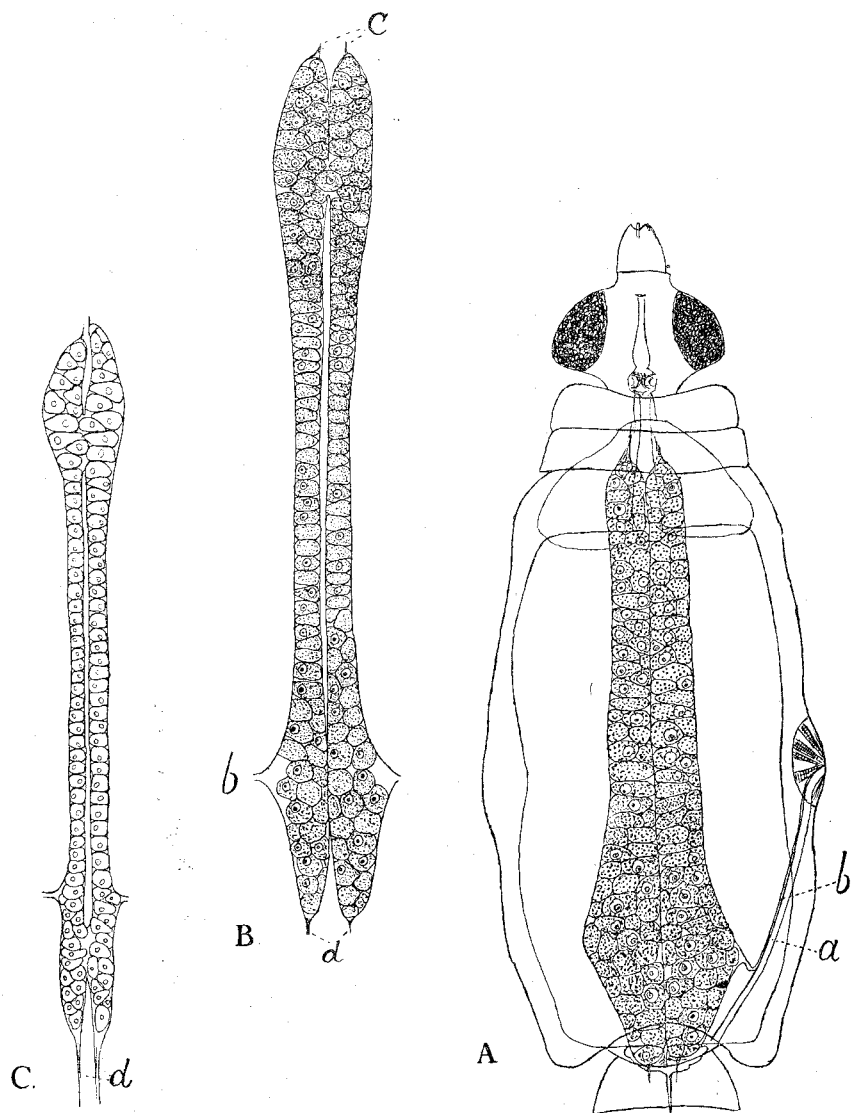


FIG. 86. — *Paragnathia formica*, larve.

A. Ovaires en place. — B. Ovaires isolés, à une suture. — C. Ovaires de 2,4 mm., à deux satures (*a*, artère du périopode IV; *b*, spermiducte; *c*, ligaments antérieurs; *d*, ligaments postérieurs).

des noyaux ovulaires et des œufs à des stades divers de développement : « les parois du germigène sont dépourvues d'un épithélium proprement dit » ;

2° Un vitellogène, zone de l'ovaire où les ovocytes se chargent de vitellus ; ce vitellogène est pourvu d'un épithélium continu, qui le sépare du germigène et envoie entre les œufs des proliférations folliculaires qui les séparent les uns des autres (1).

L'étude approfondie de LEICHMAN sur l'ovogenèse du Sphérome et de l'Aselle, le conduit (2) à des conclusions différentes ; il affirme l'absence, sous la *tunica propria*, de tout épithélium ovarien et la différenciation du follicule au dépens de cellules ayant avec les ovocytes une communauté d'origine : la zone germinative. Le follicule est donc une formation appartenant aux œufs et non à la paroi ovarienne.

Fondée elle aussi sur une étude histologique détaillée, l'opinion de NIEMEC concernant l'ovaire des Oniscides est en opposition formelle avec celle de LEICHMAN puisque l'auteur tchèque considère l'ovaire comme revêtu d'un épithélium, qui en envoyant entre les œufs des « lames de tissu conjonctif épithélioïde » les sépareraient entièrement les uns des autres ; les ovocytes seraient donc entourés d'un follicule formé de deux éléments différents, à l'extérieur la paroi épithéliale ovarienne et, au contact des autres œufs, l'épithélium lamellaire. Le fait que chez un individu qui a pondu l'épithélium subsiste, fournit à NIEMEC la preuve que celui-ci est permanent et appartient bien à la paroi : mais nous ignorons combien de temps, avant de se résorber, se maintient l'épithélium folliculaire ; il est facile en dilacérant avec soin un ovaire durci d'Oniscide de pouvoir extraire l'œuf de son follicule, celui-ci restant en place. Un phénomène analogue pourrait se produire, lors de la ponte, à la rupture des follicules continuant quelques temps encore à tapisser la paroi ovarienne ?

La question n'est donc pas résolue et mériterait d'être reprise.

Dans l'ovaire de *Paragnathia* il n'est pas possible de distinguer une zone germinative externe d'une lumière ovarienne interne où s'accumulent les œufs pour être simultanément pondus. Cette morphologie est en rapport avec la ponte et la multiparité de l'espèce, nécessitant une production périodique d'œufs au dépens d'une zone germinative qui subsiste après chaque ponte pour préparer la suivante par une nouvelle prolifération. Ici la femelle est unipare : tout l'ovaire doit être considéré comme une zone germinative.

(1) VAN BENEDEN affirme que la tunique conjonctive prend part à ces formations folliculaires.

(2) LA VALETTE avait déjà attribué une origine commune aux œufs et aux cellules folliculaires.

La tunique conjonctive est mince ; les noyaux sont volumineux (c. 12μ). J'ai la conviction qu'aucune épithélium ovarien n'existe et que les follicules, parfois très apparentes sur l'ovaire frais et que l'on retrouve sur les coupes, sont dus à l'insertion, entre les œufs, de lames appartenant à la tunique conjonctive.

Le nucléole de l'œuf est rarement plein ; il est très généralement creusé de vacuoles claires, plusieurs petites ou parfois une seule vaste, réduisant le territoire chromatique à un anneau. Quelquefois il y a deux nucléoles.

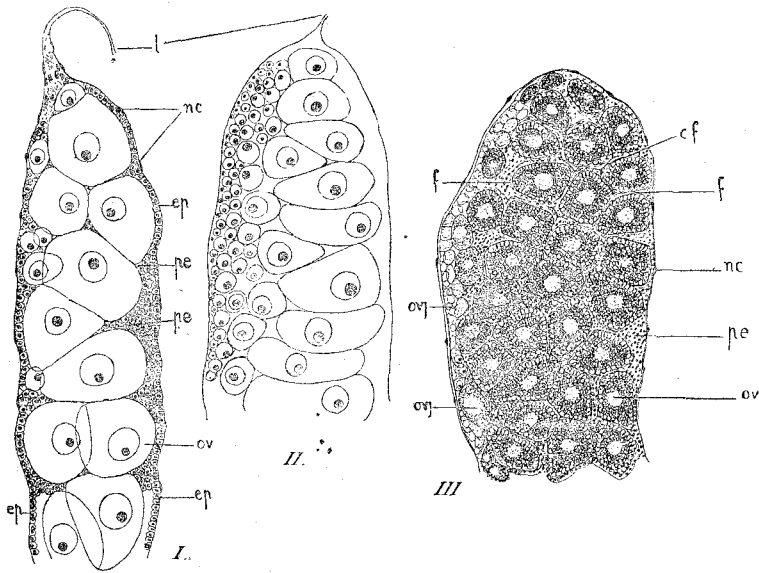


FIG. 87.

I. *Porcellio (Porcellionides) pruinosus*, ovaire. — II. *Asellus aquaticus*, ovaire. — III. *Porcellio scaber*, ovaire (*ep*, épithélium de la paroi ; *pe*, proliférations épithéliales ; *f*, follicule).

Le vitellus apparaît dans le protoplasme opaque sous forme de gouttelettes fortement réfringentes, d'un beau jaune qui donne aux pranizes âgées et aux jeunes femelles une teinte caractéristique. Dans d'autres espèces le vitellus peut être coloré en vert ou rouge (*vide* WAGNER) ; chez *Gnathia maxillaris*, il peut varier du jaune au rose saumon.

Sa couleur est, en tous cas, indépendante de la nourriture de la pranize et est — au moins chez *Paragnathia* — absolument constante, alors que la teinte du réservoir intestinal pranizien est éminemment variable ; peut-être la couleur du vitellus pourrait-elle parfois fournir des caractères spécifiques ?

Peu en avant de l'extrémité caudale de l'ovaire, de la face externe de celui-ci, part un conduit étroit (spermiducte) qui, d'abord transverse, s'accôle bientôt à l'artère pédieuse du 4^e péréiopode et aboutit à la base de ce dernier.

Il est délicat de trouver un terme exact pour désigner cet organe, qui est évidemment homologue de l'oviducte des Isopodes normaux. Il semble cependant difficile de nommer ainsi un appareil qui en l'absence de toute ponte ne sert pas à l'évacuation des œufs fécondés mais seulement à l'introduction des spermatozoïdes. On sait que cette dernière fonction est dévolue, chez les Oniscides, à un conduit particulier (*receptaculum seminis*) qui part de l'ouverture génitale, se termine en cul-de-sac et n'entre en communication avec l'oviducte qu'après la copulation : le terme de « réceptacle séminal » serait ici impropre puisqu'il s'agit d'une formation toute différente, d'un oviducte vrai, mais d'un oviducte qui, malgré son nom, ne serait pas utilisé pour la ponte. Le terme de vagin, qui pourrait être employé avec avantage pour désigner l'oviducte des Crustacés vivipares, évoque de façon malheureuse le cas tout différent des Vertébrés et des Scorpionides où l'organe ajoute à sa première fonction (introduction des spermatozoïdes) une seconde (passage des embryons à terme lors de la parturition). Le terme de *spermiducte* semble s'appliquer parfaitement au cas de *Paragnathia*.

Il importe en effet de distinguer, pour remédier à la confusion des termes, parmi les conduits génitaux susceptibles de mettre l'ovaire en rapport avec l'extérieur les appareils suivants :

I. — Conduit non ectodermique (= oviducte *s. lat.*) servant chez les espèces :

1^o *Ovipares* ;

a) A la ponte seule (chez les types où le *receptaculum seminis* entre en relation directe avec l'ovaire, p. ex. : *Trichodactylus* [Acarien], *Smerinthus populi* [Lepid.]) ou à la copulation (au moins par sa partie profonde, du *receptaculum* à l'ovaire) puis à la ponte (cas général : *Asellus*, *Carcinus* ; également *Sauropsidés*)

= Oviducte *sens. str.* ;

2^o *Vivipares* ;

a) Successivement à la fécondation puis à la parturition, p. ex. *Scorpionides*, *Mammifères*.

= Vagin ;

b) Uniquement à la fécondation, la parturition s'effectuant par une ouverture particulière, p. ex. *Paragnathia*.

= Spermiducte.

II. — Conduit ectodermique servant à la copulation, s'ouvrant (par-

fois temporairement) dans l'oviducte et à l'extérieur par une ouverture (pore copulateur) coïncidant généralement avec l'ovipore .

= *Receptaculum seminis*.

