

TRAITÉ
DE
ZOOLOGIE

ANATOMIE, SYSTÉMATIQUE, BIOLOGIE

PUBLIÉ SOUS LA DIRECTION DE

PIERRE-P. GRASSÉ

Membre de l'Institut

TOME
VII

CRUSTACÉS

FASCICULE III A

PÉRACARIDES

Sous la direction de

Jacques FOREST

*Muséum National d'Histoire Naturelle
École Pratique des Hautes Études*

Par

M. Băcescu, D. Bellan-Santini, G. A. Boxshall, Ph. Cals, J.-P. Casanova,
H. Dalens, M. Gutu, R. R. Hessler, J.-P. Lagardère, Th. Monod, † H. Nouvel,
I. Petrescu, M.-L. Roman, † J. Sieg, J.-P. Trilles, Les Watling

Traité de zoologie

TOME VII – Fascicule III A

CRUSTACÉS PÉRACARIDES

TABLE DES MATIÈRES

Robert R. Hessler et Les Watling – Les Péracarides :
un groupe controversé

Th. Monod et Ph. Cals – Thermosbænacés

G. A. Boxshall – Spélaogriphacés

J.-P. Casanova, H. Nouvel † et J.-P. Lagardère – Mysidacés

Robert R. Hessler – Mictacés

D. Bellan-Santini – Amphipodes

M.L. Roman et H. Dalens – Isopodes (Épicarides exclus)

J.P. Trilles – Isopodes Épicarides

M. Gutu et J. Sieg † – Tanaïdacés

M. Bacescu et I. Petrescu – Cumacés

Le Traité de Zoologie a été conçu et organisé par P.-P. Grassé comme "un ouvrage didactique destiné à la fois aux étudiants et aux spécialistes", avec l'ambition de mettre à leur disposition un synthèse claire et moderne du savoir sur les différents groupes animaux. Tel qu'il est réalisé, avec le concours de plusieurs centaines de collaborateurs, le Traité n'a pas d'équivalent dans la littérature zoologique internationale actuelle.

Aux deux volumes sur les Crustacés publiés en 1994 et 1996, s'en ajoute aujourd'hui un troisième, le fascicule IIIA, consacré au vaste ensemble des Péracarides.

Le premier chapitre, par Robert R. Hessler et Les Watling, expose les caractéristiques qui définissent habituellement ce super-ordre, mais également les opinions exprimées au cours des dernières années et tendant à mettre en doute son homogénéité.

Les huit ordres de Péracarides sont traités dans des chapitres distincts, les Épicarides étant néanmoins séparés de l'ensemble des autres Isopodes. Comme dans le fascicule précédent, on trouvera ici, pour chaque groupe, l'essentiel des connaissances actuelles dans les différents domaines couverts par le Traité : morphologie et anatomie interne, particularités physiologiques, reproduction et développement, éthologie et écologie, biogéographie, phylogénie et enfin systématique, avec la classification généralement adoptée aujourd'hui. Ce dernier thème a fait l'objet d'une extension particulière pour l'ordre le plus nombreux et le plus diversifié, les Isopodes, Épicarides y compris. L'illustration comprend de nombreux dessins, schémas ou photographies MEB, reproduits de la littérature ou originaux. Enfin, avec plus de 1700 références au total, l'ouvrage constitue une importante source bibliographique.

Les seize carcinologistes français et étrangers qui ont collaboré à la rédaction de ce fascicule comptent parmi les meilleurs spécialistes des groupes concernés.

The Traité de Zoologie was devised and organized by P.-P. Grassé as "a didactic work intended for students as well as for specialists", with the purpose of placing at their disposal a clear and modern synthesis of the knowledge on the various animal groups. As it has evolved, the form of the Traité, with several hundreds of collaborators, has no equivalent in international zoological literature.

Following the first two Crustacea volumes, which appeared in 1994 and 1996, the third volume (IIIA) is now published, devoted to the very large assemblage of Peracarida.

The first chapter of volume IIIA, by Robert R. Hessler and Les Watling, reviews the characters which traditionally define this super-order, and also the debate that has taken place during recent years, which has cast some doubt on its homogeneity.

The eight included orders are treated in individual chapters, except the Isopoda, from which the Epicarida have been given a separate chapter. As in the previous volumes, each group is provided with an account of the present knowledge in the field covered by the Traité: morphology and internal anatomy, physiological features, reproduction and development, ethology and ecology, biogeography, phylogeny and, lastly, systematics, with the classification presently used. This last topic has been given extensive coverage for the largest and most diverse order, the Isopoda. The text is supported by a great number of illustrations: drawings, SEM photographs, and diagrams, either original, or reproduced from the literature. Lastly, with more than 1700 references, the work is also a very rich bibliographical source.

The sixteen French and foreign carcinologists who contributed to the volume are among the best specialists in their respective fields.

RENSEIGNEMENTS

Éditions scientifiques, Musée océanographique, Avenue Saint Martin, MC 98000 Monaco
Tél. : +377 93 15 36 00 – Fax. : +377 93 50 52 97 – Tél. et Fax. : +377 93 15 36 58 – Email : pub@ocean.org

ORDRE DES ISOPODES (Épicarides exclus)
(*Isopoda* Latreille, 1817)

par

Marie-Louise ROMAN
Université Aix-Marseille III

et

Henri DALENS
Université Paul Sabatier, Toulouse

MORPHOLOGIE

Les Isopodes sont des Péracarides et, comme tel, l'Isopode adulte (fig. 7.1A et B) est caractérisé par la présence d'une lacinia mobilis mandibulaire et, chez la femelle ovigère, par des oostégites.

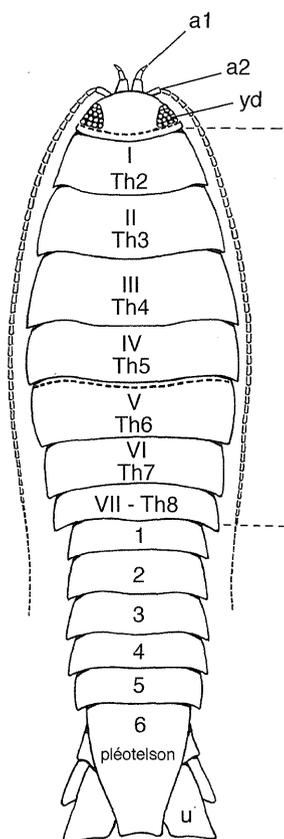


Fig. 7.1A.

Céphalon
Yeux sessiles dorsaux (*yd*) et ventraux (*yv*)
Antennules (*a1*) et antennes (*a2*)
Une paire de maxillipèdes operculiformes (*Mxp*)

Péréion
7 thoracomères ou *Th2* à 8
(du faciès caridoïde)
= 7 péréionites I à VII
Élargissement dû aux plaques coxales (*pc*)
Sept paires de péréiopodes uniramés dont
les coxopodites sont fusionnés aux tergites
Chez la femelle, orifices génitaux
situés latéralement sur le sternite V
Chez la femelle gravide, lamelles incubatrices
sur les sternites I à V
Chez le mâle, le sternite VII
porte deux papilles génitales (appendix genitalia)

Pléon
5 pléonites (1 à 5)
Élargissement dû aux néopleurons
5 paires de pléopodes biramés (*pl*)
Pléopodes 2 avec les organes copulateurs
(appendix masculina)

Pléotelson
Pléonite 6 fusionné au telson (6 + t)
Une paire d'uropodes biramés portée
par ce pléonite 6 (*u*).

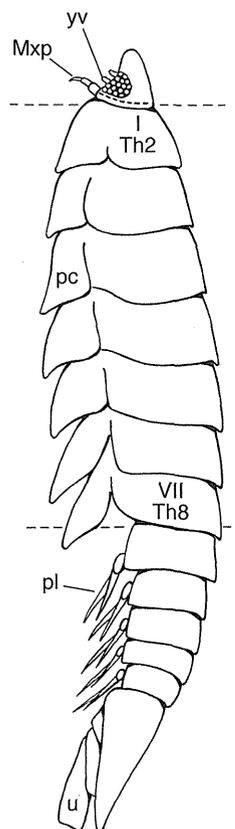


Fig. 7.1B.

Les autres caractéristiques sont : développement direct chez les formes libres ou indirect chez les formes parasites, spermatozoïde filiforme, femelle ovipare, mue en deux temps (région postérieure d'abord, puis région antérieure).

