

# CYCLE ÉVOLUTIF DE *PARAGNATHIA FORMICA* (HESSE) (ISOPODE - GNATHIIDAE)

par

Claire Stoll

Laboratoire de Biologie Générale, Faculté des Sciences, Strasbourg.

## Résumé

L'étude du cycle évolutif complet de *Paragnathia formica* (Hesse) (Isopode-Gnathiidae) met en évidence l'existence de trois stades larvaires et le conditionnement par la température de cycles différents pour les mâles et les femelles.

## I. — INTRODUCTION.

On sait qu'il existe trois stades larvaires chez les Gnathiidae, depuis les observations de Mouchet (1928) sur *Gnathia maxillaris* (Montagu) et *Paragnathia formica* (Hesse). Nous avons repris l'étude du cycle évolutif complet de *Paragnathia formica* (Hesse) pour tenter de déceler l'origine de la dissemblance des cycles biologiques dans les deux sexes.

## II. — HISTORIQUE.

Après les travaux de Hesse qui remarque, en 1852, que les pranizes sont les formes larvaires des Gnathiidés adultes, mâles ou femelles, ceux de Wagner (1866), Dohrn (1870) et Smith (1904), Monod établit en 1926 le cycle évolutif de l'espèce *Paragnathia formica* (Hesse) : le pullus éclot en été, se fixe sur un poisson-hôte pendant 6 mois, retourne à la berge gorgé de sang et se métamorphose 2 à 3 mois plus tard. Monod affirme qu'aucune pranize dilatée ne peut redevenir segmentée. Or, en 1928, Mouchet observe la transformation, au cours d'une mue, de pranizes dilatées en formes segmentées dites zuphées, semblables aux pullus, mais de taille plus grande, ce qui explique les zuphées signalées par Risso (1826), Smith (1904) et Monod (1926). Mouchet constate l'existence de trois stades larvaires chez *Gnathia maxillaris* (Montagu) et suppose qu'il en est de même chez *Paragnathia formica* (Hesse).

## III. — MATÉRIEL ET MÉTHODES.

Les *Paragnathia formica* (Hesse) sont récoltés dans le schorre de l'estuaire de Penzé, aux environs de Roscoff (Finistère). Ils vivent dans des galeries de la vase semi-dure entre 20 cm et 150 cm sous la surface herbeuse du sol.

Au printemps, il est fréquent de récolter de grandes pranizes sur des poissons pêchés dans la rivière.

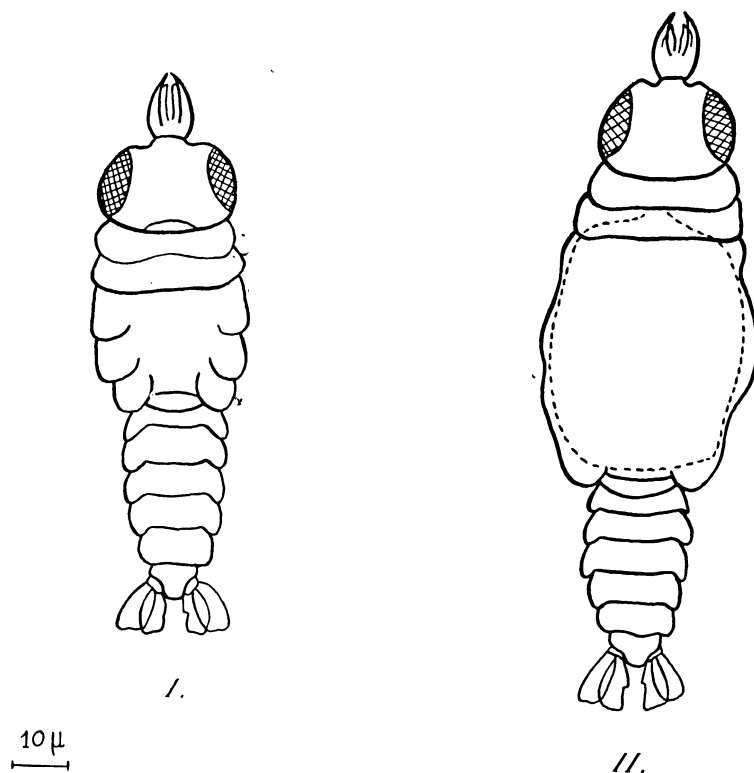


FIG. 1.

I. — Zuphée I (Z1) = pullus.

II. — Pranize 1 dilatée (P1).

Au laboratoire, les Paragnathes sont élevés dans de l'eau de mer, en boîtes de Pétri. Les poissons-hôtes utilisés sont des *Gobius minutus* ou *Gobius paganellus* de Roscoff. Le temps de succion nécessaire à la dilatation du péréion n'excède pas 2 à 3 jours. Les pranizes obtenues sont mises en élevage. On note les étapes de leur digestion, la préparation de la mue et l'exuviation. L'animal qui sort de l'exuvie est segmenté ; quand il a fini d'absorber toutes les réserves de ses caecums entériques, on le remet en présence d'un *Gobius* ; il se fixe et se transforme en une pranize plus grande.