L'union du spermiducte et de l'ovaire se fait chez *Paragnathia* par une région intermédiaire en entonnoir ; chez la femelle adulte la morphologie de cette région est assez différente : le point d'insertion du spermiducte sur l'ovaire (devenu utérus !) est, au lieu de postéro-latéral, antéro-ventral ; l'union des organes se fait par un appareil en forme de

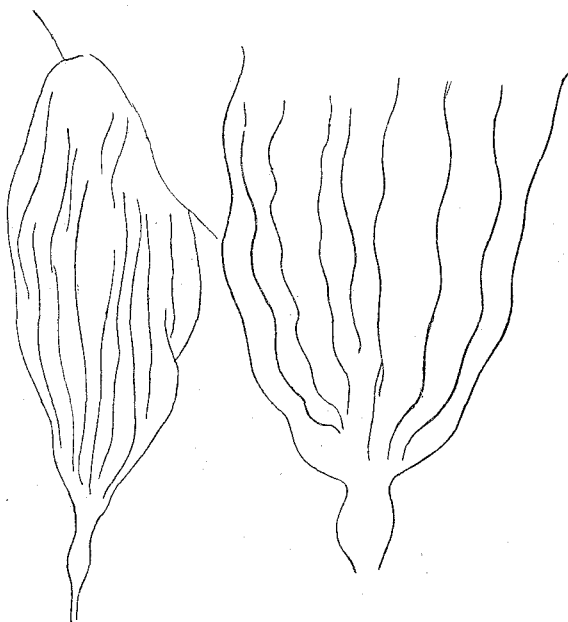


FIG. 88. — *Paragnathia formica* ♀. Cloches utérines.

cloche tubulaire si bien que l'on trouve : 1° l'utérus ; 2° la « cloche » utérine avec ses plis longitudinaux ; 3° après une constriction une petite dilatation ; 4° le canal normal du spermiducte.

S'il est évident que le spermiducte s'ouvre à la base de la 4^e paire de périopodes, il ne m'a jamais été possible d'apercevoir l'orifice lui-même.

Malgré l'étrangeté du fait il faut admettre que l'orifice génital externe, utilisé pour la fécondation, n'a encore jamais été observé chez aucun Gnathiidé.

Deux auteurs cependant, décidés à découvrir cet orifice, prétendent l'avoir trouvé mais l'un et l'autre lui attribuent un emplacement qui constituerait parmi les Malacostracés une invraisemblable exception. S'il

existait un orifice génital femelle, c'est à la base des 4^e péréiopodes qu'ils se trouverait et non à la base de la dernière paire !

WAGNER (1866) affirme que l'oviducte s'ouvre « en dehors près de la base de la 5^e paire de pattes par une fente longitudinale ». Dans son manuscrit (1869) il précise ces notions : « les orifices géniteaux ou les vulves sont placées près de base des pieds de la cinquième paire... chacune de ces ouvertures représente une sorte de boutonnière courbée au milieu presque en angle droit. Les bords de cette boutonnière sont entourés d'un bourrelet. Dans leurs partie antérieure ces bords s'écartent et laissent l'ouverture béante ; dans leur partie inférieure ils s'approchent et vont presque parallèlement au bord postérieur du segment. » A la légende des planches on retrouve la mention de ces orifices, « les vulves » (pl. IV, fig. 2 b), « l'orifice de la vulve » (pl. V, fig. 7 a). Où trouver l'origine d'une pareille erreur ? Il est évident que ce que WAGNER a pris pour une fente en « boutonnière » entourée de « bourrelets » doit simplement être l'appareil articulaire complexe du 5^e péréiopode avec ses trabécules et ses saillies chitineuses.

HESSE n'a pas manqué de faire une erreur analogue, dans son second mémoire, après avoir été plus réservé dans le premier ; « l'orifice vaginal, écrit-il (1874, p. 8), se trouve placé à la base de l'article fémoral de la dernière patte ambulatoire ». Ce prétendu orifice est même figuré, pl. 21, fig. 4. Ici encore il est bien probable que c'est un élément de l'articulation coxo-basale qui aura donné lieu à cette méprise.

2. — Chez le mâle.

Comme WAGNER le reconnaissait déjà en 1869 (p. 144) les organes génitaux mâles comprennent les parties suivantes, paires sauf la dernière : 1^o testicule ; 2^o canal déférent ; 3^o vésicule séminale ; 4^o pénis.

1^o *Testicules*. — Placés dorsalement, entre les cæcums entériques et le tégument, de chaque côté de l'aorte, les testicules sont, comme chez les Tanaïdacs, les Anthuridés et les Epicarides, simples et non composés de diverticules au nombre de trois (Isopodes normaux). Le testicule de *Paragnathia* logé dans le 3^e somite péréial libre est de taille très réduite : 0,02 × 0,1 mm. ; il a l'aspect, plus ou moins accusé suivant les échantillons, d'un haricot, d'un rein ou de deux sphères accolées et soudées. Le canal déférent part de la région caudale de l'organe. J'ai observé une fois un cas de soudure médiane entre les deux testicules, fait tout à fait exceptionnel, mais indiquant cependant pour la glande mâle une tendance analogue à celle que manifeste la glande femelle.

2^o *Canaux déférents et vésicules séminales*. — Les canaux déférents d'abord dorsaux plongent, à la partie postérieure du péréion, obliquement en profondeur pour aboutir au pénis. Ce sont des conduits étroits

(c. 0,16—0,26 mm. de diamètre). Leur partie terminale comporte un renflement ovoïde, fusiforme, toujours bourré de spermatozoïdes, et que l'on doit considérer comme une vésicule séminale.

L'épithélium des canaux déférents est composé d'éléments plus ou moins allongés, avec un noyau circulaire de 6 μ .

3° *Pénis*. — Les canaux déférents des *Gnathiidae* débouchent à la face sternale du 8^e segment périal : les orifices peuvent être assez distants ou contigus, se trouver placés sur de simples papilles distinctes, plus ou

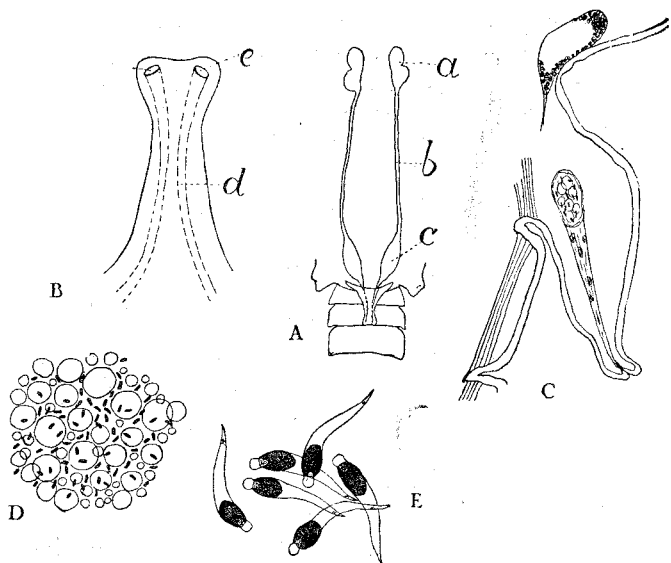


FIG. 89. — *Paragnathia formica*, ♂.

A. Organes génitaux. — B. Pénis. — C. Pénis en coupe sagittale. — D. Contenu des vésicules séminales. — E. Spermatozoïdes (a, testicule ; b, canal déférent ; c, vésicule séminale ; d, canal éjaculateur ; e, son orifice à l'extrémité du pénis).

moins saillantes, ou à l'extrémité d'un organe impair, médian, le pénis, de forme et de taille très variables (1).

Il n'existe pas la moindre raison de retenir l'hypothèse de DOHRN suivant laquelle le pénis des *Gnathia* pourrait représenter le mérome appendiculaire du somite, qui, on s'en souvient, est apode : il est évident que ce pénis est homologue de celui qui existe chez d'autres Isopodes, pourvus *en même temps* d'une paire de périopodes au 8^e segment.

Les pénis de Gnathiidés se laissent grouper en quatre catégories :

1° Type *papilliforme* : pénis très court, formant une saillie peu accusée,

(1) Les canaux déférents demeurant (? toujours) distincts jusqu'à leur extrémité.

à bords latéraux rectilignes et parallèles (sauf à la base). Ce type se rencontre chez de nombreux *Gnathia*;

2° Type *conique*. — C'est le pénis de *Paragnathia*, structure conique longue de 0,27 mm., très large à la base (0,26 mm.) puis se rétrécissant graduellement pour atteindre une largeur minima (0,05 mm.) un peu avant l'extrémité distale, dilatée, arrondie, très légèrement bilobée, large de 0,098 mm. Les canaux éjaculateurs parallèles et assez larges avant la dilatation terminale du pénis, divergent légèrement à la base de celle-ci et s'ouvrent chacun par un orifice circulaire (1) (dont la moitié libre est limitée par un bord très apparent) situé en retrait du bord distal de l'organe, sub-apicalement à la face postérieure (caudale) de celui-ci;

3° Type *linéaire*. — Ce type est répandu dans le genre *Gnathia* (*G. maxillaris*, *G. vorax*, *G. illepidata*, *G. venusta*, etc.). Le pénis est une longue tige

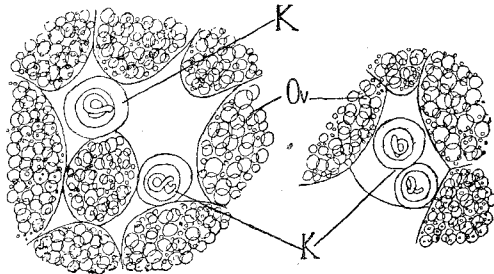


FIG. 90. — *Paragnathia formica*. Kystes de Nématodes dans l'ovaire.

grêle, étroite, à bords parallèles, à sommet arrondi. La partie distale peut être légèrement claviforme (*G. dentata*);

4° Type *foliacé-lobé*. — Le pénis de *Gnathia phallonajopsis* est si spécial qu'il doit être classé à part. C'est un organe foliacé, s'élargissant de la base au sommet, lequel comporte deux larges expansions latérales, arrondies, et une saillie médiane, plus courte, conique.

Le sperme de *Paragnathia* recueilli par dilacération des vésicules séminales ou étudié sur des coupes se montre composé de deux éléments, les spermatozoïdes et, en nombre très considérable, des sphérules réfringentes.

Contrairement au comportement général des Isopodes et même des Péracarides, le spermatozoïde de *Paragnathia* n'est pas filiforme (2).

Sa longueur totale est seulement de 6 à 8 μ . Sa forme générale rappelle celle d'un têtard. On distingue sur le spermatozoïde :

(1) Diam. = 0,011 — 0,015 mm.

(2) Les spermatozoïdes d'*Hemioniscus* sont bacilliformes, sans filament caudal (fide CAULLERY et MESNIL).

1° Un corps nucléaire ou « tête » (long. : 2 μ), de forme ovoïde ; cette région qui retient avec beaucoup de force les colorants de la chromatine est formée d'une substance homogène ; cependant, à la partie antérieure de la « tête » on remarque une plage peu étendue se colorant différemment ;

2° En avant de la « tête » un « lobe antérieur » en forme de bouton saillant, et ne prenant pas les colorants nucléaires, pas plus d'ailleurs que les colorants plasmatiques, ce qui rapproche le lobe antérieur du postérieur ;

3° En arrière de la tête un « lobe postérieur » en forme de flamme, se terminant en pointe effilée. Ce lobe, très difficile à bien voir, eu égard à son absence d'affinité pour tout colorant, même plasmatique, présente peu avant son extrémité caudale une plage plus foncée qui ne présente cependant pas d'électivité vis-à-vis des colorants de la chromatine (1).

Je n'ai jamais vu bouger les spermatozoïdes de *Paragnathia*.

Ceux-ci apparaissent noyés dans la masse de sphères énigmatiques entre lesquelles ils se groupent. La grande abondance des sphères réfringentes permet parfaitement de reconnaître dans des dissections d'animaux frais le trajet des canaux déférents et des vésicules séminales.

Cet élément se présente sous l'aspect de grains sphériques de tailles très variables (1-18 μ), insolubles dans le toluène, colorés en bistre pâle par l'acide osmique, retenant les colorants plasmatiques (éosine, vert lumière). Ce sont donc des sphérules lécithoïdes, de composition voisine sinon identique à celle des sphérules vitellines de l'œuf qui présentent des caractères analogues.

Ces éléments problématiques naissent dans le testicule, à côté des spermatozoïdes : sur leur origine cytologique je ne puis rien affirmer.

On les rencontre, mélangés aux spermatozoïdes, jusqu'à l'extrémité du pénis et il est certain qu'ils sont évacués en même temps.

Des « corps problématiques » signalés par HUET chez la Ligie (1883, pp. 336-337) et que j'ai étudiés chez ce même Crustacé sont très semblables à ceux de *Paragnathia*.

Quant au rôle et à la signification de ces éléments rien ne peut encore être précisé. La production de vitellus par la glande mâle (2) n'en est pas moins intéressante à signaler ; il n'est pas impossible que ce phénomène ne soit pas sans rapport avec les manifestations d'hermaphroditisme si fréquentes chez des Crustacés de tous les groupes (3).

(1) Il n'est pas possible de déterminer ce que WAGNER entend par ses « spermato-phores » qu'il distingue des spermatozoïdes et qu'il décrit comme des « baguettes filiformes assez longues et dilatées un peu sur un des bouts » (1869, p. 145).