DIMENSIONS. — Les Isopodes adultes, pratiquement tous benthiques, ont une taille comprise entre une fraction de millimètre et quelques centimètres. Le seul géant du groupe est le Flabellifère bathyal *Bathynomus giganteus* (380 mm). Quelques autres espèces ont aussi une taille respectable : *Glyptonotus antarcticus*, 90 mm, et *Saduria entomon*, 120 mm, Valvifères infralittoraux ; *Paropsurus giganteus*, 60 mm, Asellote bathyal. Les petites espèces sont les plus nombreuses : les Munnidae mesurent souvent moins de 1 mm ; *Microcharon stygius*, 1 mm (Asellote troglobie), *Lapilloniscus partizii*, 1,25 mm (Oniscidé endogé) ; *Nannoniscus spinicornis*, 1,25 mm (Asellote bathyal), *Macrostylis hadalis*, 4,4 mm (Asellote hadal)... Il y a une relation plus ou moins nette entre la taille et la localisation bathymétrique (Wolff, 1962).

DIVERSITÉ MORPHOLOGIQUE. — La morphologie d'un Isopode adulte est très variable et diffère d'un sous-ordre à l'autre dans les proportions relatives des trois tagmes et du telson. Un même tagme peut offrir des types structuraux métamériques différents (Cals, 1974). Le corps est aplati dorso-ventralement chez la quasi-totalité des Isopodes, tout en ayant des tergites plus ou moins voûtés. Il est fréquemment cylindrique ou subcylindrique (Anthuridea, Arcturidae). Exceptionnellement, le tagme postérieur et le telson sont comprimés latéralement (Phreatoicoidea). La plasticité morphologique de l'Isopode est grande. Actuellement, il est admis qu'une corrélation existe entre l'habitat, le mode de vie et la morphologie de l'Isopode, quelle que soit son appartenance systématique, d'où des phénomènes de convergence morphologique très fréquents. Certains Isopodes peuvent s'enrouler sur eux-mêmes (fig. 7.59 à 7.67) en une boule plus ou moins parfaite, aptitude à laquelle Verhoeff a donné le nom de « volvation ». Chacun des trois tagmes peut être modifié par la coalescence d'un tagme à l'autre ou par celle d'un métamère à l'autre dans un même tagme ; mais leur plan d'organisation reste unique. Dans la majorité des cas, le tagme médian (péréion), qui porte les appendices ambulatoires, est plus large que le tagme postérieur (pléon et pléotelson).

RÉGION CÉPHALIQUE

Ce tagme antérieur (fig. 7.1) a fait l'objet de nombreuses études dont celles de Schmalzfuss (1974) sur *Saduria entomon* (fig. 7.104), *Ligia oceanica* et *Tylos latreillei*, de Cals (1978) sur *Paragnathia formica* (fig. 7.6) et de Marvillet (1978) sur *Caecosphaeroma* (fig. 7.5) qui précisent celles de Lloyd (1908) sur *Bathynomus*, de Tait (1917) sur *Glyptonotus*, de Jackson (1926), de Manton (1964) et de Vandell (1943) sur les Oniscidea. La région céphalique, formée par la fusion du céphalon et généralement du premier thoracomère (Th1) porte une paire d'yeux composés sessiles et six paires d'appendices (antennules, antennes, mandibules, maxillules, maxilles, maxillipèdes) sauf chez *Onchotelson* (Phreatoicoidea) dont

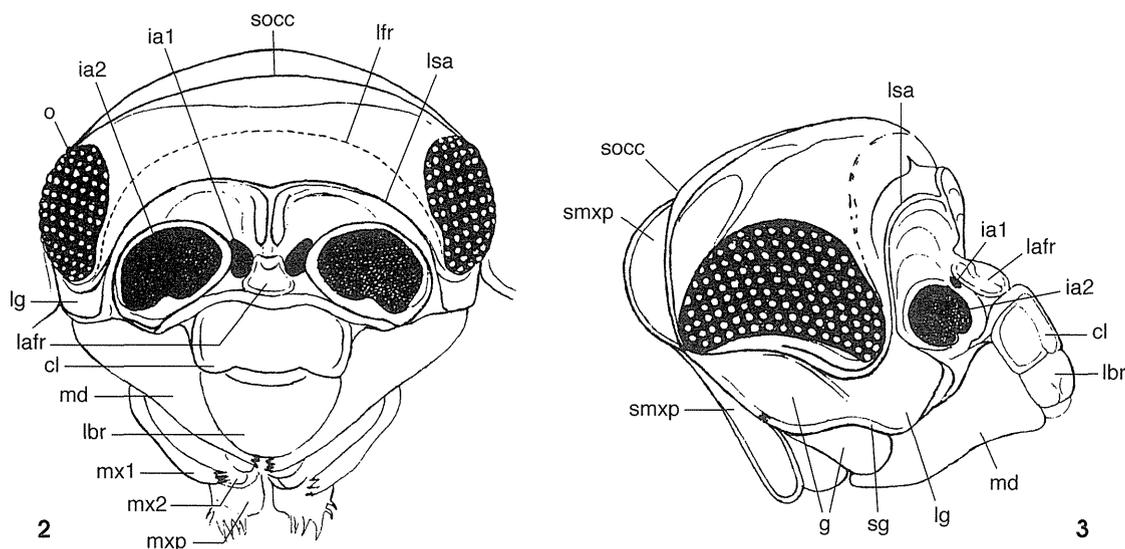
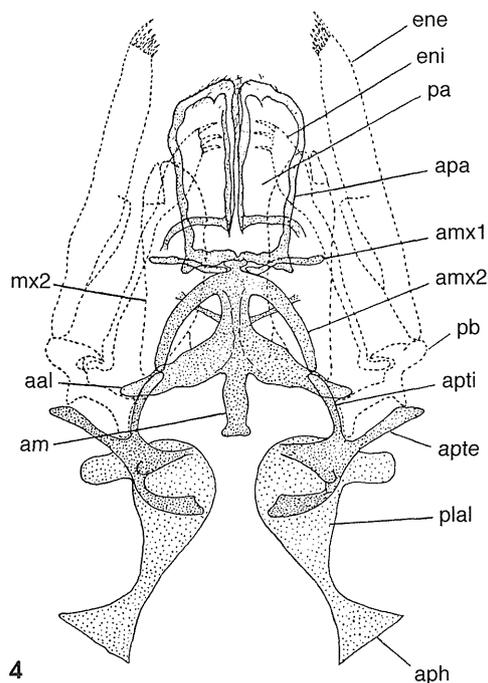
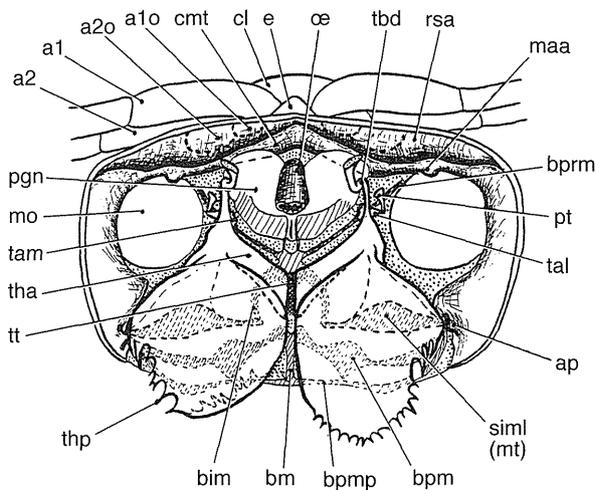


Fig. 7.2 et 7.3 — Céphalon de *Ligidium hypnorum* : vue frontale (2) et profil droit (3).

cl, clypéus ; g, géna ; ia1, insertion antennulaire ; ia2, insertion antennaire ; lafr, lame frontale ; lbr, labre ; lfr, ligne frontale ; lg, lame géna ; lsa, ligne supra-antennaire ; md, mandibule ; mx1, maxillule ; mx2, maxille ; mxp, maxillipède ; o, œil ; sg, sillon géna ; smxp, sclérite maxillipédial ; socc, sclérite occipital (d'après RADU, 1983).