Pour des raisons de commodités d'expression, nous nommerons une zuphée (Z) tout individu larvaire segmenté, et une pranize (P) tout individu dilaté (Fig. 1, I et II).

#### IV. — MISE EN ÉVIDENCE DE TROIS STADES LARVAIRES.

##### I. Dans la nature.

D'après le tableau chronologique de la vie de *Paragnathia formica* (Hesse) que fournit Monod, les pranizes pullulent à la fin de l'hiver et au printemps, mais deviennent introuvables en été car elles se sont transformées en femelles. Les quelques pranizes rencontrées en automne sont celles qui, apparemment sans rythme saisonnier, se transforment en mâles tout au long de l'année. Les trois catégories larvaires ne se trouvent simultanément dans la vase qu'au printemps.

Mais Monod, ignorant l'existence de plusieurs catégories larvaires, n'envisage que les pranizes du dernier stade. Mouchet distinguait dans un même bloc de vase, un mélange de zuphées variées, de pranizes de différentes tailles et d'adultes mâles et femelles. En réalité, des mois d'août à février, nous avons pu récolter dans la vase des zuphées de deux tailles : 1,35 mm en été et automne, 2,4 mm en automne-hiver, et des petites pranizes à différentes étapes de la digestion, depuis le début de l'été jusqu'à la fin de l'hiver, que nous groupons, comme Mouchet, en deux classes. A partir de février, on trouve les grandes pranizes, puis les adultes mâles et femelles. Les mâles se rencontrent d'ailleurs toute l'année. Les éclosions des zuphées (1 mm de long) ont lieu d'avril à fin juillet.

Il semble qu'il existe dans la vase, en plus des adultes, trois catégories de zuphées et trois catégories de pranizes, qui se succèdent au long de l'année.

##### 2. En élevages.

Il était nécessaire de vérifier expérimentalement que toute pranize est une zuphée en état de distension thoracique, de montrer qu'une pranize conduit, par l'intermédiaire d'une mue, à une zuphée plus grande que celle dont elle dérive, enfin, de confirmer l'existence de trois stades larvaires chez les Gnathiidés.

Toutes les pranizes récoltées dans la vase muent quand elles ont digéré les réserves nutritives accumulées au début du stade ; les première et deuxième mues larvaires mènent à des zuphées 2 et 3 ; les pranizes de troisième catégorie deviennent des adultes mâles ou femelles par une mue de métamorphose.

De même la fixation expérimentale des zuphées récoltées conduit à des pranizes.

Par ailleurs, nous avons réalisé l'élevage de quelques individus de *Paragnathia formica* (Hesse) depuis leur éclosion (août 1961)

jusqu'à leur phase adulte (janvier-février 1962). Nous avons ainsi contrôlé que la vie larvaire comporte trois stades.

Ces observations sur *Paragnathia formica* (Hesse) nous permettent de conclure que le Gnathiidé, éclos sous la forme d'une zuphée d'1 mm de long, croît au cours de sa vie larvaire jusqu'à la taille d'une pranize de 3,5 mm, en passant par trois stades larvaires ; la dernière mue est la métamorphose et conduit à la forme adulte. Chaque stade comprend une phase segmentée quand l'animal est à jeun, à son éclosion puis juste après la mue, et une phase d'extension thoracique après succion.

### 3. Écologie.

L'ouverture de l'orifice de parturition chez *Paragnathia formica* (Hesse) ne s'effectuant qu'au contact de liquide, l'éclosion des jeunes a lieu à marée haute, lorsque l'eau de mer recouvre la banquette de schorre et inonde les galeries. Les zuphées Z1 (pullus), Z2 (deuxième stade larvaire), et Z3 (troisième stade) vivent quelques temps dans la vase, dans des galeries de 1 mm de diamètre, jusqu'à l'épuisement de leurs réserves entériques (vitellus ou sang), puis se fixent sur un poisson-hôte. Elles regagnent la berge quelques heures plus tard, sous forme de pranizes : P1, P2, P3. En quelques semaines, elles digèrent le sang ingéré qui passe au préalable de l'intestin dans les deux caecums qui se gonflent progressivement. Monod appelait ce passage et cette absorption une « ruminantion » (p. 187) ; la mue se place environ à la fin de cette période (p. 189). Les pranizes circulent dans les galeries, notamment les P3 de sexe mâle. Ainsi, les P3 mâles se métamorphosent isolément. Au contraire, les métamorphoses des P3 femelles ont lieu peu à peu au printemps dans les culs-de-sac où elles se sont groupées, puis l'incubation se fait sur place durant un à deux mois.