(2) Normale et jeune

(3) Cf. par ex. NEBESKI (O.), Beiträge zur Kenntniss der Amphipoden der Adria (Arb. Zool. Inst. Wien, III, 1881, pp. 111-162, pl. X-XIV), BOULENGER (Ch. L.), On the hermaphroditism of the Amphipod *Orchestia Deshayesii* AUDOUIN (Proc. Zool. Soc., 1908, pp. 42-47, fig. 14). etc.

Des cas exceptionnels, assurément tératologiques, rapprochent d'ailleurs la morphologie des organes génitaux mâles de ceux de la femelle : outre la soudure testiculaire médiane signalée plus haut, il faut mentionner ici l'observation unique d'un conduit latéral transverse, donnant dans le canal déférent, au même niveau du péréion que l'abouchement dans l'ovaire, du spermiducte, et peut-être homologue de ce dernier canal.

II. — ORGANES GÉNITAUX SECONDAIRES

1. — Chez la femelle.

Lorsque la larve de *Paragnathia* se métamorphose en femelle son réservoir intestinal est déjà vidé de son contenu, dont la partie qui n'a pas participé à la constitution des réserves vitellines des œufs a passé dans les sacs entériques ; ceux-ci sont déjà repoussés vers la partie postérieure du péréion par le développement des ovaires. Toute l'évolution des embryons devant avoir lieu sur place, dans les ovaires dilatés, ceux-ci méritent dès lors le nom d'utérus. Ils occupent toute la cavité péréiale, et entourent l'intestin atrophié, réduit à un mince tractus, et la chaîne nerveuse, séparée par les utérus de la paroi somatique sternale.

Beaucoup d'incertitudes et d'inexactitudes règnent parmi les auteurs qui étudièrent le mode d'incubation fonctionnant chez les *Gnathiidæ* et qui est parfois (*Paragnathia*) probablement unique parmi les crustacés.

HESSE signale que des lames incubatrices, identiques à celles des Isopodes normaux, existent chez les Ancées : « Le dessous du thorax est remarquable en ce qu'il est recouvert, dans toute son étendue, par de larges lames ovalaires, qui partent du bord externe, pour venir se rejoindre sur la ligne médiane, et former une grande poche incubatoire dans laquelle les œufs, et plus tard les petits, sont contenus jusqu'au moment de leur dissémination, ainsi que cela a lieu dans plusieurs crustacés parasites, et notamment dans les cymothoadiens » (1864, pp. 334-255)

BATE et WESTWOOD remarquent les premiers l'anomalie du cas des *Gnathia* (1) mais ne paraissent pas avoir compris le mode de libération des larves à terme : « The ovi-pouch of this genus (*Gnathia*) appears not formed by a series of fine scales attached to the coxæ, as in the Amphipoda, but by a thin membrane, that is itself the wall of the ventral surface of the animal, which splits into scales when the embryo is ready to take its departure » (1866, p. 183).

Dans son manuscrit de 1869, WAGNER, qui étudiait à Naples les espèces qui devaient plus tard être utilisées par SMITH, reconnaît parfaitement la

(1) Qui comprend bien entendu *Paragnathia*.

constitution de la poche incubatrice ; il ne signale que trois paires de lames mais a, par contre, aperçu leur longue nervure.

DOHRN (1870) confirme l'affirmation des auteurs anglais, reconnaît que la poche à œufs s'étend non seulement ventralement mais aussi dorsalement, mais fournit de la vraie nature de la cavité incubatrice une explication inexacte : il suppose que les œufs sont contenus dans un espace

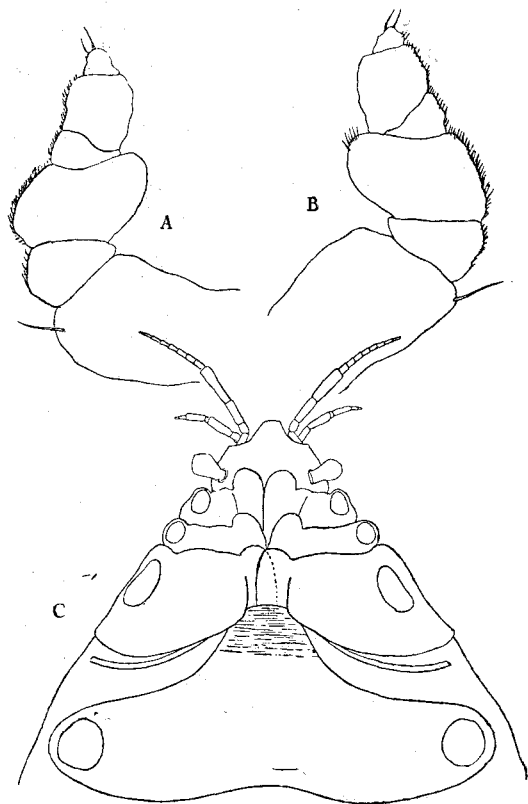


FIG. 91. — *Paragnathia formica* ♀.

A-B. Pylopodes. — C. Partie antérieure du corps (face sternale), avant la parturition.

clos, situé entre la matrix (hypoderme) et la cuticule. L'hypoderme resterait d'ailleurs, en certains points, uni à la cuticule. De cette invraisemblable hypothèse, DOHRN croit trouver une confirmation dans l'observation d'un décollement de l'hypoderme chez des pranizes mortes et rendues transparentes par la réduction du tube digestif. Cette conception des œufs se développant entre l'hypoderme et la cuticule est encore citée par VON EMDEN (1922, p. 125). L'invraisemblance de ce développement des

œufs dans un espace infra-cuticulaire résulte dans l'impossibilité qu'il y a à imaginer une voie d'accès plausible pour les œufs, des ovaires à une telle « poche incubatrice » (1).

En 1874 HESSE affirme à nouveau, à propos de son *Anceus balani* : « La poche incubatoire occupe toute la surface inférieure du thorax... les lames qui recouvrent cette enceinte sont au nombre de cinq de chaque côté ; elles ont une sorte de charnière à leur bord extérieur, qui leur permet de se soulever et de s'abaisser suivant que les œufs ou les petits qu'elle est destinée à contenir occupent plus ou moins d'espace » (1874, p. 13).

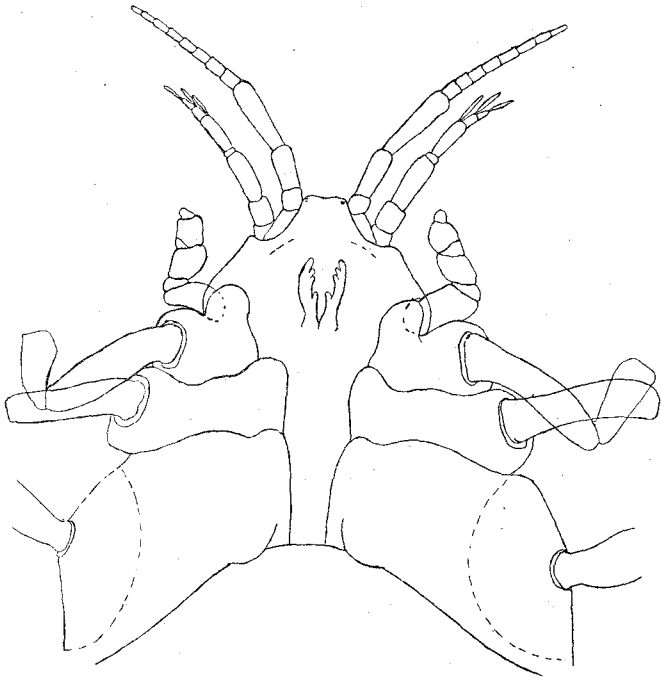


FIG. 92. — *Paragnathia formica* ♀, région antérieure du corps (face sternale) après l'écartement des oostégites et la mise en communication avec l'extérieur de l'atrium et, par lui, des utérus.

SMITH a étudié le cas de plus près (genre *Gnathia*) ; le premier il a effectué des coupes histologiques dans un Gnathiidé, mais la notion qu'il professe concernant la nature de la cavité incubatrice, pêche en plusieurs points. Il est en effet inexact de dire que :

(2) Comment expliquer que DOHRN n'ait pas reconnu les lames incubatrices du genre *Gnathia*? Aurait-il en vue, sur ce point, des femelles de *Paragnathia*, genre qui abonde à Plymouth, où DOHRN a travaillé avec SPENCE BATE? Ce n'est très certainement pas le cas pour SMITH.

1° « Il n'y a pas de poche incubatrice » (1904, p. 472);

2° « Les embryons détruisent complètement tous ses (de la mère) organes internes sauf la chaîne nerveuse et quelques lambeaux d'ectoderme ventral » (1904, pp. 471-472);

3° « Les embryons sont libérés par l'éclatement (*splitting*) de la cuticule aux points correspondant aux segments thoraciques » (1904, p. 472).

Nous verrons en effet que si les organes internes de la mère sont réduits, aucun ne disparaît et que la cuticule ne se fend nullement entre chaque somite péréal, mais qu'au contraire la parturition, a simplement lieu par écartement des lames incubatrices. Comment, si l'hémocœle était mis en rapport avec l'extérieur par une déchirure généralisée des téguments sternaux, la femelle pourrait-elle, après l'éclosion des larves, continuer à vivre des semaines, comme le reconnaît SMITH lui-même, voire des mois comme le rapporte HESSE?

D'autre part, il existe parfaitement, dans le genre *Gnathia* (seul étudié par SMITH) une poche incubatrice. Enfin la corde ventrale, tout en restant théoriquement telle, devient par suite de l'immense développement de la poche, très voisine du tégument dorsal : il est certain que dans sa figure 10, planche XIII, SMITH a pris le côté où passait la chaîne nerveuse pour la face ventrale, alors qu'il s'agit au contraire de la face opposée (1).

CAS DE *PARAGNATHIA*.

Dans une femelle contenant des embryons, une simple dissection permet de reconnaître que ceux-ci sont contenus dans les ovaires (devenus utérus) parfaitement clos (2) et ne sont nullement libres, bien entendu, dans la cavité générale. La paroi utérine externe est accolée aux téguments de la partie dilatée du péréion, toujours tapissés de leur hypoderme. Les parois utérines médiales s'accolent et enveloppent comme d'un anchon le tube digestif atrophié.

Les embryons se trouvent dans une situation exceptionnelle pour profiter (par osmose à travers la paroi utérine) des matériaux nutritifs élaborés par la mère : ils sont plus favorisés à cet égard que ceux de la généralité des Isopodes qui seraient nourris à travers la paroi interne des oostégites (LEICHMANN) ou que ceux même des Oniscides, alimentés par les cotylédons. Le cas du *Paragnathia* reproduit, au point de vue de la position (et partant de la nutrition) des embryons, par un procédé primaire,

(1) Il faut rétablir ainsi les désignations de SMITH :

Dorsal cuticle = enceinte formée par les lames incubatrices.

Ventral cuticle = cuticule dorsale.

Body cavity = cavité de la poche incubatrice.

(2) Sauf en avant, au point où ils communiquent avec l'atrium.

la disposition secondaire réalisée chez *Sphaeroma* ou *Hemioniscus* (œufs contenus dans des poches péréiales, invaginations du tégument sternal sans aucun rapport avec les ovaires).

On a admis, après SMITH, que le développement des larves dans la mère amenait une destruction de ses organes. En réalité, la dilatation extraordinaire des utérus (comme celle de la poche incubatrice vraie chez les Cymothoïdés) amène des compressions, des modifications d'emplacement, mais jamais de véritable *destruction*. L'intestin presque vide et la

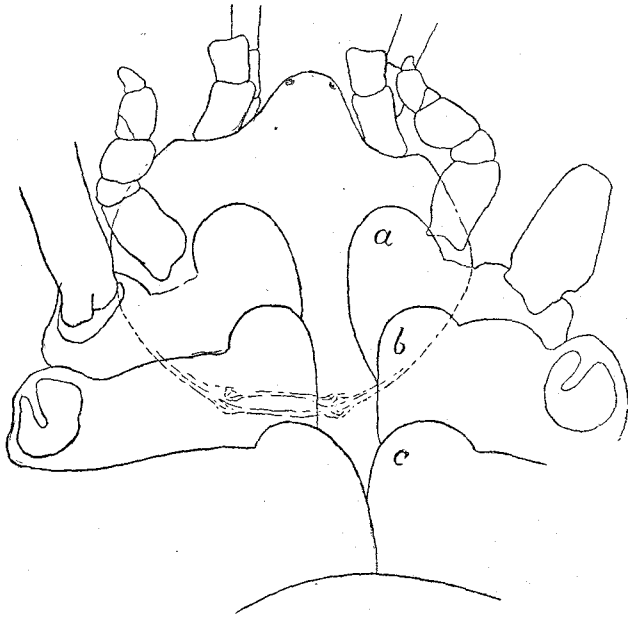


FIG. 93. — *Paragnathia formica* ♀, région antérieure du corps (face sternale), après la parturition.