4



5

Fig. 7.4 — Système endophragmal de *Tylos latreillei*. Le système endopleural (c'est-à-dire les pièces *aal*, *aph*, *apti*, et *apte*) est normalement situé dans un plan perpendiculaire au plan du papier. Dans la préparation, il a été rabattu vers l'arrière et se trouve situé sur le même plan que le système endosternal.

Les maxilles et les maxillules ont été figurées en pointillé, en position normale : *aal*, apodème alaire ; *am*, apodème médian ; *amx1*, apodème maxillulaire ; *amx2*, apodème maxillaire ; *apa*, apodème des paragnathes ; *aph*, apodème pharyngien ; *apte*, apodème ptérygoïde externe ; *apti*, apodème ptérygoïde interne ; *ene*, endite externe de la maxillule ; *eni*, endite interne de la maxillule ; *mx2*, maxille ; *pa*, paragnathe ; *pb*, pièce basilaire de la maxillule (précoxa et coxa fusionnées) ; *plal*, plaque alaire (d'après VANDEL, 1948).

Fig. 7.5 — Situation du tentorium chez *Caecosphaeroma*. Vue dorsale. Le toit de la capsule céphalique a été enlevé, ainsi que les phragmes postoccipitaux et l'estomac. On voit par transparence l'armature squelettique ventrale.

a1, antennule ; *a1o*, orbite d'insertion de l'antennule ; *a2*, antenne ; *a2o*, orbite d'insertion de l'antenne ; *ap*, apodème latéroventral de la capsule céphalique ; *bm*, barre médiane ; *bim*, bras intermaxillaire ; *bpm*, bras postmaxillaire ; *bpmp*, bras postmaxillipédial ; *bprm*, bras prémandibulaire ; *cl*, clypéus ; *cmt*, crête intermandibulaire transverse ; *e*, écusson ; *maa*, articulation antérieure de la mandibule ; *mo*, orbite d'insertion de la mandibule ; *mt*, métatentorina ; *œ*, œsophage ; *pgn*, paragnathes ; *pt*, pré-tentorina ; *rsa*, repli supra-antennaire ; *siml*, sclérite intermaxillaire latérale ; *tal*, apophyse latérale du tentorium ; *tam*, apophyse médiane du tentorium ; *tbd*, bras dorsal ; *tha*, région antérieure de la lame tentoriale horizontale ; *thp*, région postérieure de cette lame ; *tt*, pont fibrillo-tendineux médian (d'après MARVILLET, 1972).

Th1 reste individualisé. Une trace de fusion persiste entre céphalon et Th1 chez *Bathynomus* (fig. 7.82) et *Sphaeromides*, *Ligia* et *Ligidium* (fig. 7.2 et 7.3). Cette céphalisation, relativement réduite, peut s'intensifier chez les Gnathiidea, les Seroloidea et quelques Valvifera, car les premier et deuxième thoracomères se fusionnent entre eux et avec le céphalon, la disparition des lignes métamériques par fusion des plaques sternales étant plus ou moins poussée. Chez l'adulte, cette structure métamérique n'est plus reconnaissable que sur la face interne des sternites, grâce à la disposition des replis chitineux de l'endosquelette ou sur la face externe, par des sillons ou par divers sclérites.

Le dimorphisme sexuel porte sur la forme, la taille et l'ornementation de la capsule céphalique. Il est spectaculaire chez les Gnathiidea (fig. 7.78 à 7.81) et quelques Sphaeromatidae mâles (fig. 7.91), et beaucoup plus discret pour quelques Flabellifera (*Annina kumari*). La région dorsale du céphalon est normalement plus ou moins voûtée. Elle s'aplatit considérablement chez les ectoparasites de Poissons (Cymothoidae) favorisant leur alimentation.

Exosquelette céphalique. — Morphologiquement, la région céphalique est constituée d'une région tergale indivise (vertex) et d'une région sternale (face) au contact desquelles se situe la ligne supra-antennaire. La face est creusée de deux grandes dépressions ovoïdes dans lesquelles se logent antennules et antennes. Le front est limité latéralement par les fosses antennaires, postérieurement par la ligne supra-antennaire et, antérieurement, par la lame frontale (frontal lamina). Celle-ci donne naissance, dans sa

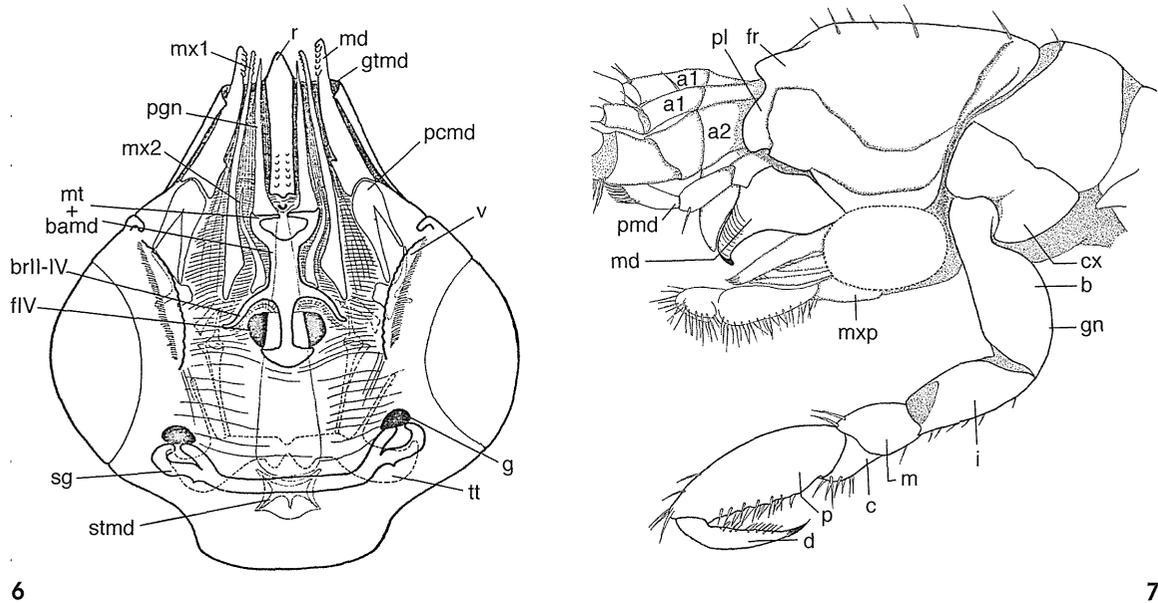


Fig. 7.6 — *Paragnathia formica*, reconstitution, d'après Monod, des divers éléments céphaliques de la pranzite. *bamd*, barre médiane; *brII-IV*, bras post-maxillaire; *fIV*, foramen des pattes-mâchoires; *g*, gnathopode; *gtmd*, gouttière où se loge la mandibule; *md*, mandibule; *mt + bamd*, plaque métastomale soudée à la barre médiane; *mx1*, maxillule; *mx2*, maxille; *pcmd*, pièce basale associée à la mandibule; *pgn*, paragnathe; *r*, raphé; *sg*, sternite des gnathopodes; *stmd*, stomodeum; *tt*, tentorium; *v*, volet céphalique contre lequel le gnathopode se range au repos (d'après CALS, 1978).

Fig. 7.7 — *Nichollsia kashiense* mâle (profil gauche).

a1, première antenne; *a2*, seconde antenne; *b*, basipodite; *c*, carpopodite; *cx*, coxopodite; *d*, dactylo-podite; *fr*, lame frontale; *gn*, gnathopode; *i*, ischiopodite; *m*, méropodite; *md*, mandibule; *mxp*, maxillipède; *pmd*, palpe mandibulaire; *pl*, processus latéral (d'après LAKSHMAN, 1972).

région médiane, au processus frontal, au moins chez les Isopodes primitifs. Sous la lame supra-antennaire se trouve le clypéus qui se prolonge, au-dessus des pièces buccales, par le labre. Enfin, entre les yeux et les mandibules, se trouvent les lames génales.

Chez les Oniscidea, on assiste à une évolution progressive qui va faire passer le céphalon d'un type voisin de celui des formes aquatiques à une organisation différente par le jeu de dispositions diverses. La plus importante est un infléchissement du vertex vers le bas et son intégration, progressivement plus poussée, à la face. La ligne supra-antennaire est alors progressivement rejetée vers le bas et remplacée par une zone de repliement de la région tergale qui sera fréquemment soulignée par une ligne frontale nette. Chez quelques formes coexistent ligne supra-antennaire et ligne frontale. Chez les formes évoluées, seule subsiste la ligne frontale (Jackson, 1928; Vandel, 1943).