## V. — CHRONOLOGIE ÉVOLUTIVE DES TROIS STADES LARVAIRES.

Le comportement de la majorité des représentants de chaque classe permet d'établir la chronologie moyenne des différents stades larvaires. Mais on observe dans chacun de ces stades une certaine variabilité et la durée des intermues, en corrélation avec la rapidité de la digestion, peut être plus longue ou plus courte.

Les étapes de dilatation péréiale P1, P2, P3 ont été subdivisées en périodes que l'on a définies en prenant comme repères des moments de l'évolution digestive :

I<sup>e</sup> période : Intestin gonflé - Début de passage du contenu intestinal vers les caecums entériques.

Caecums 1/3 : les caecums atteignent la limite postérieure des aires coxales des péréiopodes 3.

II° période : La digestion se poursuit.  
 Caecums 1/2 : Intestin à moitié vide.

III° période : Fin de la digestion.  
 2 caecums : Intestin vide. 2 caecums allongés.

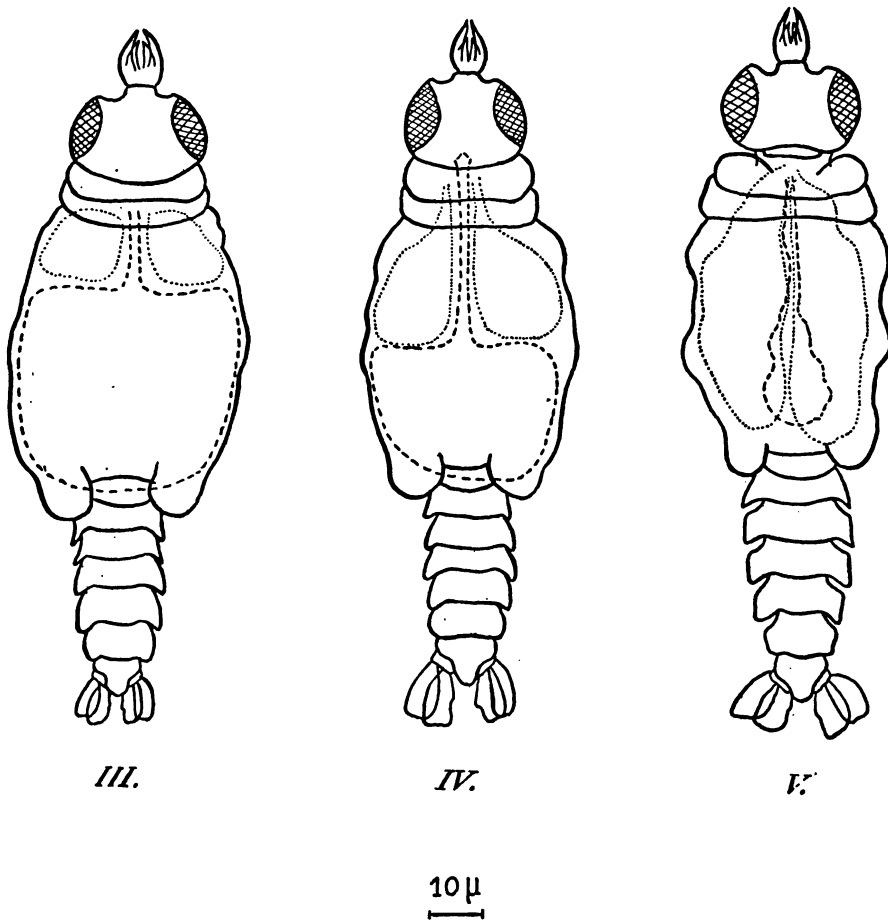


FIG. 2.

III. — *Pranize* P1 en « caecums 1/3 ».

IV. — *Pranize* P1 en « caecums 1/2 ».

V. — *Pranize* P1 en « 2 caecums ».

IV° période : Préparation d'exuviation.

Mue postérieure : exuviation de la moitié postérieure de l'animal.

V° période : Préparation d'exuviation.

Mue antérieure : exuviation de la moitié céphalique de l'animal.

Z2, Z3, Adulte (Fig. 2, III, IV, V).

### I. Stades larvaires I et 2.

Le tableau I rassemble les durées des intermues I et II d'individus normaux quantitativement majoritaires et de cas extrêmes. Pour les P1, nous utilisons les données de 12 lots expérimentaux de 30 à 50 zuphées I. Pour les P2, les effectifs sont moins nombreux en raison des pertes importantes lors de la première mue larvaire et de la fixation. (Tableau I, et colonnes 1 et 2 du Tableau III.)