(a, oostégites du segment péréial 3; b, du segment 4; c, du segment 5.)

chaîne nerveuse « ventrale » occupent une lumière étroite ménagée entre les utérus accolés et traversent en diagonale (d'avant en arrière et de haut en bas) le péréion; le fait que la chaîne ganglionnaire ne repose nullement sur la paroi sternale du péréion et se trouve exactement dans la position de la chaîne d'une femelle ovigère d'espèce à poche incubatrice normale (*Anilocra* p. ex.) mérite d'être signalé quoique sa signification ne soit pas encore éclaircie.

Bien que les œufs de *Paragnathia* ne se développent pas dans une poche incubatrice formée par le procédé normal (délimitation d'une enceinte ventrale, extérieure au corps, au moyen d'éléments épipodiaux lamel-

lares, les lames incubatrices) celui-ci n'est cependant pas entièrement absent. On rencontre en effet, dans la région antérieure, jugulaire, où s'ouvrira l'orifice de ponte, des vestiges reconnaissables quoique très réduits de lames incubatrices (figs. 91 C, 92, 93).

Si l'on examine par la face ventrale une femelle de *Paragnathia* d'où les larves viennent de s'échapper, on trouvera de part et d'autre du sillon longitudinal jugulaire et infra-céphalique ayant servi à la sortie des *pulli*, trois paires de lames incubatrices réduites, distinctes les unes des autres seulement au voisinage de la ligne médiane. En réalité, du céphalon au bord antérieur de la plaque épaissie du troisième somite périal libre, le tégument ventral vrai n'est pas visible; ce que l'on prend pour tel n'étant que la paroi des lames incubatrices.

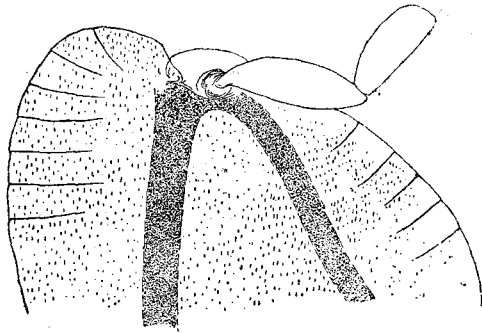


FIG. 94. — *Paranthura costana*, base d'un périopode et de son oostégite.

Des coupes sagittales et transversales (celles-ci particulièrement instructives) le prouvent et permettent les observations suivantes (fig. 72).

Il existe, dans cette région, entre la vraie paroi sternale (qui porte la bouche, et sur laquelle repose la chaîne nerveuse) et les lames incubatrices une vaste cavité, l'atrium, strictement homologue, malgré son exigüité relative, de la cavité incubatrice des formes normales.

L'atrium, à travers lequel se fait la sortie des larves, est postérieurement en communication avec l'extrémité antérieure des utérus (qui eux-mêmes sont par là en rapport l'un avec l'autre).

L'ouverture de l'orifice de ponte n'a lieu qu'au moment de l'éclosion : durant toute l'incubation l'atrium est fermé par un dispositif particulier ; les rudiments de lames incubatrices se chevauchent alternativement ; comme elles ne sont individualisées qu'aux environs de la ligne médiane et se continuent, dans le sens antéro-postérieur les unes sous les autres, il en résulte que l'on observe sur une coupe transversale une série de cloisons en chicane engrenées réciproquement. Il existe donc, comme chez les Iso-podes normaux, une communication, au moins virtuelle, entre l'atrium

(et partant les utérus) et l'extérieur; l'étanchéité du système d'obturation paraît en réalité très efficace. La découverte, chez un individu, de Nématodes libres parmi les embryons implique cependant la pénétration de ceux-ci par l'emplacement jugulaire du futur orifice de pont.

CAS DE *GNATHIA MAXILLARIS*.

Le comportement de *Gnathia maxillaris* (et vraisemblablement de toutes les espèces du genre) est extrêmement différent de celui de *Paragnathia* et conforme au cas ordinaire des Isopodes.

On trouve en effet chez *G. maxillaris* des lames incubatrices normales au nombre de 6 paires (si l'on compte comme tel le rudiment homologue de la base du maxillipède).

Les phénomènes sont très comparables à ceux qui se passent chez les Cymothoïdés par exemple. Sur des coupes transversales (fig. 71/12-14) on remarquera que la fosse infra-céphalique se continue postérieurement en une cavité incubatrice immense; une telle coupe, dans la portion dilatée du péréion, montre que la poche contenant les œufs en développement occupe presque toute la section: la cavité générale, avec ses organes, est réduite à un espace très étroit qui n'est guère apparent que sur la ligne médio-dorsale où l'on trouve côte à côte les artères, la chaîne ventrale et le tube intestinal atrophié. On a vu plus haut comment la présence des cordons nerveux dans cette région l'a fait considérer toute entière comme « ventrale » par SMITH.

La forme des lames sera révélée par des dissections et l'examen de préparations *in toto*. La lame du pylopede a été étudiée avec les appendices.

En arrière de celle-ci on en trouve quatre autres paires, portées par les péréiopodes 1-4, le 5^e et dernier péréiopode en étant dépourvu. Les 4 paires de lames proprement péréiales ont une extension très variable, les trois premières étant de tailles croissantes, la quatrième plus petite et d'une autre forme.

On distingue sur les lames 1-3 qui sont foliacées, allongées, postérieurement rétrécies, une forte nervure chitinisée bien apparente, se dirigeant, à partir de la base de la patte, obliquement et en arrière, vers la ligne médiane. La 4^e lame est transversale, à peu près quadrangulaire.

2. — Chez le mâle.

Le seul organe dont il soit possible de placer ici, avec certitude, la mention est l'*appendix masculina*.

On sait que la modification chez le mâle, de l'endopodite du 2^e pléo-

pode en organe auxiliaire de la copulation, ne semble pas admettre d'exception chez les Isopodes normaux.

Chez les Gnathiidés un petit nombre d'espèces seulement présentent un appendice copulateur, ayant, comme dans le cas général, la forme d'un élément allongé, cylindroïde, parallèle à l'endopodite qui le porte et toujours plus court que celui-ci.

Les espèces pourvues d'*appendix*, sont, à ma connaissance, les suivantes :

- Akidognathia œdipus* (fig. 120 F) ;
- A. cristatipes* (fig. 119 I) ;
- A. poteriophora* ;
- Thaumastognathia dicerus* (fig. 125 E) ;
- Gnathia consobrina* (fig. 182 E) ;
- G. philogona* (fig. 169 G) ;
- G. crenulatifrons* (fig. 154 G) ;
- G. nipponensis* (fig. 149 E).

FÉCONDATION.

Les problèmes de la sexualité chez les *Gnathiidae* n'ont été jusqu'ici que peu étudiés et partant, jamais résolus.

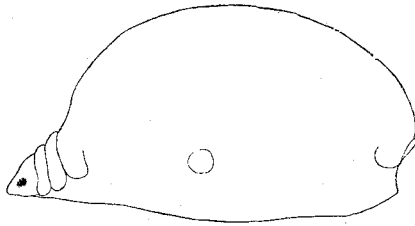
HESSE (1864, pp. 239 et 255) émet l'avis que la fécondation des femelles a lieu pendant que celles-ci sont encore à l'état larvaire, et que la métamorphose des pranizes femelles en adultes suivrait la copulation : « ... il paraîtrait que la fécondation aurait lieu lorsque les femelles sont encore à l'état de pranizes, et que même cette dernière transformation ne s'opérerait qu'après l'accomplissement de cet acte... (p. 239), ... la fécondation des ancées femelles s'accomplit lorsqu'elles sont encore à l'état de pranizes. Aussitôt que cet acte est terminé, la transformation en Ancée a lieu... (p. 255). »

SPENCE BATE et WESTWOOD (1866, p. 183) croient au contraire que la fécondation a lieu après la mue finale, entre adultes des deux sexes.

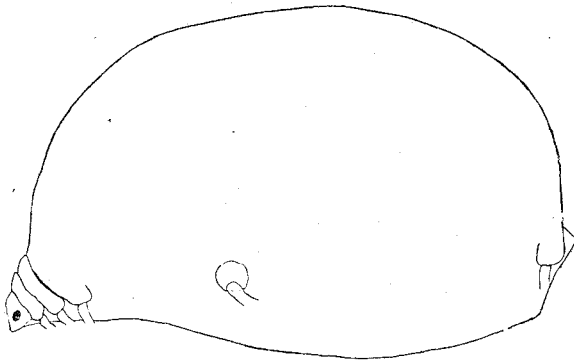
DOHRN, qui n'a pu étudier que l'anatomie des *Gnathiidae*, avoue ne rien savoir concernant la fécondation ; il faut cependant, pense-t-il, qu'elle ait lieu et il en donne pour preuve l'existence d'un pénis qui, puisqu'il existe et est exubérant, doit fonctionner par intromission (1870, p. 70).

En 1874, HESSE n'a pas changé d'avis : la fécondation s'accomplit à terre, une fois que la pranize s'est détachée du poisson, et fournit en quelque sorte à celle-ci le stimulus qui « déclanche » la métamorphose (1874, pp. 3, 6). L'auteur note aussi cette tendance au combat et à la housculade si développée chez les adultes : « Lorsqu'elles (les Ancées) sont renfermées plusieurs ensemble dans un même vase et qu'elles se

rencontrent, on les voit se culbuter, se pousser brutalement, comme si elles voulaient déblayer le passage et écarter un obstacle. Cette sorte de lutte a lieu continuellement, sans distinction de sexe, et nous avons pensé, lorsqu'elle se produit entre mâles et femelles, qu'elle pouvait être le prélude ou l'accomplissement de la fécondation, mais nous n'avons rien pu constater » (1874, p. 7).



A



B

FIG. 95. — *Paragnathia formica* ♀.

A. Contour latéral d'un individu contenant des embryons avancés. — B. *id.* d'un exemplaire prêt à pondre.

L'année suivante, HESSE adopte une position différente et arrive à la conclusion que la fécondation n'a pas lieu *avant* mais *après* la métamorphose. Il rapporte à ce sujet les observations suivantes (1875, pp. 448-450) :

1° Une femelle (obtenue d'une prânize par métamorphose) est isolée ; les œufs avortent par « fermentation putride ».

2° Une femelle et un mâle (l'un et l'autre obtenus par métamorphose) sont placés ensemble ; HESSE les observe « souvent en contact » et au

bout de 30 à 35 jours, aperçoit dans les femelles les points oculaires des embryons normalement développés.

La première expérience n'est pas concluante, les œufs ayant pu, pour bien d'autres causes, ne pas se développer ; la seconde ne l'est pas davantage car les faits signalés ne sont pas, pris isolément, plus en faveur de l'hypothèse de HESSE qu'en faveur d'une fécondation pranizienne. HESSE cependant se considère « autorisé à conclure que la fécondation n'a lieu qu'à l'état adulte... » (1875, p. 450).

Jamais, chez aucun Gnathiidé, la copulation n'a été observée avec certitude.

WAGNER (1869, p. 157) écrit cependant : « Je n'ai eu qu'un seul fois (1) l'occasion d'observer l'accouplement des Ancés. J'ai vu dans une de mes cuvettes une paire d'individus s'accrocher de tel manière que leurs cotés ventrales s'appliquaient. Le mâle tenait les premiers segments thoraciques avec ses mandibules et l'embrassait aussi avec ses pieds. L'accrochement était si étroit que je ne pouvais observer comment le penis agit dans cet acte de fécondation. Peut-il s'introduire dans le vagin où il s'applique seulement à son orifice extérieur. En desirant de donner à ce coupl une position plus commode à l'observation, je l'ai toucher avec une pincette. Au même instant les Ancées s'écartèrent en se sauvant à la nage dans les deux directions opposées. » Comme on en peut juger, absolument rien ne prouve qu'il se soit agi là d'un véritable accouplement plutôt que l'un de ces accrochements dont les *Gnathia* sont si coutumiers et que les mâles pratiquent aussi bien entre eux ou avec des larves qu'avec des femelles.

On peut en dire autant d'une courte remarque de BARNARD (cf. p. 420).

H. — Développement embryonnaire.

Il ne m'est pas possible de donner une description complète de l'embryologie de *Paragnathia* : c'est ainsi que j'ai laissé de côté la segmentation et la formation des feuilletts blastodermiques qui ne semblent pas d'ailleurs présenter d'intérêt particulier.