La ligne supra-antennaire peut se projeter antérieurement en un processus plus ou moins développé assez aigu (*Rocinela cubensis*) ou tronqué (*Olencira pregustator*) ou retroussé (*Excorallana tricornis*). Le processus frontal est linguiforme (*Aegathoa*), crochu (*Eurydice spinigera*) ou aplati (*Helleria*). Le clypéus est très en relief (*Excorallana fissicauda*) ou caréné (*Tylos latreillei*).

Endosquelette céphalique (fig. 7.4 et 7.5). — La lame frontale correspond au sternite du métamère antennaire et le clypéus, au sternite du métamère mandibulaire. Chez tous les Isopodes existent un apodème maxillaire et un apodème maxillipédial. Le premier est une plaque basale implantée verticalement entre les insertions des deux maxilles : il se divise, dorsalement, en une plaque frontale reliée par du tissu conjonctif au tergite céphalique et, horizontalement, en une plaque caudale sous-œsophagienne. Le second est une plaque frangée irrégulière, d'origine dorso-latérale, située entre le bord postérieur céphalique et le métamère des maxillipèdes (Schmalzfuss, 1974).

La plaque tentoriale horizontale située au-dessus du tube digestif et les deux phragmes postoccipitaux constituent l'endosquelette de la capsule céphalique. Les insertions musculaires qui en assurent la suspension prouvent qu'il est formé par la coalescence d'éléments issus de segments céphaliques. Une convergence serait possible avec le tentorium des Insectes Aptérygotes (Marvillet, 1978).

Yeux. — Les yeux des Isopodes sont pairs et généralement sessiles quoique parfois portés sur des lobes oculaires (*Colopisthus parvus*) ou des processus soit courts (*Arcturus oculatus*), soit longs (*Santia charcoti*). Le dimorphisme oculaire sexuel est quelquefois spectaculaire (Anthuridea).

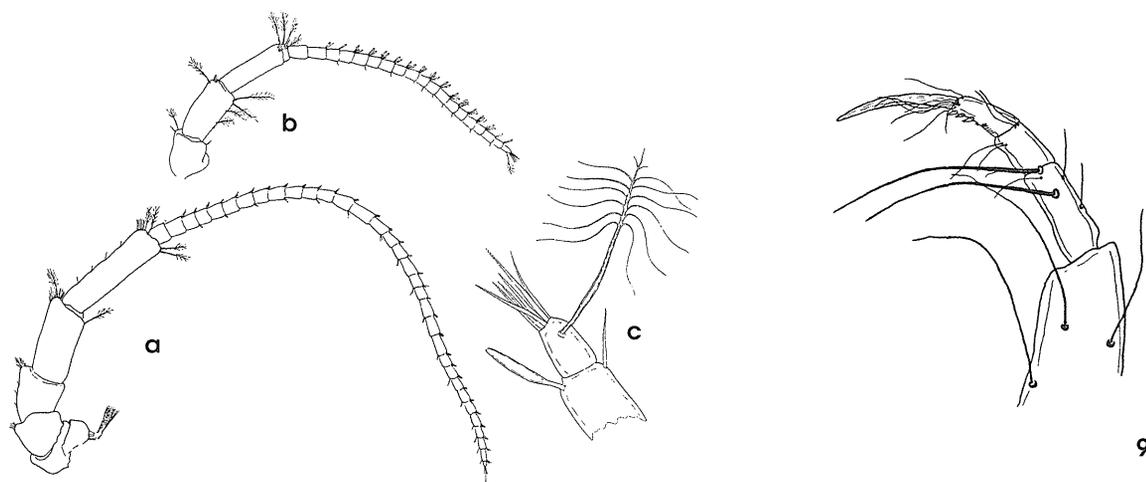
La constitution de l'œil composé des Isopodes rappelle celle des yeux pédonculés des Eucarides. Le nombre d'ommatidies, serrées les unes contre les autres selon une disposition hélicoïdale, est variable : une vingtaine chez *Porcellio* et *Armadillo*, 70 à 100 chez *Sphaeroma*, 150 à 200 chez *Scyphax ornatus*, 420 chez *Aega*, 450 chez *Serolis*, 500 à 1 000 chez *Ligia* (Ruck *et al.*, 1954), jusqu'à 3 000 pour l'œil ventral de *Bathynomus*, mais seulement 1 à 3 chez *Ctenoscia* et *Trichoniscus*. Chez *Haplophthalmus* la majorité des espèces possède une ommatidie alors que certaines en sont totalement dépourvues. Chez certains Aegidae (*A. ommatophylax*) les nombreuses cornéules couvrent en totalité les régions dorsale et latéro-ventrale du céphalon (Hale, 1925). La trace superficielle de l'œil est normalement circulaire mais peut être indentée antérieurement comme si la spirale d'ommatidies s'était ouverte (*Exciorolana geniculata*). Chez les Idoteidae, un rebord saillant, généralement translucide, mais opaque chez *Glyptonotus antarcticus*, sépare l'œil composé dorsal (300 ommatidies) de l'œil composé ventral (25 ommatidies). Les petits yeux dorso-latéraux de *Cirolana microphthalmia* se composent d'une dizaine d'ommatidies jointives, alors que d'autres espèces n'ont plus que quelques ommatidies séparées (6 chez *Maresiella barringtonia*, 4 chez *Stenetrium minocule*) disposées en demi-cercle (*S. glauerti*) ou en ligne (*S. macrochirum*). *Paragnathia formica*, *Stenetrium acutum* et *S. abyssale* sont des cas particuliers puisqu'ils ne possèdent que deux taches pigmentaires oculaires (Monod, 1926). Nombreux sont les Isopodes anophtalmes. La régression de l'appareil oculaire s'observe surtout chez les parasites, les endogés, les cavernicoles, les interstitiels et les vraies formes d'eaux profondes. Cette régression oculaire n'est pas constante et peut atteindre l'appareil dioptrique ou ses éléments sensoriels.

L'ommatidie est l'unité structurale de l'appareil dioptrique. Extérieurement, les cornéules sont généralement lisses. Chez *Porcellio* elles portent des sensilles trichoides (Némanic, 1975). Le diamètre d'une ommatidie est de 75 μm en moyenne pour une longueur de 260-300 μm dans l'œil dorsal et 160-200 μm dans l'œil ventral. Ses cellules rétinienne sont en nombre variable : 4 (Seroloidea), 5 (*Glyptonotus antarcticus*), 6 (*Arcturus*), 7 (Cymothoidea), 14 (*Oniscus*). Normalement, chaque ommatidie possède deux cellules cristalliniennes. Peabody (1939) en trouve quatre chez un embryon; Nilsson (1978) les trouve rudimentaires chez les Asellota littoraux adultes. Généralement, le rhabdome est du type fusionné et continu. Il peut être ouvert chez *Ligia* (Edwards, 1969) ou fusionné et strié chez *Astacilla longicornis* (Nilsson *et al.*, 1977). La lumière a un effet sur la répartition des granules pigmentaires de la cellule rétinienne, de même que sur son organisation ultrastructurale (Martin, 1976; Meyer-Rochow, 1982).