Ces tableaux montrent : 1) que l'évolution d'une pranize de stade I ou de stade II est sensiblement de même durée : 10 semaines.

2) la digestion une fois commencée se poursuit régulièrement ; dans chacun de ces deux stades les périodes de digestion durent chacune une à deux semaines.

3) on remarque cependant une grande labilité de la première période, celle où s'amorce la digestion, qui peut durer 2 à 6 semaines chez une P1, 2 à 7 semaines chez une P2. Cette attente de 6 à 7 semaines est probablement liée à la présence de matières résiduelles dans les caecums de la larve au moment de sa fixation ; avant de digérer le sang qu'elle vient d'absorber il lui faut assimiler ce qui subsiste du stade précédent (vitellus du stade embryonnaire ou sang du premier stade larvaire).

4) les différences les plus notables entre les stades I et II portent sur deux points :

a) une Z2 peut rester libre bien plus longtemps qu'une Z1 sans se fixer, car la mue de la P1 s'opère quand les deux caecums, encore remplis, s'étirent dans toute la longueur du péréion, assurant de cette façon à la zuphée Z2 une longue vie libre. Mais au contraire, à l'éclosion, les caecums de la Z1 sont déjà à moitié vides ;

b) l'exuviation d'une P1 demande 2 à 7 jours et dure 3 à 10 jours chez les P2.

Dans le cas des pranizes rapides (I et II) on s'aperçoit que le passage du sang de l'intestin vers les caecums commence très rapidement et que l'ensemble du cycle digestif, immédiatement suivi de l'exuviation, s'opère à un rythme accéléré.

Notons qu'une pranize rapide au stade I ne l'est pas forcément aussi au stade II.

En revanche, les « lents » sont des larves qui n'arrivent pas à débiter leur digestion, puis meurent sans changer d'état ou atteignent avec peine la troisième période.

Enfin, compte tenu du fait que les éclosions ont lieu de mai à septembre, avec un maximum en juillet, que l'intermue I (phase segmentée ZI + phase dilatée PI) et l'intermue II (Z2 + P2) durent en moyenne 10 semaines, le tableau nous révèle que la vase contient des mélanges continuels de représentants des diverses phases des deux premiers stades larvaires.

## 2. Stade larvaire 3.

Sur 56 pranizes de troisième stade, 11 furent fixées expérimentalement ; leurs données chronologiques sont réunies dans le tableau II ; parmi ces Z3 fixées, certaines proviennent de la vase de Penzé : la durée exacte de leur phase segmentée est inconnue ; les autres sont des animaux d'élevage qui ont effectué leur seconde mue larvaire au laboratoire, quelques-uns même leur première mue : on suit le troisième stade larvaire entier sur ces animaux (Tableau II, et colonne 3 du tableau III).

Nous avons récolté les 45 autres Paragnathes à des étapes variées de leur évolution et noté les durées des périodes digestives contrôlées ; on déduit de ces valeurs la durée moyenne de chaque période et sa variabilité (colonne 4 du tableau III).

Au tableau II figure la chronologie de ce troisième stade larvaire qui n'a pu être établie, contrairement à ce qui a été fait antérieurement, qu'après connaissance des durées des périodes de l'intermue, puisque les temps précédant la récolte nous sont forcément inconnus.

Nous notons quelques remarques sur le troisième stade larvaire.

1) La durée moyenne de la phase de dilatation dure au minimum 13 semaines ; les P3 d'élevages dont la digestion paraît plus rapide (6 à 8 semaines), correspondent à la fraction rapide de la population.

Si l'on admet que la zuphée mène une vie libre de 4 semaines, le troisième intermue larvaire (Z3 + P3) des Gnathiidés se prolonge pendant 4 mois.

2) La période I est toujours la plus longue. Il arrive que des P3 restent pendant 2 mois en état de dilatation intestinale ou en ébauche de formation des caecums avec présence des deux files longitudinales d'ovocytes chez les pranizes femelles.

3) Les périodes II, III et IV sont sensiblement équivalentes. Donc la fin de la rumination (caecums 1/2 à 2 caecums) est plus rapide que les tout premiers phénomènes et, d'autre part, l'exuviation postérieure s'opère sans difficulté, les modifications morphologiques entre abdomen larvaire et adulte étant assez minimes.

En revanche, la région céphalique de l'adulte, mâle ou femelle, diffère notablement de la tête d'une pranize. L'exuviation antérieure est longue et précédée d'une période d'achèvement de l'élaboration des tissus.

4) Les animaux à développement très lent ne parviennent généralement pas au bout du cycle. Il existe néanmoins des larves qui, 6 mois et demi à 7 mois après la récolte, se sont métamorphosées : l'une était un mâle (janvier-juillet), l'autre une femelle (mai-décembre).