Au moment où la pranize se métamorphose en adulte, les œufs occupent déjà une vaste partie du péréion et n'ont déjà plus la disposition simple, en file linéaire, qu'ils avaient dans les cordons ovariens de la larve jeune. Les œufs sont toujours très serrés les uns contre les autres et déformés par pression réciproque (2).

(1) Et pourtant WAGNER avait dû examiner un grand nombre de Gnathiidés vivants.

(2) Il n'en est pas tout à fait de même dans le genre *Gnathia* où les œufs ne sont pas renfermés dans un espace aussi limité que le sont les utérus mais dans une vraie cavité incubatoire externe à la cavité somatique.

Il n'est pas possible de compter le nombre des œufs chez la femelle jeune, mais il est, par contre, aisé de compter les larves à l'éclosion. La quantité d'œufs est extrêmement variable, en corrélation directe avec la taille de la femelle également très variable.

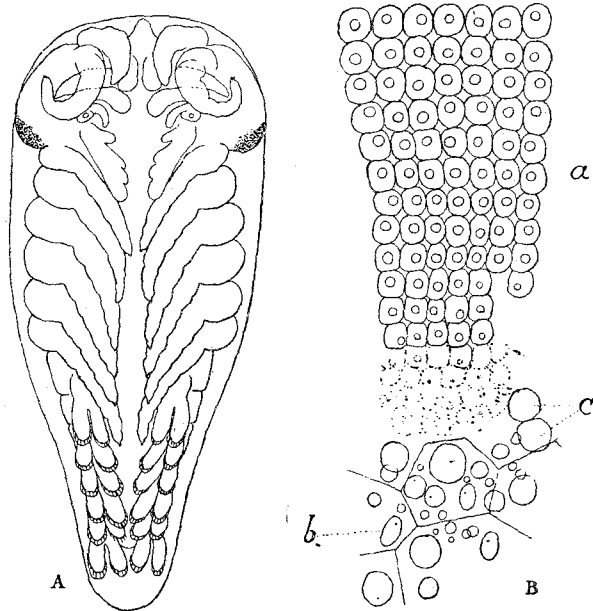


FIG. 96. — *Paragnathia formica*.

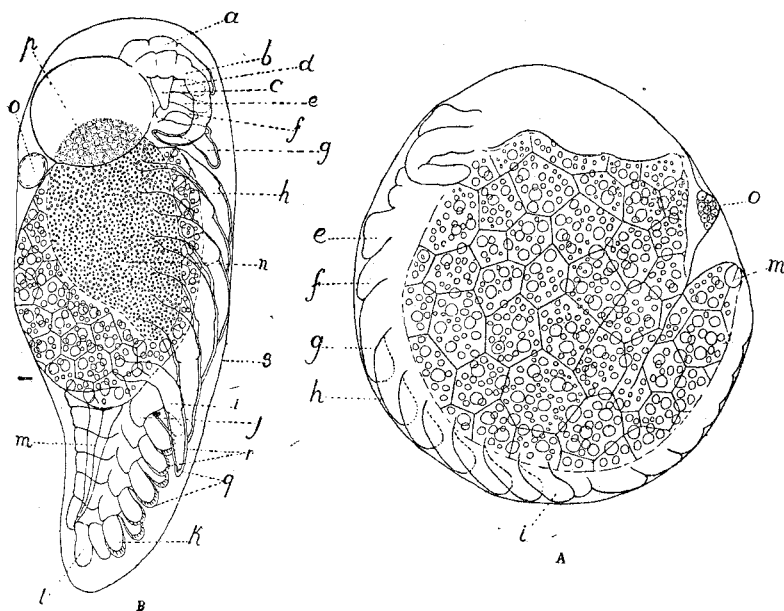
A. Embryon au stade I, face sternale. — B. Partie latérale du blastoderme d'un œuf de 0,4 mm. (a, rangées de télocytes ; b, noyaux péri-vitellins ; c, globules vitellins).

Taille de la femelle :	Nombre de larves :
4,80 mm.	98
c. 2,80 mm.	11
4,76 mm.	147
2,64 mm.	14
2,92 mm.	19
2,80 mm.	15
5,00 mm.	136

Le développement est synchrone et il faut considérer comme anormaux ou pathologiques les rares cas où un ou quelques embryons d'une même portée sont en retard sur leurs voisins.

1^{er} STADE EMBRYONNAIRE.

La première mue — blastodermique — a eu lieu. L'embryon, encore globuleux, possède maintenant les ébauches de tous ses appendices céphaliques et péréiaux; le pléon commence à se segmenter. Le sillon dorsal n'est pas absent comme l'affirme DÖHRN (1870, p. 67), mais il partage la ligne dorsale, entre l'organe dorsal et l'invagination procto-

FIG. 97. — *Paragnathia formica*.

A. Embryon jeune. — B. Embryon au stade I (a, a 1; b, a 2; c, md; d, par. (lab.); e, mx 1; f, mx 2; g, mx p; h, gtp; i, péréiopode V; j, pléopode I; k, pléopode V; l, uropode; m, proctodæum; n, organe entérique; o, organe dorsal; p, œil; q, cuticule du stade I sous laquelle apparaît celle du stade suivant (r), s, chorion.

dæale qui s'amorce, en deux parties beaucoup plus inégales que chez *Cuma*, *Asellus*, etc. Les lobes céphaliques sont peu saillants. Les antennes sont courtes et pliées à angle droit, à l'intérieur des antennes qui sont, elles, complètement repliées, leur apex dirigé vers le dos de l'embryon. Les appendices de la région stomodæale forment des bourgeons courts : les maxillules sont encore à ce stade presque égales aux maxilles. Les appendices du péréion, les sept péréiopodes sont identiques, le maxillipède encore parfaitement semblable à ses homologues postérieurs. L'organe dorsal forme un bouton conique (fig. 97 A).

La figure 99 A, représente un stade de peu postérieur ; l'embryon s'est déjà notablement redressé et le proctodæum qui s'approfondit est ici déjà très distant de l'organe dorsal.

Les antennes commencent à présenter les constrictions qui présagent leur division en articles. Les mandibules, organes déjà acuminés se sont déportées vers l'extérieur, sous l'antenne. Les bourgeons paragnathiques

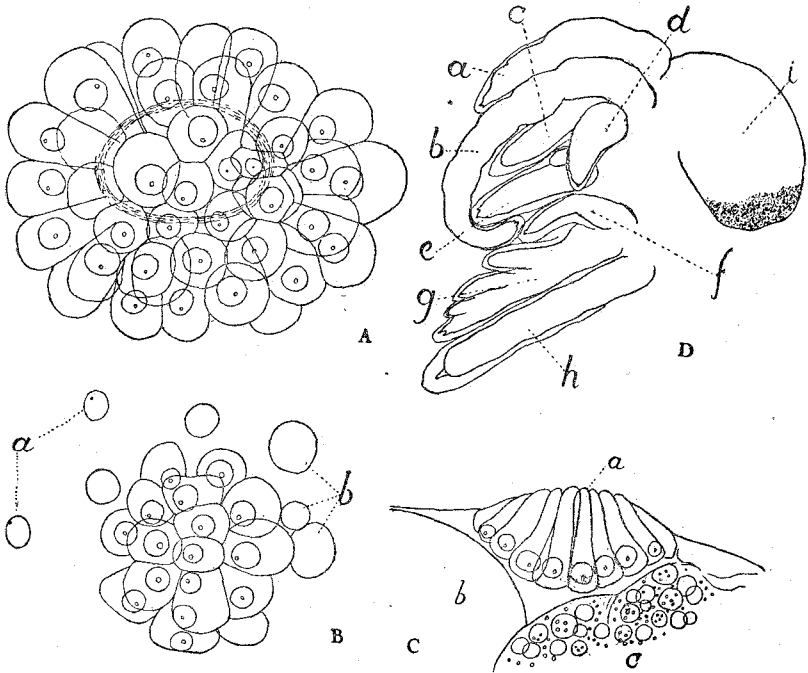


FIG. 98. — *Paragnathia formica*.

A. Organe dorsal, vu de face, d'un embryon de 0,8 mm. — B. *id.*, d'un embryon de 0,4 mm. (a, noyaux péri-vitellins ; b, globules vitellins). — C. *Id.*, vu de profil, d'un embryon au stade de 1 mm. (a, organe dorsal ; b, ganglion cérébroïde ; c, vitellus). — D. Appendices céphaliques d'une larve de 0,75 mm. (a, a1 ; b, a2 ; c, paragnathe ; d, md ; e, mx 1 ; f, mx ; g, mx p ; h, gtp ; i, lobe oculaire).

s'accroissent côte à côte sur la ligne médiane. La maxillule, déjà bien plus forte que la maxille, présente l'indication nette de son lobe interne. Le maxillipède est encore semblable aux autres périéopodes. Tous les appendices pléaux (6 paires) sont formés, bourgeons bilobés.

Un embryon un peu plus âgé (fig. 105) tout en présentant encore une convexité ventrale manifeste s'est encore redressé ; le céphalon diminue par rapport au reste du corps. Les antennes s'étirent ; les antennes s. s. ne sont plus simplement repliées : elles s'incurvent et décrivent une

boucle. La disproportion entre les deux paires de mâchoires augmente. Le maxillipède se distingue déjà — morphologiquement tout au moins — des péréiopodes, par la naissance d'un lobe interne et une taille plus faible. Rien ne distingue encore le gnathopode. L'organe dorsal forme un bouton saillant. La première ébauche des futurs cæcums de l'organe entérique apparaît sous la forme d'une sphère creuse formée d'un épithélium simple, à gros noyaux clairs munis d'un nucléole et d'une tunique externe, conjonctive, dont on distingue les noyaux fusiformes; cette sphère reste ouverte en avant par un orifice à travers lequel le vitellus commence immédiatement à passer pour pénétrer dans la cavité de l'organe où il subira une digestion.

DOHRN remarque que l'ébauche « hépatique » de *Gnathia* diffère de celles de *Cuma* et d'*Asellus* (auxquelles est semblable celle de *Paragnathia*) par sa forme allongée (1870, p. 69). Ce fait serait à vérifier.

Un stade suivant (figs. 96 A, 97 B) nous montre un embryon maintenant rectiligne. On distingue enfin une division nette du corps en céphalon, péréion et pléon, celui-ci étant segmenté annulairement et non plus seulement au niveau de la bande ventrale. Le céphalon est court, très large et muni de lobes ovalaires, circulaires en vue latérale : à la partie postérieure de ces derniers commencent à se différencier les yeux par l'apparition d'un pigment orange. Les appendices céphaliques se sont encore rapprochés, tassés. Le labrum apparaît, simple éminence frontale. Les antennes s. s. décrivent une large boucle, dans laquelle apparaissent des mandibules pointues. Le maxillipède a été « capturé » par la région céphalique et se montre déjà très différent des péréiopodes, mais il est encore dirigé en arrière. Sous la cuticule larvaire, on distingue le tégument du stade II, le premier présentant des phanères, soies, etc. Alors que tous les pléopodes montrent ainsi, sous leur cuticule, les soies du stade suivant, les uropodes seuls, un peu en retard, n'en sont pas pourvus. Les cæcums de l'organe entérique se sont considérablement dilatés, et sont remplis de vitellus en cours de digestion, leurs cellules étant chargées de gouttelettes graisseuses. Les deux lobes sont à ce stade déjà soudés et la contraction des muscles de leur paroi leur imprime des mouvements péristaltiques faisant passer alternativement d'un cæcum à l'autre le matériel nutritif. Corrélativement, le vitellus général, qui se trouve contenu dans le futur intestin moyen, a diminué. Le proctodæum parcourt tout le pléon et vient s'accoler à la partie caudale du sac intestinal vitellin.

2^e STADE EMBRYONNAIRE.