Appendices céphaliques

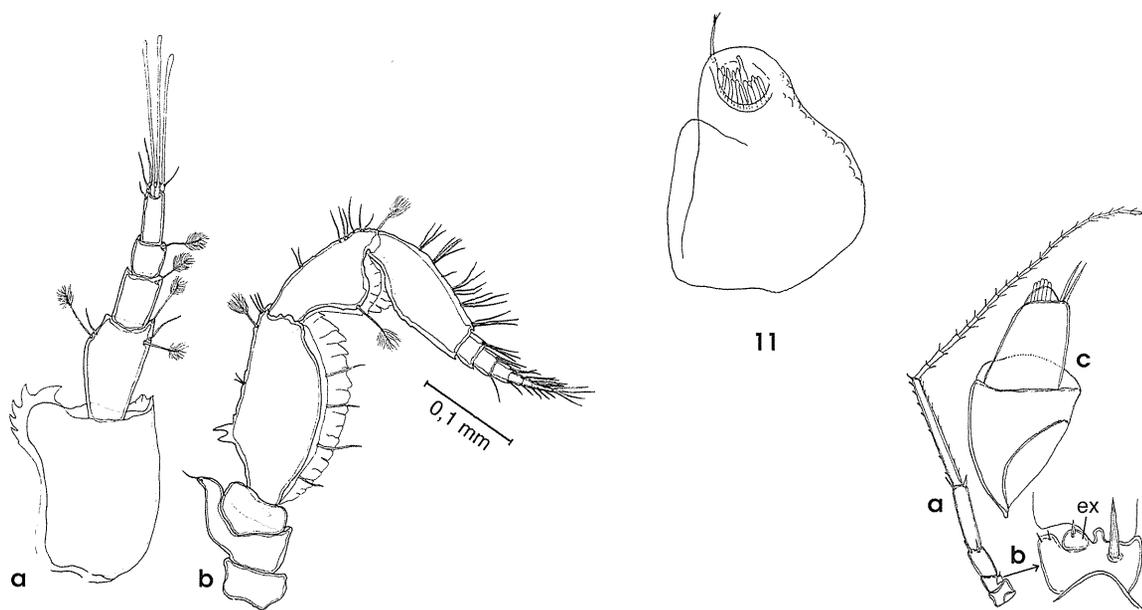
Antennules (fig 7.8, 7.10-14). — Les premières antennes ou antennules sont préorales. Leur pédoncule est généralement triarticulé et leur flagelle (endopodite) peut avoir jusqu'à 90 articles (*Pontogelos*) ou plus chez certains Asellota. L'antennule est généralement plus courte que l'antenne sauf chez quelques rares Cirolanoidea (*Phoratopus*, *Pseudaega*). Elle semble spécialisée dans l'information chimique (Wägele, 1983; Pynnonen, 1985) ou dans l'évaluation de l'hygrométrie (Haug *et al.*, 1984). Alors que l'antennule des Eumalacostracés est biramée, les Isopodes offrent un exemple de retour secondaire à l'état unirame (McLaughlin, 1982). Très exceptionnellement, une écaille articulée existe, développée ou réduite, sur le troisième article pédonculaire. Elle est caractéristique de certains Flabellifera comme *Bathynomus*, *Paralimnoria* et *Limnoria*. Elle s'observe chez la femelle de *Mesanthura hieroglypha* (Miller *et al.*, 1952) et même chez un jeune *Cirolana* (Menzies, 1957). Vestige de l'exopodite de l'appendice archaïque des Arthropodes Crustacés, cette écaille permet d'établir l'homologie du troisième article pédonculaire avec le dernier article pédonculaire des autres Malacostracés. Le dernier article flagellaire porte une soie plumeuse et, fréquemment, un organe chimio-sensoriel. Nommés *aesthetascs* par Calman en 1940, ces organes chimio-récepteurs furent découverts par Leydig vers le milieu du XIX^e siècle. Ils sont toujours implantés sur quelques-uns des articles distaux. Ils sont rubanés et portés par un très petit pédoncule chez les espèces aquatiques mais ils sont sessiles chez les espèces terrestres. Chez *Porcellio scaber*, le dernier article antennulaire semble assurer les fonctions de récepteur sensible aux changements de pression de l'hémolymphe (Haug *et al.*, 1984).

La réduction du flagelle et même du pédoncule est fréquente. L'antennule des Oniscidea est généralement réduite à trois articles mais parfois à deux (*Stenoniscus*, *Armadilloniscus*) ou même à un (*Tylos*); dans le genre *Helleria*, elle est vestigiale. Tous les articles du flagelle se soudent en un seul segment chez les Valvifera. Le flagelle est rudimentaire ou absent chez les femelles de *Cyathura* et de *Leptanthura* ou dans les genres *Janthopsis* et *Joeropsis*; il est biarticulé chez *Anuropus*, *Nannoniscus*, triarticulé chez *Plakarthurium*. Dans le cas de fusion des articles flagellaires, les *aesthetascs* sont entraînés en position apparemment terminale sur ce qui reste du flagelle (Oniscidea) ou du pédoncule (*Tylos*).



8

9



10

11

12

Fig. 7.8. — Antenne (a) et antennule (b et c) de *Sphaeromides raymondi* (d'après RACOVITZA, 1955).

Fig. 7.9 — Extrémité de l'antenne modifiée en crochet d'*Acturinella banyulensis* (d'après POISSON et MAURY, 1931).

Fig. 7.10 — Antennule (a) et antenne (b) de *Joeropsis dollfusi* (d'après FRESI, 1968).

Fig. 7.11 — Antennule de *Tylos latreillei* (d'après VANDEL, 1960).

Fig. 7.12 — Antenne (a et b) et antennule (c) de *Ligia italica* (d'après VANDEL, 1960)

Antennes (fig. 7.8-10, 7.12). — Les deuxièmes antennes, préorales, sont spécialisées dans l'information mécano-sensorielle et chémoréceptive grâce aux *æsthétascs* (fig. 7.13) et aux sensilles (fig. 7.14) (Hoëse, 1989). Ces *æsthétascs*, tout d'abord observés par Vandel (1952, 1960) et Cloudsley-Thomson (1958), sont situés sur le flagelle; les sensilles sont en position apicale. Des soies apicales sensorielles chémoréceptrices portant un pore terminal existent chez de nombreux Isopodes terrestres. Chez *Porcellionides sexfasciatus* la touffe de soies distale du dernier article flagellaire aurait un rôle chémorécepteur de contact (Mead *et al.*, 1976; Alexander, 1977) de même que chez *Hemilepistus* (Seelinger, 1983). Les soies plumeuses sont des récepteurs hydrodynamiques (Wägele, 1983). Les soies simples sont, comme celles des antennules, mécano-sensorielles.

Les insertions antennaires, rapprochées antérieurement chez la plupart des Isopodes, ont tendance à s'écarter chez les formes volvationnelles. Leur pédoncule est généralement penta-articulé, quelquefois

hexa-articulé (*Munnopsis*, *Paramunna*, *Pleurogonium*, *Nannoniscus*, *Eurycope*) ou tétra-articulé (*Eurydice*). Les articles pédonculaires peuvent être très longs (*Arcturinella*, *Pseudidothea*) ou très élargis et plats (*Plakarthrium*, *Scutuloidea*).

Les antennes (ou endopodites antennaires) sont normalement uniramées, mais celles des Stenotrioidea, de nombreux Janiroidea (*Janthe*, *Janira*, *Janiropsis*) et de quelques Oniscidea primitifs (*Ligia*, *Ligidium*) portent une écaille sur le basis. L'antenne de *Xenanthura* semble porter un petit exopodite biarticulé qui, en fait, ne serait que des soies très spéciales (Wägele, 1981). Un flagelle antennaire peut compter 66 articles (*Bathynomus giganteus*) (fig. 7.82) ou plus et dépasser le pléotelson (*Munnopsis typica*) (fig. 7.114). Inversement, il peut être réduit à 2 ou 3 articles (majorité des Oniscidea, Arcturidae). Parfois, tous ses articles sont réunis en un seul (*Cleantis*, *Erichsonella*).

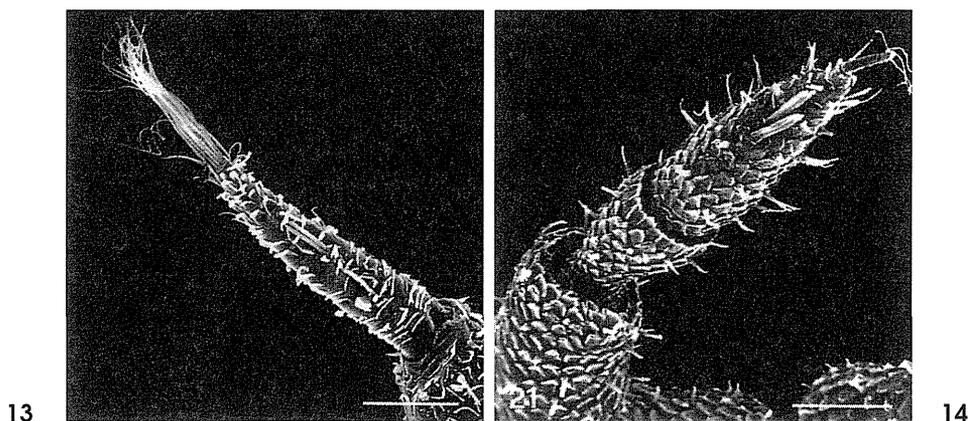


Fig. 7.13 et 7.14 — Aesthéscs (13) et sensilles (14) chez les Isopodes Oniscidea *Trichoniscus pusillus* (13) et *Stenoniscus carinatus* (14) (d'après HOËSE, 1989).