5) Le tableau établissait la possibilité de trouver des Z3 d'octobre à février. Effectivement, les fixations expérimentales ont toutes eu lieu en automne — mi-septembre à fin décembre —. Les métamorphoses ont eu lieu de mi-novembre à mi-février ; il est apparu surtout

TABLEAU I

h. = heures. - j. = jours. - s. = semaines. - (...) = animaux morts.

ETAPE DU CYCLE	STADE I					STADE II				
	Chronologie évolutive			Epoque		Chronologie évolutive			Epoque	
	Rapide	Moyen	Lent			Rapide	Moyen	Lent		
Eclosion				mai juillet septembre	Z <sub>1</sub>					
Phase zuphée	10 j.	15 j.	1,5 mois	mi-juillet	Z <sub>1</sub>	2 s.	4 s.	8 s.	juillet fin septembre novembre	Z <sub>2</sub>
Fixation	2 h.	10-36 h.	48 h.	mi-juillet	P <sub>1</sub>	8 h.	13 h.	24 h.	septembre mi-novembre	Z <sub>2</sub>
Phase pranize : Caecums 1/3	10 j.	2-6 s. 4 s.	8 s. (9 s.)	juillet août	P <sub>1</sub>	1 s.	2-7 s. 5 s.	8 s.	mi-novembre	P <sub>2</sub>
Caecums 1/2	13 j.	3-8 s. 6 s.	10 s. (4 mois)	août	P <sub>1</sub>	10 j.	3-8 s. 5,5 s.	8 s.	fin-novembre	P <sub>2</sub>
2 caecums	3-5 s.	5-10 s. 7,5 s.	12 s. (4 mois)	août septembre	P <sub>1</sub>	15 j.	4-9 s. 6,5 s.	9 s. (11 s.)	fin-novembre décembre	P <sub>2</sub>
Mue postérieure	3 s.	6-11 s. 8,5 s.	(4 mois)	septembre	1/2 Z <sub>2</sub>	20 j.	4,5-10 s. 7,5 s.	11 s.	mi-décembre	1/2 Z <sub>3</sub>
Mue antérieure	3,5-5 s.	6-13 s. 10 s.		juillet septembre novembre	Z <sub>2</sub>	3,5 s.	6-12 s. 9 s.	13 s.	octobre janvier février	Z <sub>3</sub>

TABLEAU II

h. = heures. - j. = jours. - s. = semaines. - (...) = animaux morts.

ETAPE DU CYCLE	STADE III — Elevages : 11				STADE III — Animaux récoltés : 45					
	Chronologie évolutive			Epoque	Chronologie évolutive			Epoque		
	Rapide	Moyen	Lent		Rapide	Moyen	Lent			
Phase zuphée	2 s.	4-8 s.	8 s.	septembre octobre novembre décembre	?	?	?		Z <sub>s</sub>	
Fixation	6 h.	48 h.	quelques jours	septembre à décembre	?	?	?		Z <sub>s</sub>	
Phase pranize : Caecums 1/3	1 s.	2-2,5 s. 2 s.	2,5 s. 4,5 s.	octobre à décembre- janvier	?	?	?	décembre août	décembre janvier février mars	P <sub>s</sub>
Caecums 1/2	2 s.	2,5-3,5 s. 3 s.	3,5 s. 8 s.	octobre à janvier	3° s.	6°-9° s.	9° s.	décembre août mai	février mars avril	P <sub>s</sub>
2 caecums	3 s.	3-4,5 s. 4 s.	4,5 s. (15 s.)	novembre à janvier	3,5° s.	8°-12° s.	(12° s.) 13° s.	janvier février juin août septembre octobre	mars avril mai	P <sub>s</sub>
Mue postérieure	4 s.	4-6 s. 5 s.	6 s.	novembre à janvier	4° s. 4,5° s.	10°-15° s.	(12° s.) (13° s.) 15°-17° s.	février	avril mai juin	1/2 Adulte
Mue antérieure	4,5 s.	5,5-8 s. 6,5 s.	8 s.	mi-novembre à mi-février	5°-6° s.	11°-18° s.	23° s.	janvier à décembre	mai à juillet	Adulte
Adulte	4,5 s. ♂ normal ♂ petit	7-8 s. ♂ et ♀ normaux	8 s. ♂ et ♀ normaux		6°-7° s. = + 1,5 à 2 mois	13°-20° s. = + 3 à 5 mois	25° s. = + 6 à 8 mois	♂	♀	

PARAGNATHIA FORMICA

des mâles, peu de femelles ; malgré cette inégalité numérique des sexes, la durée de l'intermue des pranizes femelles ne diffèrait pas de celle des pranizes mâles. Par contre, dans la nature, on n'observe pas de métamorphoses femelles en automne et en hiver.