La 2^e mue a rejeté la 1^{re} cuticule larvaire, inerme. Les appendices tendent déjà nettement à la forme qu'ils présenteront lors de l'éclosion. Le

labre est une large saillie frontale muni d'un prolongement médian. La lèvre inférieure (paragnathes) se compose de deux appendices à extrémité arrondie, se prolongeant en avant autant que le labre ou les maxillules. Les mandibules, toujours dirigées transversalement, sont encore privées de dents, mais portent une saillie antérieure, dans leur partie proximale, saillie qui deviendra l'apophyse interne. Les maxillules sont des stylets à extrémité obscurément dentée, avec un lobe interne très petit, arrondi, portant une sétule. Les maxilles sont réduites, composées déjà d'une partie basilaire dilatée (contenant l'orifice de la glande maxillaire) et d'une partie styloforme grêle. Comme les maxillules, c'est vers l'avant

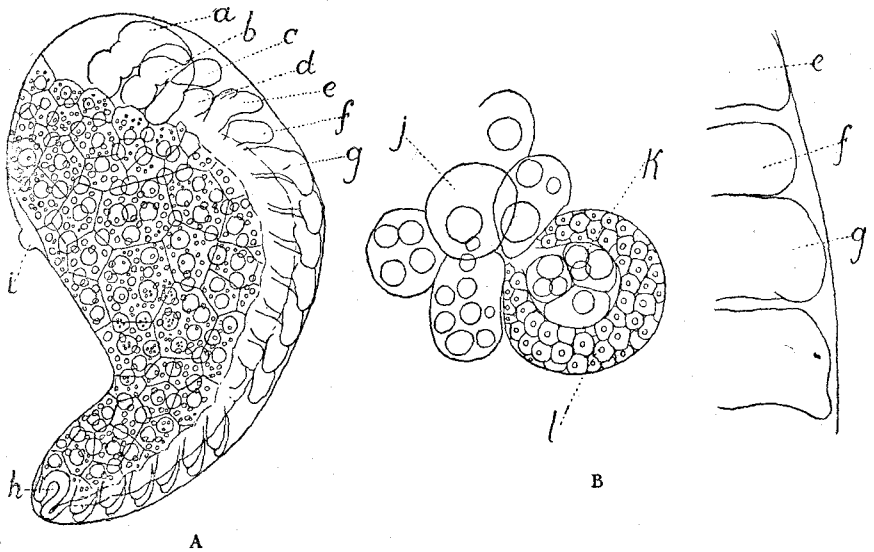


FIG. 99. — *Paragnathia formica*.

A. Embryon de 0,8 mm. (au stade I). — B. Apparition d'un cæcum entérique (*ad vivum*) (a, a1 ; b, a2 ; c, md ; d, paragnathe ; e, mx 1 ; f, mx 2 ; g, gtp ; h, proctodæum ; i, organe dorsal ; j, vitellus général ; k, vitellus ayant pénétré dans l'utricule entérique (l) qui semble, sur le dessin perspectif formée de plusieurs assises cellulaires).

qu'elles sont maintenant dirigées. Le maxillipède a subi, lui aussi, ce changement d'orientation : il possède un lobe interne arrondi et deux endites acuminés subapicaux et un apex bi-denté. Les péréiopodes, où les articles s'indiquent, ont un mucron terminal (futur unguis) ; les pléopodes et les uropodes ont des rudiments de soies, en nombre égal aux soies natatoires de la pranine et des ébauches de rétinacles. Le telson s'est un peu allongé, l'anus n'étant plus terminal mais se trouvant reporté à la face ventrale et à la partie antérieure du telson ; celui-ci est encore d'ailleurs relativement très court par rapport aux uropodes qui le dépassent considérablement.

3^e STADE EMBRYONNAIRE.

Bientôt apparaît sous la cuticule l'indication du tégument définitif du *pullus* : les appendices libérés par la mue ont acquis enfin la forme qu'ils possèdent chez la larve et qu'ils ne quitteront que lors de la métamorphose.

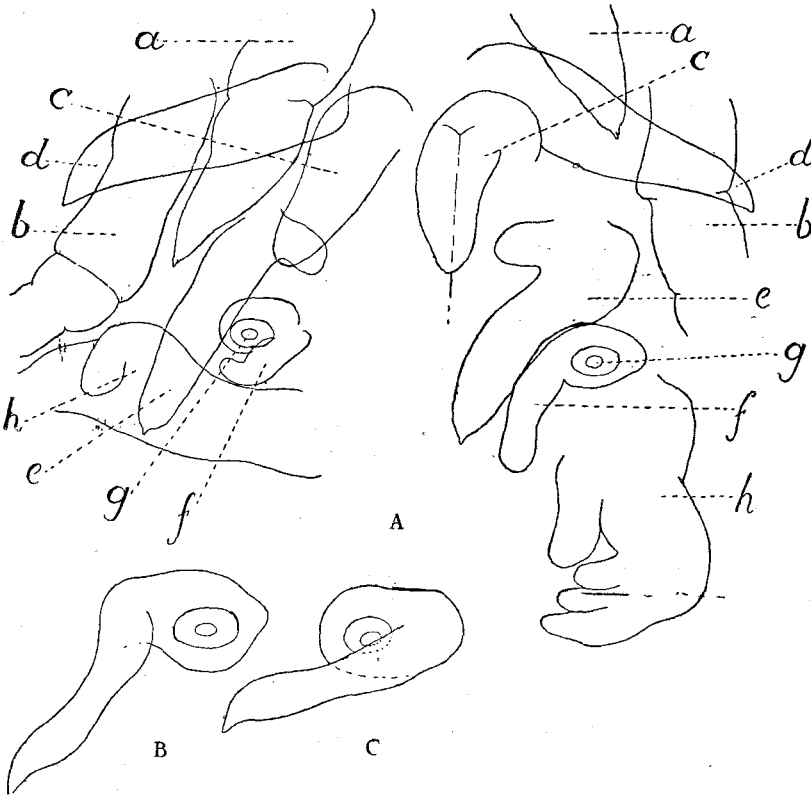


FIG. 100. — *Paragnathia formica*, larve.

A. Pièces buccales embryonnaires. — B-C. Maxilles embryonnaires avec l'orifice de la glande maxillaire (a, a1 ; b, a2 ; c, paragnathes ; d, md ; e, mx 1 ; f, mx 2 ; g, orifice du rein maxillaire ; h, mxp).

A ce stade, les appendices céphaliques postérieurs (*md*, *mx1*, *mxp*) achèvent leur redressement et s'affrontent par paires sur la ligne médiane. Le maxillipède qui, au début de son évolution, était dirigé rostro-caudalement, l'est alors dans le sens diamétralement opposé.

La rupture de la coque de l'œuf se produit vers le même stade. Il reste cependant dans l'utérus où il achève sa différenciation, jusqu'à la parturition. La larve est, à ce stade (fig. 106 A), déjà très semblable au futur *pullus*

libre, ornée d'abondants chromatophores, munie d'un cœur qui commence à battre. Les cæcums entériques sont énormes et remplissent tout le péréion, tandis que l'intestin moyen forme une poche ovale réduite. Chez la larve prête à éclore l'intestin se présente sous la forme d'un sac chiffonné, intensément plissé et où les contours cellulaires, engrenés les uns dans les autres, rappellent des épidermes de végétaux ou certains endothéliums de vertébrés.

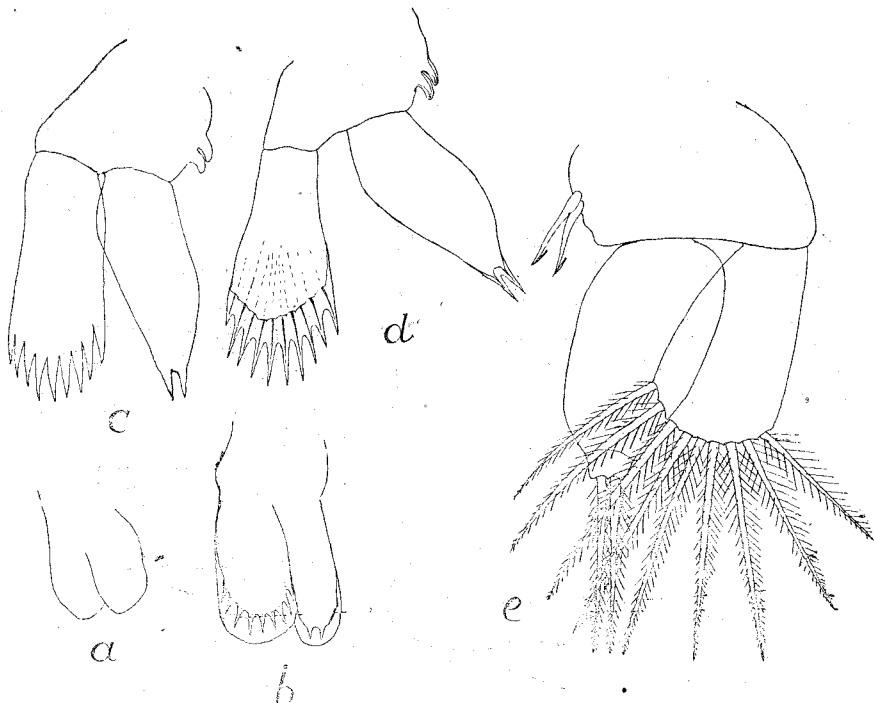


FIG. 101. — *Paragnathia formica*, larve ; pléopode 1 à ses divers états. (a, stade I ; b, avant la mue ; c, stade II ; d, avant la mue ; e, état larvaire définitif).

Je n'ai jamais observé chez *Paragnathia* la rotation embryonnaire (amenant l'embryon à devenir *ventralement* concave, de ventralement convexe qu'il était au début, et à épouser par sa face ventrale la paroi primitivement dorsale de l'œuf) décrite par WAGNER chez le genre *Gnathia* et qu'on observe communément, chez la Ligie par exemple.

I. ÉCLOSION.

En été, on trouve dans les terriers des femelles prêtes à laisser échapper les larves qui les distendent. Un œil exercé les reconnaîtra à leur teinte particulière, d'un gris cendré mat, semé de points noirs (les yeux des

larves). Dans l'enceinte utérine les *pulli* à terme manifestent déjà une certaine mobilité.

On voit alors s'écarter peu à peu les deux bords de l'orifice de ponte et aussitôt — ou presque — commence la sortie des larves qui se précipitent vers l'orifice, se bousculant et souvent s'embarrassant les unes les autres. A peine parvenues à l'extérieur, les pléopodes entrent en vibration, et comme une flèche, le *pullus* s'élançe à la nage. Les larves sortent la tête

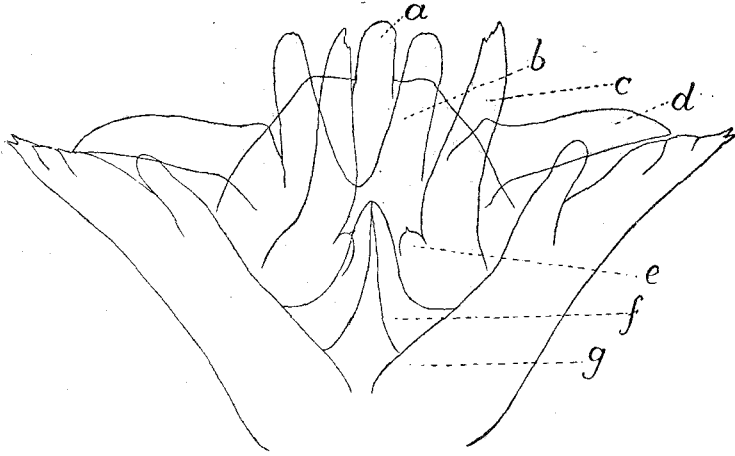


Fig. 102. — *Paragnathia formica*; pièces buccales de l'embryon au stade II.
(a, labrum; b, labium (paragnathes); c, maxillules; d, mandibules; e, lobe interne des maxillules; f, maxilles; g, maxillipède).

la première (sauf quelques cas accidentels). La durée de la ponte dure en moyenne de 3 à 4 minutes, comme le montrent les chiffres suivants :

Mise de la femelle à terme dans l'eau	0'	0'	0'	0'	0'
Début de l'éclosion	1'	5' 30''	1' 45''	0'	1' 30''
Fin de l'éclosion	4'	9'	4' 45''	5' 45''	4' 45''
Nombre de <i>pulli</i>	> 100	67	71	125	108

Le facteur qui détermine l'éclosion et l'écartement des lames incubatrices est l'eau. On peut conserver sans crainte de les voir se vider de leurs *pulli* des femelles à terme pourvu qu'on les place sur de la vase simplement humide. Le simple contact d'une goutte d'eau suffira à ouvrir l'orifice de ponte et à libérer les jeunes.

L'importance biologique du phénomène est évidente puisque la ponte n'aura lieu qu'aux époques d'immersion, c'est-à-dire aux marées hautes de vive eau.

Quant à l'explication précise de cette déhiscence elle ne semble pas actuellement possible. Je crois en tous cas qu'aucun rôle n'est joué, ni par

les mouvements de la mère, ni par ceux des larves et il est difficile d'échapper à la supposition que le contact de l'eau agissant sur la chitine (ou une chitine à un état particulier) détermine le mouvement d'écartement des lames incubatrices.