Pièces buccales. — Embryologiquement, les pièces buccales se développent de la même manière que les péréiopodes ou les pléopodes. Leur morphologie varie selon le régime alimentaire de l'animal. De plus leur plan d'organisation est très modifié chez les femelles ovigères de Gnathiidea et de certains Sphaeromatoidea.

Mandibules (fig. 7.15 à 7.19). — Les mandibules broyeuses possèdent chacune un processus molaire subterminal très développé chez les Flabellifera et un processus incisif terminal à la base duquel s'articule un petit processus denticulé, la lacinia mobilis, et des tiges pénicillées caractéristiques des Péracarides. Ces mandibules portent généralement un endopodite triarticulé (palpe) qui possède une fonction sensorielle et une fonction de nettoyage des antennes. Ce palpe est réduit à un article (*Ptilanthura*) ou à une soie (*Xenanthura*). Il disparaît chez les Oniscidea, les Arcturidae, les Idoteidae et chez quelques genres d'Asellota (*Mancasellus*, *Echinogone*) ou de Flabellifera (*Plakarthrium*).

L'asymétrie est fréquente dans l'appareil mandibulaire. Généralement, la lacinia mobilis existe sur les deux mandibules mais, souvent, celle de gauche est plus grande et plus robuste. Les deux peuvent manquer chez les formes spécialisées (*Limnoria*). Il y a une lamina dentata entre les deux processus mandibulaires chez les Anthuridea (Wägele, 1979).

Le processus molaire, zone tabulaire garnie de râpes et de soies, manque chez les Cymothoidea, les Limnoriidae, la majorité des Oniscidea, Corallanidae, Alcironidae, ainsi que chez certains Valvifera et Asellota. Chez *Moplisia*, le processus incisif de la mandibule droite comprend 4 dents longues sclérotinisées, alors que celui de la mandibule gauche a des processus sclérotinisés. Les mandibules deviennent styliformes chez les parasites (fig. 7.26). L'articulation des mandibules sur la capsule céphalique est du type tricondylien (Marvillet, 1978). La zone antérieure de l'œsophage se localise juste en arrière de la paire de mandibules. L'hypopharynx est une structure sensorielle.

Maxillules et maxilles. — Les maxillules (fig. 7.20 et 7.21) et les maxilles (fig. 7.22 et 7.23) sont souvent très modifiées. Chez les Oniscidea, l'endite externe des maxillules porte des dents généralement au nombre de dix et fréquemment une ou deux tiges ciliées. L'endite interne porte trois pénicilles (Tylidae, Ligidae, Mesoniscidae et Trichoniscidae) et deux chez les autres formes. Les maxillules sont réduites à un lobe (*Plakarthrium*) ou sont absentes chez le mâle et la femelle de Gnathiidea. Elles sont réduites à une lame à peine bilobée (Oniscidea) ou manquent chez plusieurs Anthuridea.

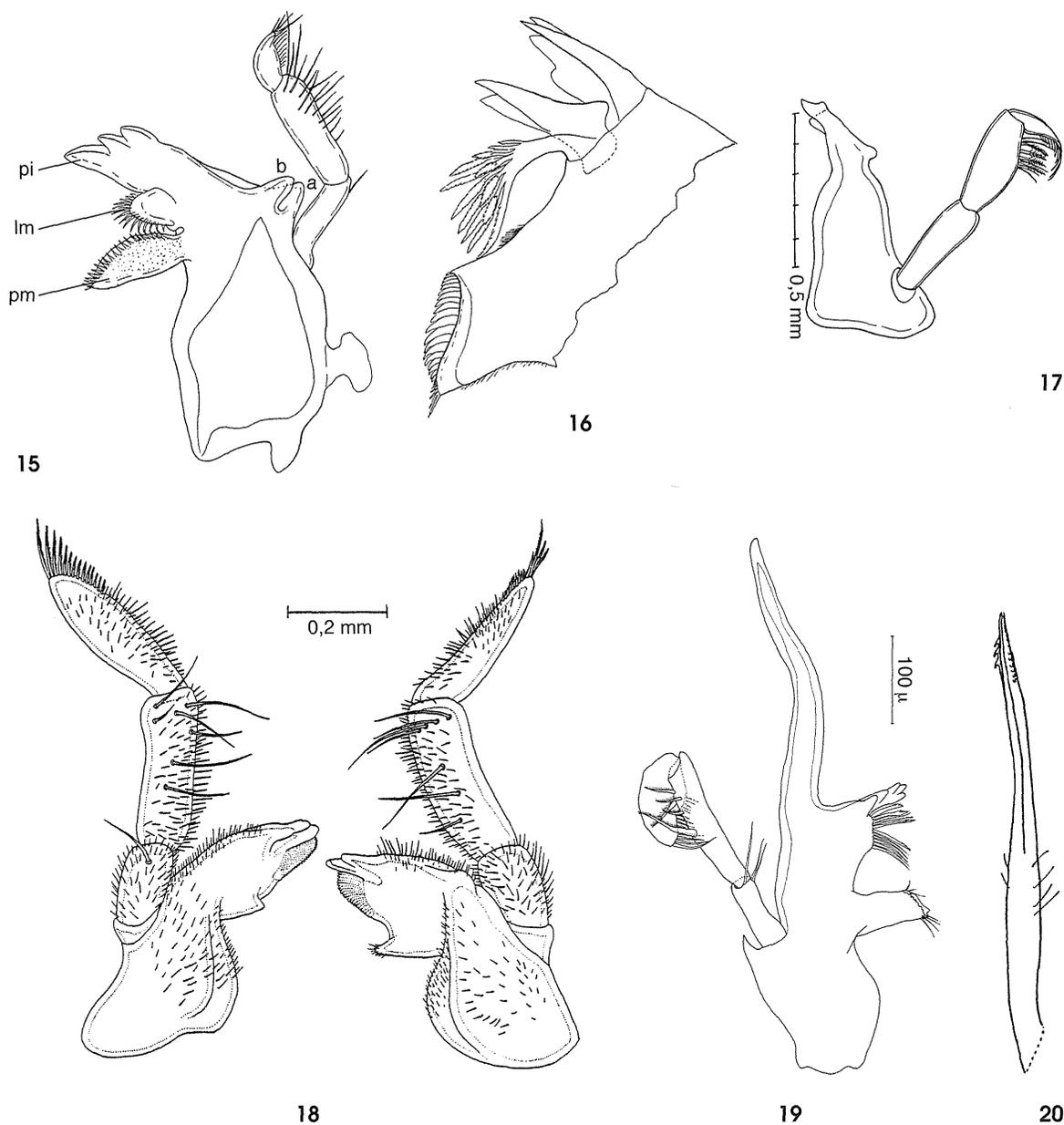


Fig. 7.15 — Mandibule droite complète de *Typhlocirolana buxtoni*.

a et *b*, condyles extérieurs; *lm*, lacinia mobilis; *pi*, processus incisif; *pm*, processus molaire (d'après RACOVITZA, 1912).

Fig. 7.16 — Extrémité de la mandibule gauche de *Monolistra caeca* (d'après RACOVITZA, 1910).