D'après les tableaux I, II et III, nous comparons les données des trois stades larvaires.

I. A chaque stade, la zuphée épuise ses réserves pendant au moins deux semaines avant de se fixer. Nous avons remarqué que

TABLEAU III

j. = jours. - s. = semaines. - z. = zuphée. - P. = pranize. - A. = adulte.

DURÉE DES PÉRIODES DIGESTIVES							
PÉRIODES	STADE I	STADE I	STADE III Elevage	STADE III - Animaux récoltés			
				Rapides	Moyens	Lents	
Zuphée	2-4 s.	2-8 s.	2-8 s. 5 s.	?	?	?	Z
Pranize : I caecums 1/3	2-6 s.	2-7 s.	1-3 s. 2 s.	≥ 2 s.	≥ 3-6 s.	≥ 8 s.	P
II caecums 1/2	1-2 s.	1-2 s.	0,5-1 s. 1 s.	1 s.	3-4 s.		P
III 2 caecums	1-2 s.	1-2 s.	0,5-1 s. 1 s.	2 j.	2-3 s.	4 s.	P
IV Fin mue postérieure	1-2 s.	0,5-1 s.	1-1,5 s. 1,25 s.	0,5-1 s.	2-3 s.	4 s. 11-12 s.	1/2 Z 1/2 A
IV' Début mue antérieure	0	0	0	1 s.	1-3 s.	3-4 s.	1/2 Z 1/2 A
V Fin mue antérieure	2 j. à 1 s.	0,5-1,5 s.	0,5-2 s. 1,5 s.	1 s.	2-3 s.	8 s.	Z A
Durée de la phase pranize	10 s.	10 s.	7 s.	≥ 6 s.	≥ 13 s.	30 s. environ	

les Z3 supportent aisément un jeûne complet de trois semaines. Il n'y a pas de différence entre Z2 et Z3 ; seule, la Z1 est un peu moins résistante.

2. La période I manifeste toujours une labilité prononcée ; elle correspond à une phase de stabilité physiologique.

3. La troisième évolution digestive qui se superpose aux phénomènes complexes de la préparation à la métamorphose, dure quelques semaines de plus que les deux premières.

La digestion une fois commencée se poursuit régulièrement jusqu'à la mue.

4. La chronologie des pranizes rapides est exactement semblable dans les trois cas ; la phase « pranize » dure 4 à 5 semaines.

Les fluctuations chronologiques dans chaque stade s'expliquent par les variabilités individuelles que révèle l'examen d'une population nombreuse ; de même, les pranizes à développement accéléré ne sont que les manifestations extrêmes de cette variabilité.

VI. — CHRONOLOGIE GÉNÉRALE : CYCLE MÂLE ET CYCLE FEMELLE.  
RÔLE DE LA TEMPÉRATURE.

Le cycle évolutif de *Paragnathia formica* (Hesse) peut donc se résumer de la façon suivante :

	CYCLE PRÉCOCE	CYCLE MOYEN	CYCLE TARDIF
éclosion = Z1 2 semaines .. P1 2,5 mois	début avril	juillet	août- septembre
1° mue larvaire = Z2 3 semaines .. P2 3 mois	fin juin	septembre	novembre
2° mue larvaire = Z3 5 semaines .. P3 3,5 mois	septembre	décembre	février- mars
Métamorphose = Adulte .....	février	mai	juillet- août

Nous pouvons confirmer ce que Monod affirmait en croyant impossible de le prouver : « que les pranizes qui, au printemps et dès la fin de l'hiver, gagnent les berges pour la métamorphose, proviennent de l'été précédent » (p. 260). Mais nous infirmons ce qui suit dans le texte : aucune larve ne passe 6 mois (automne-hiver) sur le poisson. D'autre part, le développement embryonnaire ne dure qu'un à deux mois, et non quatre.

Basé sur les données moyennes de chaque intermue, le cycle couvre une année, d'une éclosion à l'autre. Les zuphées I naissent entre le début et la fin de l'été ; des métamorphoses se font du printemps à l'été, elles sont nettement saisonnières. Or, à ce propos, plusieurs constatations s'affrontent.

1. Les métamorphoses des femelles sont effectivement saisonnières dans la nature.

2. Des métamorphoses mâles ont lieu à peu près toute l'année ; elles sont abondantes au printemps et en été ; elles s'arrêtent en décembre. Monod parlait de métamorphoses mâles sans rythme spécial. Il est vrai qu'il est difficile de contrôler les métamorphoses mâles dans la nature.

3. On trouve des mâles durant toute l'année parce qu'ils ont une longévité considérable, tandis que les femelles meurent peu après l'éclosion des jeunes ; donc, après août-septembre, il n'y en a plus.