C. — BIOLOGIE

LE CYCLE ÉVOLUTIF DES GNATHIIDÆ

De leur sortie de l'œuf à l'état adulte (1), les *Gnathiidés* traversent plusieurs stades. La larve qui sort, par l'orifice de ponte, du corps de la mère,

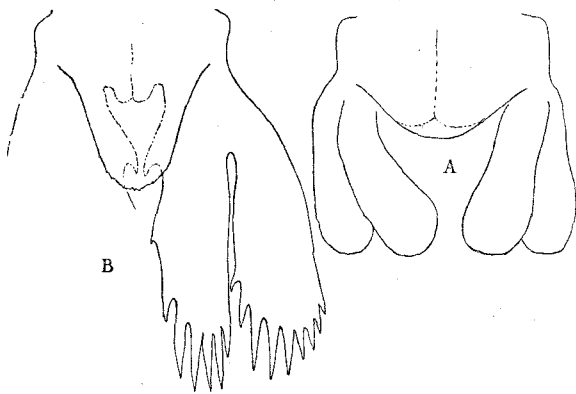


FIG. 103. — *Paragnathia formica*.
A. Telson et uropodes d'un embryon au stade I. — B. *Id.*, stade II.

est entièrement segmentée : douée de vigoureux organes de propulsion, qui lui assurent une grande rapidité, elle nage à la recherche d'un hôte et ne prend aucune nourriture. Dès que sa fixation sur un poisson est réalisée, l'alimentation commence et, au bout d'un temps très court — sans qu'aucune mue intervienne (2) — l'aspect de la larve se modifie profondément par une dilatation considérable des segments péreiaux 3-5 dont les sutures disparaissent. Lorsque l'accumulation des réserves dans l'intestin distendu est suffisante, la pranize (larve secondaire) quitte son hôte et subit sur le fond une métamorphose qui la transforme en adulte : c'est l'unique mue post-embryonnaire de tout son cycle évolutif.

(1) Considéré comme défini (à tort d'ailleurs au moins dans le cas de la femelle) par la maturité des éléments sexuels.

(2) J'insiste plus loin sur ce fait très important.

Les trois stades de la vie des Gnathiidés sont donc : 1° la larve primaire (libre, période de dissémination); 2° la larve secondaire (parasite, période d'accumulation); 3° l'adulte (libre, période de reproduction).

Il y a là un ensemble de phénomènes très particulier, unique en tous cas chez les Malacostracés, et qui assure aux *Gnathiidæ* une place tout à fait à part dans ce groupe. On peut désigner les modalités qu'ils présentent

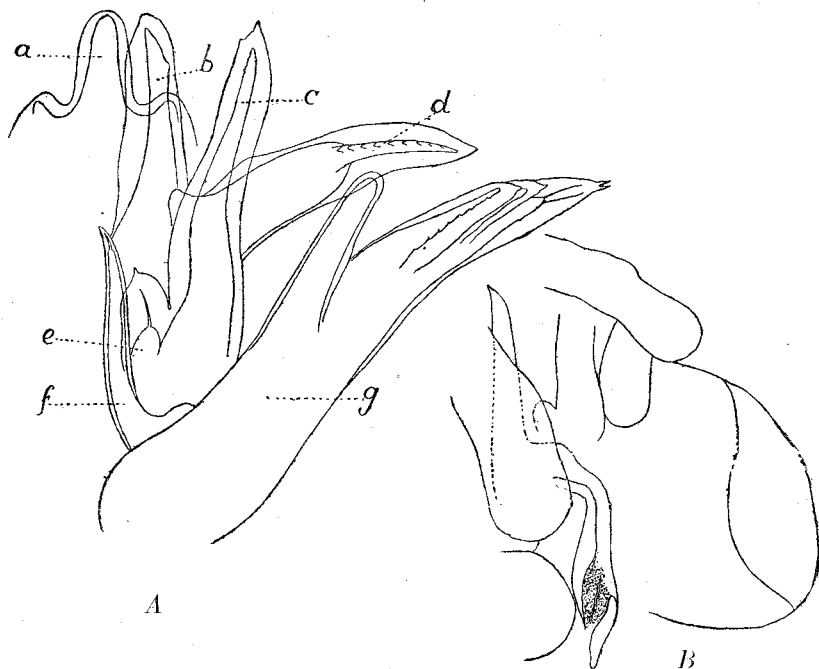


FIG. 104. — *Paragnathia formica*.

A. Pièces buccales de l'embryon au stade II, juste avant la mue (*a*, labrum; *b*, paragnathes; *c*, maxillules; *d*, mandibules; *e*, lobe interne maxillulaire; *f*, maxille; *g*, maxillipède). — B. Région céphalique latérale du céphalon de l'embryon montrant le rein maxillaire.

sous le nom d'hypermétamorphose accompagnée de parasitisme protélien.

Le parasitisme protélien, non accompagné d'hypermétabolie, n'est pas rare chez les Arthropodes : il est très répandu par exemple chez les Hyménoptères parasites. Le parasitisme des Pycnogonides au stade Protonymphon dans des Hydraires appartient à la même catégorie de comportements. Chez les Isopodes, le cas des Épicarides est bien différent puisque l'adulte est, lui aussi, parasite et que, par conséquent, la fixation des *Microniscus* sur les Copépodes est plutôt le premier temps d'un parasitisme à deux degrés qu'un cas de parasitisme protélien; il faut en effet

conserver à ce terme la signification que lui attribuait son auteur (1) et le réserver aux cas de parasitisme juvénile d'espèces libres à l'état adulte.

Quant au caractère hypermétabolique des transformations observées chez les Gnathiidés, il est nécessaire de donner sur ce point quelques détails, pour justifier cette appellation.

Si l'on réservait, comme certains semblent le préconiser, le nom de *métamorphose* aux cas où, à la faveur d'un stade quiescent (nymphose) un remaniement histologique important se produit, seules mériteraient ce nom les transformations des Insectes holométaboles (2). Pareil exclusivisme ne semble pas heureux puisqu'il obligerait, si on l'adoptait, à créer un mot nouveau et inutile pour tous les cas où, bien que l'on n'ait affaire en réalité qu'à de simples mues, de profonds changements de forme se produisent. On désignera donc sous le nom de métamorphoses *sensu lato* tous les cas où, l'adulte ne sortant pas entièrement formé de l'œuf, des changements plus ou moins sensibles de forme, parfois d'anatomie et de régime, ont lieu.

Un schéma classique divise les métamorphoses des Insectes en un certain nombre de types : amétabolie, paurométabolie, hémimétabolie, holométabolie, hypermétabolie (3).

1. *Amétabolie*. — Les Aptérygotes, auxquels il ne manque au sortir de l'œuf pour acquérir la forme adulte que quelques articles aux antennes et aux cerques sont dans ce cas. Parmi les Crustacés un développement aussi direct, avec suppression de toutes les formes larvaires est assez rare : on ne peut citer ici que les Leptostracés, parmi les Pécaricides que les Amphipodes et les Mysidacés, parmi les Eucarides que certains Brachyures. Le développement de l'Écrevisse n'est pas amétabolique puisque, à l'éclosion, les jeunes sont encore dépourvus des premiers et derniers appendices pléaux.

2. *Paurométabolie* (4). — Les Insectes paurométaboliques (Termites, Orthoptères) sortent de l'œuf à l'état d'imago à antennes incomplètes, et aptères. Au cours de mues successives la structure définitive est graduellement acquise. Il n'y a pas de différence de régime entre les stades post-larvaires et les adultes. Parmi les Crustacés, presque tous sont dans ce cas, leur type normal de développement (Copépodes, Stomatopodes, Décapodes, etc.) comprenant une série de stades séparés par des mues, le

(1) CAULLERY (1922, p. 136).

(2) Et peut-être, quoiqu'à un moindre degré, les Trématodes à sporocystes.

(3) Le résumé qui suit ne prétend à rien d'original ; il s'agit d'un simple rappel de notions généralement admises destinées à *situer* parmi les différents types de comportements, celui des Gnathiidés.

(4) Il faut considérer comme un mode aberrant de paurométabolie les métamorphoses graduelles à nymphe immobile des *Cicadidae* (Hypométabolie) sans analogue, semble-t-il, parmi les Crustacés.

stade initial pouvant être très différent de l'état définitif, mais chaque forme très semblable à celle qui l'a précédée et à celle qui la suivra. L'épigenèse, continue, est constante et graduelle, malgré l'apparence occasionnée par les mues. Le cas des Isopodes normaux est presque amétabolique : cependant, comme le jeune sort de l'œuf avec seulement 6 paires de péréiopodes, privé de la dernière paire qu'il n'acquerra que plus tard,

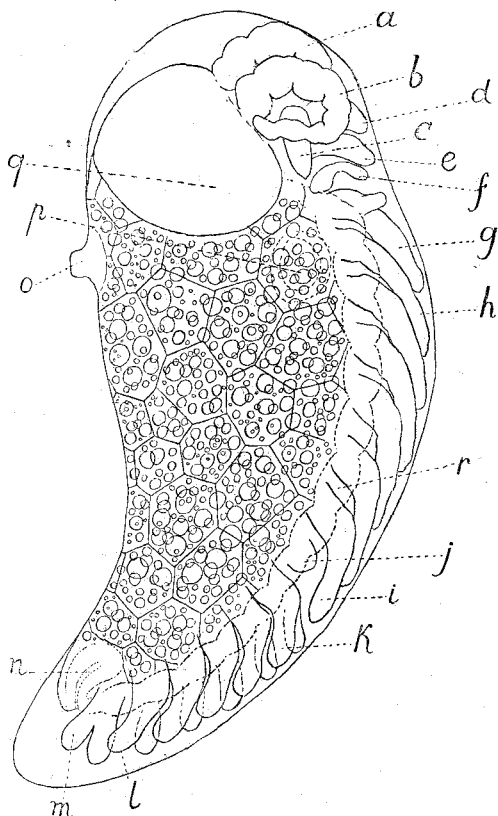


FIG. 105. — *Paragnathia formica*, embryon au stade I

(a, a1 ; b, ar ; c, md ; d, par ; e, mx 1 ; f, mx 2 ; g, mxp ; h, gtp ; i, péréiopode V ; j, somite péréial 8, apode ; k, pléopode I ; l, pléopode V ; m, uropode ; n, proctodæum ; o, organe dorsal ; p, ébauche de l'organe entérique ; q, lobe oculaire).

ils doivent être placés ici. Si aucun changement radical de régime n'intervient dans le développement des paurométaboles, les changements d'habitat ne sont pas rares (passage par exemple de la vie pélagique à la vie benthique).

3. *Hémimétabolie*. — Sans que la métamorphose exige un remaniement

profond des éléments histologiques et partant un arrêt de l'alimentation et l'intercalation, dans le cycle, d'une période d'immobilité (nymphose), des transformations importantes accompagnent la mue finale des insectes hémimétaboliques. Notons que ces groupes (Ephémérides, Odonates, Perlides) subissent aussi un changement de vie radical entraînant non seulement l'acquisition d'organes par néoformation (ailes p. ex.) mais la suppression d'organes utilisés par la larve aquatique (branchies p. ex.) Des cas comparables se rencontrent chez les Crustacés : la fixation de la *cypris* des Cirripèdes (passage de la vie libre vagile à la vie libre sédentaire), celle de la larve épicaridienne sur un *Acartia* pour se transformer en *Microniscus* (passage de la vie libre vagile à la vie parasite sédentaire) (1). Dans les deux cas il y a perte d'organes (locomoteurs, sensoriels, p. ex.).

4. *Holométabolie*. — Cette catégorie — la seule à laquelle s'applique le terme de métamorphose *sensu stricto* — est spéciale aux Arthropodes terrestres et se rencontre chez divers ordres d'Insectes (Coléoptères, Lépidoptères, Diptères, Hyménoptères) et chez des Acariens. Ici seulement l'on trouve un stade de repos et de véritables phénomènes d'histolyse et d'histogenèse. Rien de semblable n'existe chez les Crustacés.

5. *Hypermétabolie*. — Le terme d'hypermétamorphose, créé par FABRE en 1857 pour caractériser le comportement des Méloïdes (*Sitaris* et *Meloe*) a pour certains un sens restreint : il ne s'appliquerait alors — dans tout le règne animal — qu'aux seuls *Vesicantia* (*Meloidae*) et serait essentiellement défini par l'existence de plusieurs formes larvaires dont les deux dernières sont séparées par un stade quiescent (hypnodie). Il s'agirait simplement d'un cas particulier d'holométabolie.