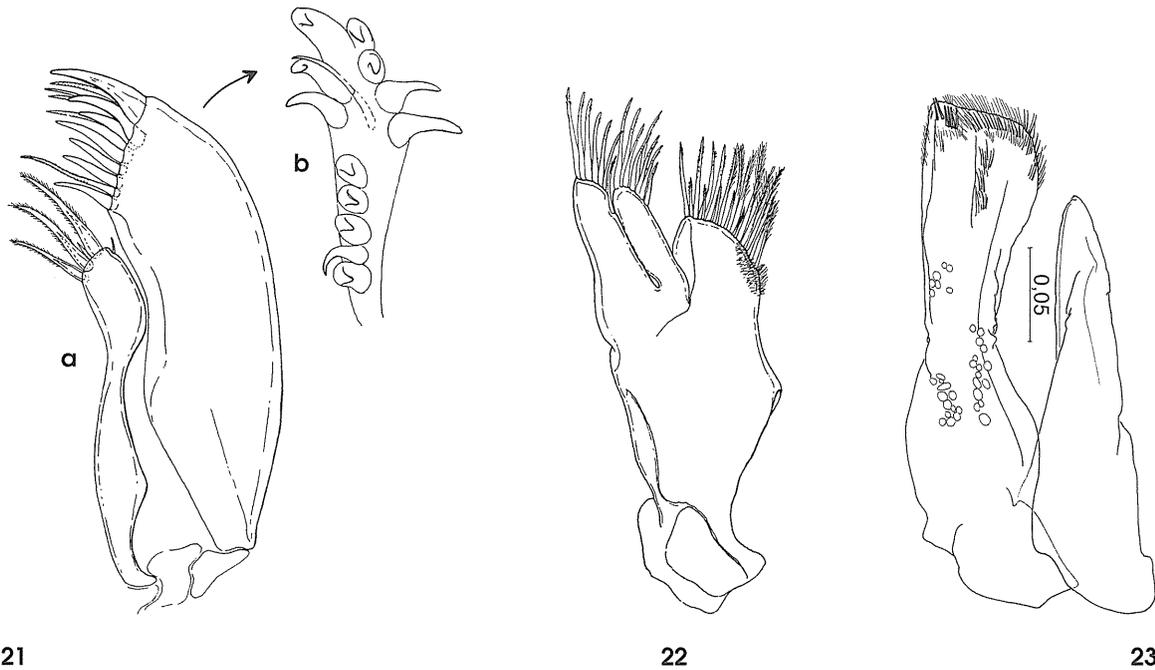
Fig. 7.17 — Mandibule gauche d'*Aega tenuipes* (d'après MONOD, 1969).

Fig. 7.18 — Mandibules droite et gauche de *Cyathura polita* (d'après MILLER et BURBANCK, 1961).

Fig. 7.19 — Mandibule gauche de *Gnathostenetroides laodicense* mâle (d'après FRESI, 1971).

Fig. 7.20 — Maxillule de *Leptanthura muelleri* (d'après NEGOESCU, 1981).

Maxillipèdes (fig. 7.24 à 7.29). — Les deux maxillipèdes sont operculiformes. Chacun est constitué par un sympode normalement biarticulé : plusieurs *Asellota* et le Valvifera *Glyptonotus* ont un sympode triarticulé. Normalement indépendants, les deux sympodes d'une paire de maxillipèdes sont exceptionnellement soudés l'un à l'autre chez *Xenanthura*, comme cela s'observe chez les Amphipodes. Le coxopodite porte normalement un épipodite mono-articulé, fusionné au sympode chez les Aegidae mais absent chez *Plakarthurium*. Le basipodite porte un palpe et un endite. Situés dans un même plan horizontal, les deux endites sont généralement solidaires, l'accrochage pouvant être assuré par une ou plusieurs soies ou crochets (rétinacles).



21

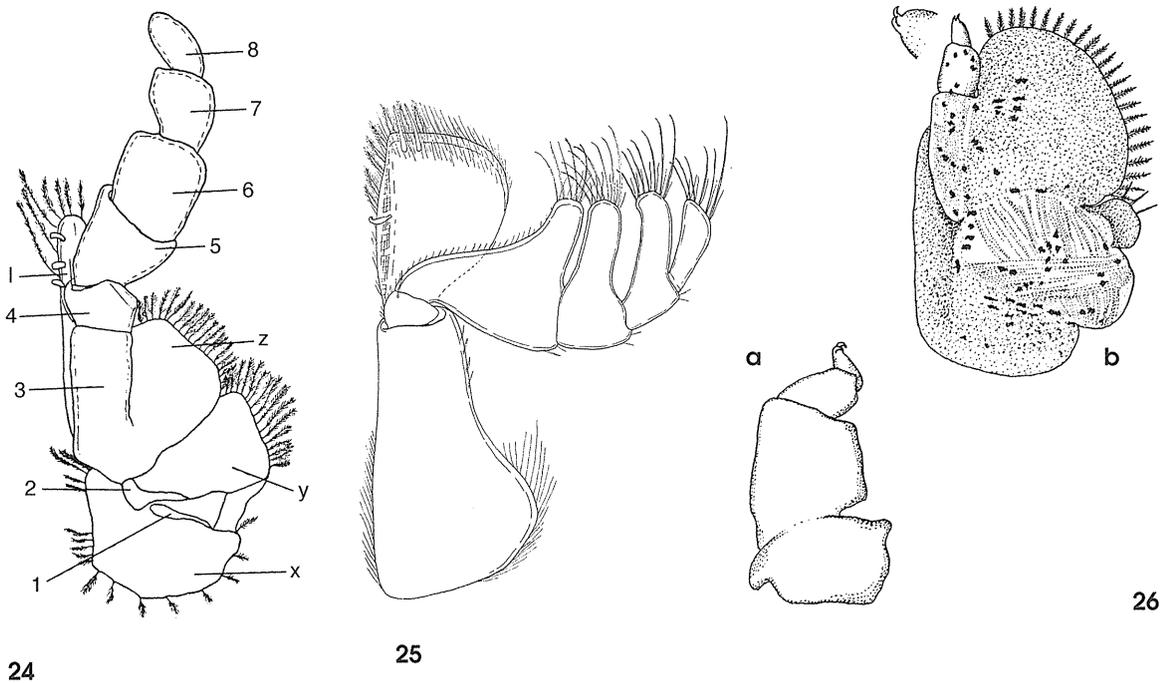
22

23

Fig. 7.21 — Maxillule de *Typhlocirolana buxtoni* (a) et son extrémité distale (b) agrandie (d'après RACOVITZA, 1912).

Fig. 7.22 — Maxille de *Sphaeromides raymondi* (d'après RACOVITZA, 1912).

Fig. 7.23 — Maxille d'*Anomaliscus vandeli* (d'après ROMAN, 1977).



24

25

26

Fig. 7.24 — Maxillipède d'une femelle ovigère de *Sphaeromides raymondi*.

1, précoxopodite; 2, coxopodite; 3, basipodite; 4 à 8, les cinq articles du palpe; l, lobe masticateur; x, y, z, les trois lames foliacées dépendant du symphodite (d'après RACOVITZA, 1912).

Fig. 7.25 — Maxillipède de *Monolistra caeca* (d'après RACOVITZA, 1910).

Fig. 7.26 — Maxillipèdes de mâle (a) et de femelle ovigère d'*Emetha audouini* (b) (d'après MONTALENTI).

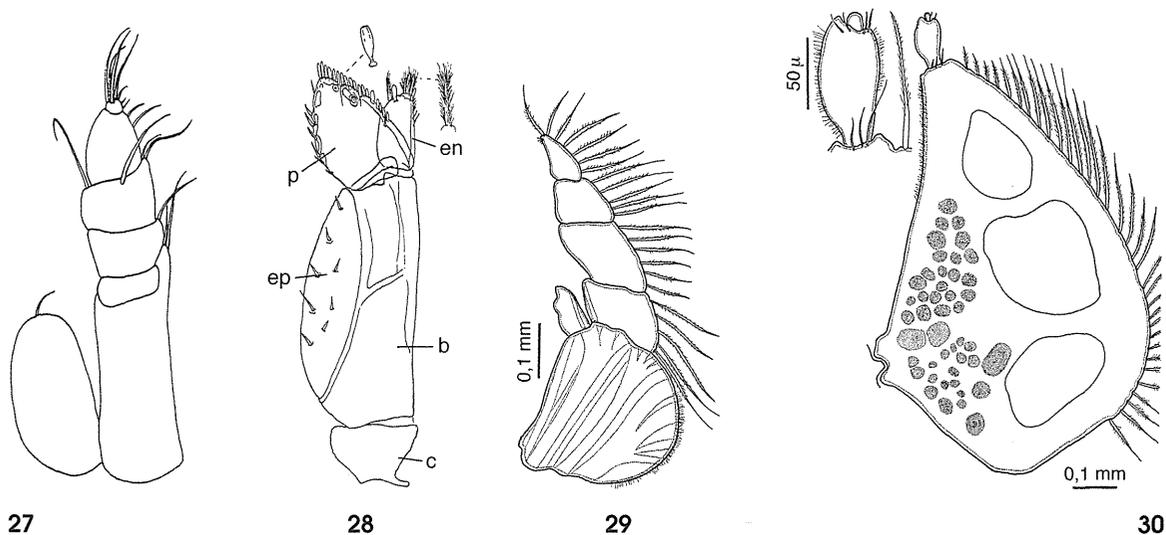


Fig. 7.27 — Maxillipède d'*Ocsanthura bacescui* (d'après GEORGE et NEGOESCU, 1985).