4. a) On trouve beaucoup de P3, mâles et femelles, de décembre à juillet, en quantités égales.

b) — en été, on trouve des P3 mâles et très peu de femelles ;  
— en août, les P3 ramassées sont toutes mâles et donnent des adultes en automne.

c) en automne jusqu'en décembre, on trouve très peu de P3, qui sont :

- en période I, donc de sexe indéterminable ;
- en caecums 1/2 ou plus, et l'on voit qu'elles sont mâles.

Comment expliquer cette apparente différence entre le cycle des mâles et celui des femelles ?

Le cycle femelle est conforme au schéma général mais, connaissant la possibilité d'intermues très lents de chaque stade larvaire, la disparition brusque et totale des P3 femelles, fin juillet, reste frappante (cf. 1 et 4b).

Cette même variabilité, en conduisant à un éventail de récolte des P3 très largement étalé de décembre à septembre suivant, autorise par contre la présence des pranizes mâles entre décembre et août (cf. 4a et 4b).

Par ailleurs, nous avons élevé des *Paragnathia formica* (Hesse) à des températures variées et remarqué que le froid bloque l'évolution digestive, donc les processus de la mue (animaux à la température de 4 à 5° C) :

— une pranize placée au froid juste après la fixation reste en dilatation intestinale tant que la température est basse. Une pranize est restée dans cet état durant 4 mois, à 4° C.

— quand on la replace à la température ambiante du laboratoire (21°), la digestion commence après 4 à 5 jours.

— le froid bloque la digestion en cours ; elle reprend quand on augmente la température. Ainsi, cinq P2 avaient ébauché leur évolution digestive à 16-17° jusqu'en caecums 1/3 et caecums 1/2 en 4 semaines. Puis elles ont été placées à 4° pendant 4 semaines ; elles n'ont pas varié. Remises à 21°, elles ont repris leur digestion normale après une semaine.

— l'élévation de la température au-delà de 25° provoque la mort des animaux. Une température d'élevage de 19-21°, supportée par les P3 mâles, est souvent néfaste aux P3 femelles. Entre 10° et 18°, 20° au plus, les cycles mâles et femelles sont identiques, fournissant des mâles et des femelles en hiver (tableau II). De même, les pranizes recueillies dans la vase d'avril à juin, ont été maintenues à 16-17° jusqu'à leur métamorphose en été, en mâles et en femelles, ce qui correspond environ à la température naturelle. Nous avons obtenu de la même manière (15°) 2 métamorphoses femelles en octobre et décembre, à partir de pranizes trouvées en juin et août — cette dernière sans doute exceptionnellement attardée, serait morte dans la vase chaude de l'été, mais s'est bien développée à la température de l'élevage.

La température influe donc sur l'évolution des pranizes au cours de chaque intermue, mais il semble que la sensibilité particulière des P3 aux variations de température soit un des facteurs qui conditionnent les différences entre les cycles des mâles et des femelles.

Tout refroidissement du milieu freine les phénomènes digestifs ; inversement, l'échauffement ne paraît pas entraîner l'accélération de la digestion, mais il diminue les possibilités de survie des animaux et provoque la mort des moins résistants, ce qui est le cas notamment des P3 femelles.

Dans les conditions expérimentales, à une température constante voisine de 15-17°, plus généralement entre 10° et 18°, l'évolution de toutes les pranizes est identique dans un même stade larvaire. Les cycles mâles et femelles sont simultanés ; il est possible d'obtenir des métamorphoses de mâles et de femelles à toute époque de l'année.

Or, dans la nature, la vase est soumise aux conditions saisonnières : en automne et en hiver, où la température descend au voisinage de 10-12°, on doit assister à un blocage de l'évolution des animaux ; en été, la plupart des P3 femelles meurent quand la vase atteint 20°, tandis que les P1, P2 et P3 mâles résistent mieux à une température éventuellement élevée jusqu'à 23°. Ainsi, les P3 femelles disparaissent au cours de l'été ; en conséquence et compte tenu de la durée de chacun des trois intermues larvaires, il ne peut y avoir de métamorphoses femelles qu'entre le printemps et l'été. Par contre, la plus grande résistance des pranizes jeunes et des P3 mâles permet l'étalement sur toute l'année du cycle des individus mâles.

On peut en déduire 4 types de cycles.

#### I. Cycle moyen normal = P3 mâles et femelles d'hiver et de printemps.

Les P3 qui apparaissent en abondance au milieu de l'hiver trouvent une température basse, inférieure ou égale à 10°, qui a pour conséquence de bloquer la première période digestive. Au printemps, l'élévation de la température, même faible, rompt cette « diapause » : on obtient des mâles et des femelles adultes, du printemps à l'été ; les éclosions se font en fin de printemps et en été.