Je crois que cette conception de l'hypermétamorphose est trop étroite et qu'il y aurait avantage à insister sur les caractères éthologiques de ce comportement, ce qui permettrait d'intéressants rapprochements. Il faudrait donc définir l'hypermétabolie, non pas la succession de trois formes larvaires, la première campodeoïde, les deux derniers mélolonthoïdes et séparées par une pseudo-nymphose, mais bien plutôt *la succession, au cours du cycle évolutif, de trois formes très différentes par leur habitat, leur régime et leur morphologie: une larve primaire vagile (stade de dissémination), une larve secondaire, ou un ensemble de larves secondaires, sédentaire, parasite ou non (stade d'accumulation), un imago vagile* (2) (*stade de reproduction*).

Cette définition ne préjuge pas de la nature des métamorphoses (métabolie vraie ou simple épigenèse) ni du nombre des mues, ni même de l'existence occasionnelle d'une pseudo-chrysalide. Par contre, elle fait

(1) D'ailleurs ici temporairement tel ; les Epicarides femelles sont doublement hémimétaboliques par leurs métamorphoses épicaride-*miconiscus* et *cryptoniscus*-adulte.

(2) Le mâle au moins.

appel à des caractères biologiques précis. En réalité l'hypermétabolie n'est pas une division du même ordre que les autres (paurométabolie, etc) : c'est un comportement éthologique en relation étroite avec le parasitisme (ou en tous cas d'importants changements de régime) pouvant se superposer à des catégories variées de métamorphoses. C'est ainsi que

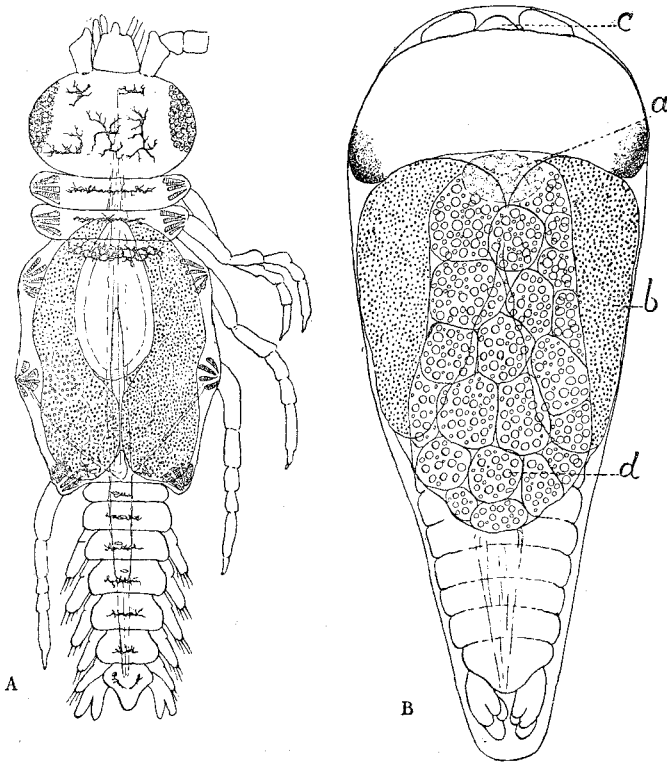


FIG. 106. — *Paragnathia formica*.

A. Embryon presque à terme, de c. 1 mm. — B. Embryon au 1^{er} stade, aspect dorsal. (a, organe dorsal ; b, organe entérique ; c, labrum ; d, reste du vitellus général contenu dans l'intestin moyen).

si l'hypermétamorphose des Strepsiptères s'accompagne de métabolie, celle des *Gnathia* s'accomplit par simple épigenèse (passage de la larve secondaire au stade adulte) et même simple fusion de segments par dilatation (passage de la larve primaire à la larve secondaire). En réalité c'est la présence d'une période d'accumulation (aux dépens d'un hôte animal (ou de réserves alimentaires accumulées pour la larve d'une autre espèce), qui caractérise l'hypermétamorphose telle que je la comprends. Corrélatrice de cette accumulation larvaire est l'absence de toute alimen-

tation chez l'adulte dont les pièces buccales sont fréquemment atrophiées.

Ce critérium permettra de distinguer, des cas d'hypermétamorphose vraie, ceux qui ne sont attribuables qu'à un simple parasitisme protélien (larves protonymphon des Pycnogonides par exemple) même lorsque la larve semble très différente de l'adulte (larves *glochidium* des *Unionidæ*). Dans aucun de ces deux cas il n'y a de phase accumulatrice, donc d'hypermétamorphose.

On a voulu utiliser ce terme pour qualifier les étonnantes transformations d'un poisson, *Luvarus imperialis* RAF., « phénomène comparable, dit M. ROULE (1), sauf les stases et les mues, à l'hypermétamorphose de certains invertébrés, et méritant ainsi d'être désigné par le même terme ». Avant de devenir adulte le *Luvarus* passe par trois formes larvaires très dissemblables « qui diffèrent entre elles par la proportion des parties du corps et par la conformation des appendices, dispositions assez importantes pour caractériser des familles et même des ordres ». Malgré l'aspect en effet très différent présenté par les larves aux stades *Hystricinella*, *Astrodermella* et *Luvarella* il est impossible de voir là un cas d'hypermétamorphose puisqu'il n'y a pas de changement de régime ni d'habitat au cours de l'ontogénèse, le *Luvarus* restant durant toute son existence bathypélagique : l'absence d'une division des formes larvaires en trois groupes : libre disséminatrice — sédentaire (libre ou parasite) accumulatrice — libre adulte empêche de considérer le développement du *Luvarus* comme autre chose qu'une paurométabolie (métamorphose graduelle), si l'on tient à marquer d'un terme spécial un comportement unique chez les poissons.

Les cas d'hypermétamorphose véritable sont rares : les seuls exemples certains de ce mode d'évolution sont ceux des *Meloidæ* (Coleop.) de certains *Chalcididæ* (Hymen.), des Strepsiptères, des *Monstrillidæ* (Crust. Cop.) et des *Gnathiidæ* (Crust. Isop.).

L'évolution des Trématodes n'est pas une hypermétamorphose car, les adultes sont eux-mêmes parasites, et aussi parce que les phénomènes hétérogoniques qui interviennent appartiennent comme dans le cas analogue des Orthonectides, à une catégorie très différente de transformations. L'hypermétamorphose, telle que je l'ai définie, est en somme exclusivement rencontrée chez des Arthropodes.

LES STADES LARVAIRES

J'ai exposé plus haut comment et pourquoi je considérais le cycle évolutif des *Gnathiidæ* comme un exemple typique d'hypermétamorphose. Dans les pages qui suivent j'étudierai les stades larvaires primaire et secon-

(1) *Bull. Soc. Zool. France*, XLIX, 1924, p. 108 (cf. du même : Études sur l'ontogénèse et la croissance de *Luvarus imperialis* Raf., *Ann. Inst. Oceanog.* (n. s.), I, fasc. 4, 1924).

daire en m'attachant particulièrement au cas de *Paragnathia formica*.

De sa sortie du corps de la mère jusqu'à la métamorphose, la larve passe par deux stades bien différents : la larve primaire (larve dite « segmentée ») (figs. 14 C, 107) et la larve secondaire à laquelle je réserve le terme de « pranize » (fig. 13). Un troisième type de larve, la « *Zuphea* » ou « larve segmentée géante », forme une catégorie particulière qui sera étudiée à part.

Quoique la larve segmentée soit très différente de la pranize (par l'exigüité de sa taille et (1) la non-dilatation de son péréion en un sac où les limites segmentaires ont disparu) aucune mue n'intervient entre les deux stades.

La croissance chez les Arthropodes se fait le plus souvent à la faveur de *mues*, une nouvelle enveloppe tégumentaire, plus vaste que la précédente, se formant peu à peu sous cette dernière qui est finalement rejetée. Ici un procédé très particulier est utilisé, permettant une croissance rapide du péréion.

Ce procédé n'est pas une simple dilatation et extension des téguments, ou, pour le moins, ce mode de croissance n'apparaît que tardivement et est de peu d'importance. Le phénomène capital est un dépliage, une dévagination des membranes intersegmentaires unissant les somites péréiaux III (5) et IV (6), IV (6) et V (7). Alors que ces membranes, chez un Isopode normal ont peu d'extension, tout juste celle que nécessite le jeu des muscles thoraciques amenant une courbure du péréion pouvant aller parfois jusqu'au demi-cercle (Sphéromes, Cloportes), chez la larve segmentée au contraire, ces mêmes membranes s'invaginent profondément et se replient un nombre considérable de fois à la manière d'un accordéon (fig. 75 A-B).

Aussitôt que les liquides organiques de l'hôte commencent à affluer dans la poche intestinale, celle-ci — primitivement repliée elle aussi (2) — se dilate, bientôt s'accôle contre les parois du corps, repousse en

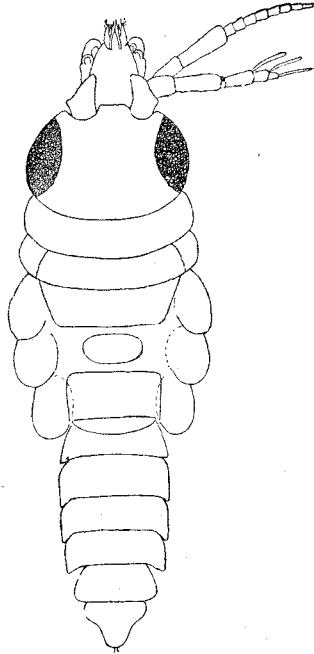


FIG. 107.
Paragnathia formica, pullus.

(1) On pourrait — nous le verrons — écrire au lieu de « et » : « tenant à ».

(2) Cf. p. 230.

avant les lobes de l'organe entérique et ne tarde pas à exercer sur le tégument une telle pression que les sclérites tergaux III-V (5-7) sont rapidement séparés de toute la longueur des membranes en accordéon, maintenant entièrement déployées.

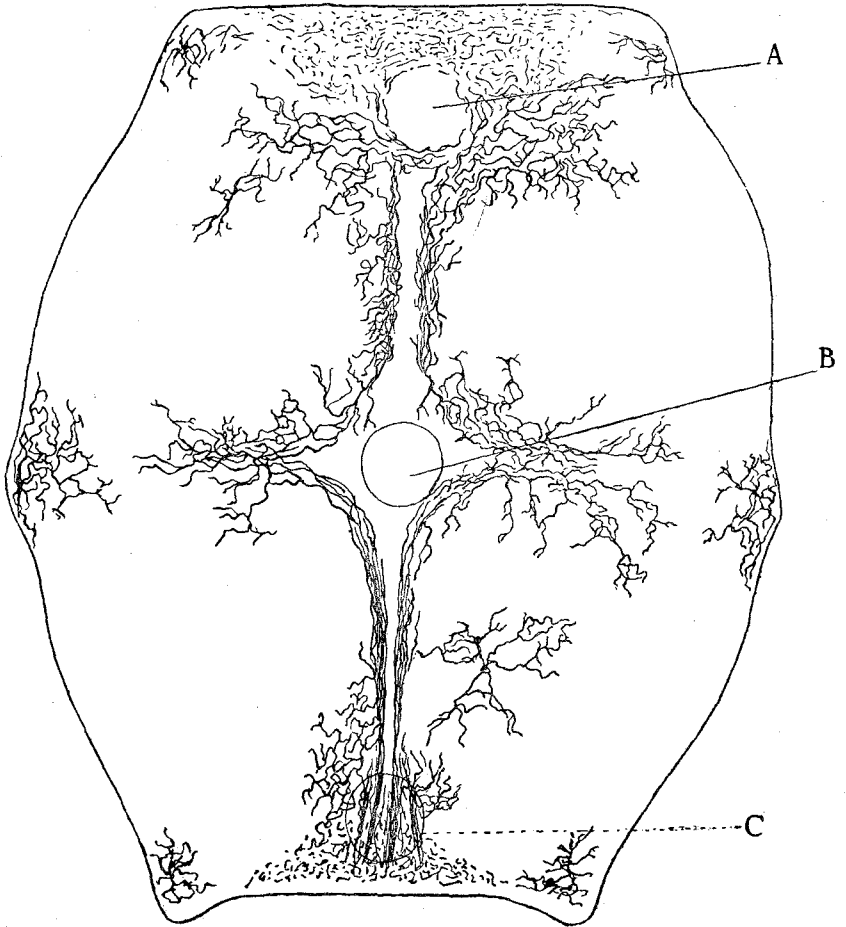


FIG. 108. — *Paragnathia formica*, répartition des chromatophores à la face sternale de la dilatation périale d'une jeune pranize.

(A, B, C, ganglions nerveux des somites périaux 5, 6 et 7).

La paroi sternale de la future dilatation périale ne comporte pas de sclérites : ici tout le tégument est régulièrement muni de petits plis transversaux et rapprochés.