#### II. Cycle tardif = P3 mâles et femelles d'été.

Après des éclosions tardives, les pranizes n'atteignent le troisième stade qu'au printemps ; elles se développent sans « diapause » (phase de blocage), la température à cette époque étant favorable au démarrage des phénomènes digestifs. Les métamorphoses se font encore au début de l'été ; il y a des mâles et des femelles qui, elles-mêmes, donneront des éclosions tardives.

#### III. Cycle précoce = P3 mâles d'août.

Après les éclosions précoces, le début du cycle est rapide, car la température est favorable. Les P3 apparaissent en juillet-août de la même année dans une vase chaude. Les pranizes femelles en meurent. Il ne subsiste que les pranizes mâles, ce qui explique la brusque disparition des P3 femelles.

Ces pranizes mâles évoluent rapidement et se métamorphosent en mâles, en automne.

#### IV. Cycle normal un peu tardif = P3 d'automne bloquées.

Après des éclosions de juillet, le cycle est également très rapide au début, car la température est élevée, mais certainement néfaste à beaucoup de larves de chaque intermue. Celles qui résistent deviennent P3 en automne. A ce moment, la diminution de la température cause le blocage en période I chez les pranzes dont la digestion n'est pas commencée, car elles viennent de regagner la berge, ou bien elle ralentit l'évolution en cours. Parmi ces rares spécimens d'automne, ceux bloqués en période I sont aussi bien des mâles que des femelles qui, en reprenant leur évolution dès le printemps, conduisent à des éclosions précoces. Mais ceux dont l'évolution digestive est ralentie, sont obligatoirement de sexe mâle parce que leur fixation, puis le début de leur digestion, s'étaient effectués encore en été, quand la chaleur de la vase faisait mourir les individus de sexe femelle.

#### VII. — CONCLUSION.

Comme l'avait décrit Mouchet, le cycle évolutif de *Paragnathia formica* (Hesse) comprend trois stades larvaires que nous avons identifiés par l'étude du cycle complet. Il est probable que l'on peut généraliser ces conclusions à l'ensemble du groupe des Gnathiidae. D'autre part, l'action de températures variées, en prouvant l'influence des variations de la température sur l'évolution larvaire, permet de définir les causes probables du rythme saisonnier des métamorphoses femelles et d'établir des cycles évolutifs différents pour les individus mâles et femelles.

#### Summary

We studied the complete evolutive cycle of *Paragnathia formica* (Hesse) (Isopoda-Gnathiidae), getting evidence of 3 larval stages which probably would characterize all the Gnathiidae. Experiences of various temperatures conditions enable us to conclude that the seasonal rythm of female metamorphosis and the differences between male and female biological cycle depends on the temperature variations.

#### Zusammenfassung

Wir studierten die vollständige Biologie der Art *Paragnathia formica* (Hesse) (Isopoda-Gnathiidae). Dabei fanden wir 3 Larvenstadien, die wahrscheinlich die ganze Gruppe der Gnathiidae kennzeichnen.

Zuchtexperimente bei verschiedenen Temperaturen ermöglichen uns auf einen Einfluss der Temperaturenvariationen zu schliessen einmal auf den Jahreszeit-rythmus Verwandlungen der Weibchen dann auch auf Unterschiede zwischen weiblichem und männlichem Zyklus.

## INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- DOHRN, A., 1870. — Entwicklung und Organization von *Praniza (Anceus) maxillaris*, *Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Arthropoden*, Heft I, n° 4, pp. 65-90 (id. in *Zeit. f. Wiss. Zool.*, XX).
- HESSE, E., 1864. — Mémoires sur les Pranizes et les Ancées (texte complet). - *Mém. Savants Etrangers, Acad. Sc.* - XVIII - pp. 231-302.
- MONOD, TH., 1926. — Les Gnathiidae - Essai monographique - *Thèse - Paris*.
- MOUCHET, S., 1928. — Note sur le cycle évolutif des Gnathiidae. *Bull. Soc. Zool. France*, T. LIII, pp. 392.
- MOUCHET, S., 1928. — Contribution à l'étude de la digestion chez les Gnathiidae. *Bull. Soc. Zool. France*, T. LIII, p. 442.
- SMITH, G., 1904. — Metamorphosis and Life-history of *Gnathia maxillaris*. - *Mittheil. Zool. Stat. Neapel*, XVI, pp. 469-479.
- SMITH, G., 1905. — High and low dimorphism with an account of certain Tanaidae of the Bay of Naples. *Mittheil. Zool. Stat. Naepel*, XVII, pp. 312-340.
- WAGNER, N., 1866. — Observations sur l'organisation et le développement des Ancées. *Bull. Acad. Imp. des Sc. de Saint-Petersbourg*, X, pp. 498-502.