Fig. 7.28 — Maxillipède de *Ligia italica* (d'après VANDEL, 1960).

Fig. 7.29 — Maxillipède de *Gnathia halei* (d'après CALS, 1973).

Fig. 7.30 — Pylopode de *Gnathia halei* et détail de la région apicale (d'après CALS, 1973).

Chez de nombreux Isopodes, le palpe (endopodite) est penta-articulé; il est biarticulé chez *Syscenus*. Ses nombreuses variations morphologiques en font un des critères de classification pour les Anthuridea. Chez les Oniscidea, seul l'article basilaire est généralement individualisé. Chez quelques Sphaeromatinae, chaque article du palpe se développe antérieurement et s'orne de longues soies. Chez certains Cirolanoidea, les maxillipèdes sont peu modifiés, alors que les mandibules, maxillules et maxilles sont devenues des organes perforateurs. Chez de nombreux Isopodes aquatiques, le développement de la cavité incubatrice est accompagné de profondes transformations des maxillipèdes (Cirolanidae, Cymothoidae, Serolidae, quelques Sphaeromatoidea, Gnathiidea). Les trois articles, plus ou moins fusionnés au sympode des maxillipèdes, donnent naissance à des lamelles élargies et ciliées qui ferment la partie antérieure du marsupium et sont animées de mouvements rythmiques. Ces derniers déterminent chez les Isopodes aquatiques non volvotonnels, un courant d'eau dans le marsupium ainsi oxygéné. Chez les Phreatoicoidea, les Asellota et les Valvifera, seul l'épipodite du coxopodite se développe en une lame sétifère dont les mouvements nettoient les embryons et facilitent la mue des larves. Chez les Gnathiidea, les appendices du second thoracomère céphalisé, fortement modifiés, sont désignés sous le nom de **pylopodes** (fig. 7.30).

PÉRIÉON

Le périéon (fig. 7.1) se compose généralement de sept périéonites (I à VII) plus larges que longs, sensiblement identiques entre eux, articulés l'un avec l'autre, tous visibles dorsalement. Le premier thoracomère du faciès caridoïde et le céphalon sont fusionnés. Cette céphalisation peut aller jusqu'à la coalescence exceptionnellement totale (*Antarcturus*, *Ischnomesus*) ou partielle (*Ancinus*, *Microarcturus*) du second thoracomère. Par ailleurs, soit le périéonite VII peut s'atrophier (*Cruregens*, *Hyssura*, *Colanthura*, *Lipomera lamellata*, *Dendromunna mirabele*, *Munella denteci*), soit les trois derniers périéonites se fusionnent au pléon (*Hydroniscus*). À côté de ce schéma général, de nombreuses variations s'observent, les fusions pouvant s'étendre au moins ventralement (*Haplomesus*) jusqu'aux pléonites. Chez certains Arcturidés, le périéonite IV (Th 5) s'allonge, surtout chez le mâle (*Astacilla*). Quelques modifications morphologiques ou ornementales spectaculaires peuvent également s'observer (*Campecopea*, *Haswellia*, *Pseudarmadillo hoplites*). Parfois, le sternite périéonial du troisième, rarement du quatrième périéonite (*Arcturopsis*), porte une longue apophyse médiane, de même pour le sternite périéonial I de *Macrostylis abyssicola*.

Signification des plaques coxales. — Le bord latéral des périéonites des Asellota et des Phreatoicoidea est constitué par le bord tergal doublé par le bord sternal, car le coxopodite d'un périéopode reste l'article basal de l'appendice. Le plus souvent, le coxopodite s'étale en lame (plaque coxale) vers le côté dorsal et s'articule ou se fusionne avec ce bord initial pour constituer un bord secondaire (Racovitza,

1923). Cette plaque coxale (épimère de Milne Edwards, 1840) se distingue dorsalement par une suture très nette qui la sépare du tergite. Cette suture dorsale est généralement invisible sur le premier péréionite sauf chez *Typhlocirolana*, *Plakarthrium*, *Erichsonella*. Au stade final d'évolution, aucune suture n'est plus visible et le bord (pleurépimère de Racovitza, 1923) ressemble au bord initial sans en être l'homologue; cette disposition s'observe chez les Oniscidea sauf chez les Tylidae où un sillon coxal est encore visible sur les péréionites II à VII et chez quelques femelles d'Oniscoidés où des traces de sillon coxal sont visibles sur les péréionites II à IV (Vandel, 1960). La plaque coxale peut se développer en processus long et aigu retroussé dorsalement (*Nerocila*) ou s'étaler latéralement en bouclier (*Plakarthrium*).

Appendices et annexes du péréion

Les péréiopodes et leur radiation adaptative (fig. 7.31 à 7.37). — Chacun des sept péréionites porte une paire d'appendices uniramés typiquement ambulatoires mais leur radiation adaptative est très grande et, sur un même animal, les péréiopodes sont souvent différents, en sorte que le terme « isopode » créé par Latreille est très approximatif. *Munnopsis typica*, par exemple, a une première paire de péréiopodes courts, une seconde à peine plus longue, les troisième et quatrième paires sont très allongées, alors que les paires 5, 6 et 7 (des Th 6, 7, 8.) sont natatoires (courtes, aplaties, frangées de soies).

La réduction du péréionite VII, qui pourrait être interprétée comme un arrêt permanent du développement, entraîne la disparition de la paire de péréiopodes correspondante ou seulement son atrophie si le sternite du péréionite persiste (Seroloidea). Les Valvifera Amesopodidae n'ont que cinq ou six paires de péréiopodes, les péréionites médians IV ou IV et V en étant dépourvus. Les Gnathiidea n'en ont que cinq paires.

Chaque péréiopode est un endopodite penta-articulé terminé par un ongle plus ou moins effilé. Les sept paires de péréiopodes se répartissent en deux groupes (Tait, 1917; Monod, 1926; Von Haffner, 1937) : les trois premières paires sont dirigées vers l'avant (les quatre premières chez les Phreatoicidea et les Arcturidae, les deux premières chez les Gnathiidea) et les quatre dernières vers l'arrière. Le péréiopode est un organe typiquement ambulatoire et les formes terrestres ont à peu près les mêmes que les formes benthiques. Les coureurs (*Ligia*) (Manton, 1977) ont cependant des péréiopodes plus allongés que les marcheurs plus lents et les volvationnels (*Armadillidium*). Le péréiopode peut devenir préhensile si le dactylopodite effilé se referme sur un propodite élargi (péréiopodes 1 des Seroloidea femelles, péréiopodes 1 et 2 des Seroloidea mâles, péréiopodes 1, 2, 3 de *Chiridotea* et de plusieurs Anthuridea) ou sur le processus long et aigu du bord interne du propodite (*Mancasellus*, *Asellus*, *Caecidotea*) ou du carpopodite (*Stenetrium*) à moins que, le dactylopodite étant réduit, le propodite ne se referme sur le carpopodite (*Munna antarctica* mâle). Le péréiopode peut devenir sétifère comme un appareil filtrant (péréiopodes 1, 2, 3 de *Astacilla eminentia*). L'adhérence à l'hôte parasite peut être augmentée par de courts denticules sur la face interne du péréiopode (*Ceratothoa impressa*). Le dactylopodite, qui peut être absent (*Munnopsis*, *Phoratopus*, *Parachiridotea*), porte un ongle et un organe sensoriel. Le dactyle est uni- (*Asellus*), bi- (*Mancasellus*) ou trianguiculé (*Jaera*), parfois en crochet semi-circulaire chez les ectoparasites (Cymothoidea) et représente l'élément terminal de la rangée d'épines dactyliennes (Racovitza, 1923). L'organe sensoriel (organe dactylien) est une soie souvent simple chez les Isopodes marins, mais sa structure est complexe chez certains Oniscidea (fig. 7.36). D'autres éléments sensoriels sont observés sur les péréiopodes des Isopodes : des organes chordotonaux au niveau des basipodites de quelques-uns (Von Haffner, 1937), des soies à activité sensorielle sur la face ventrale du carpopodite de *Ligia* (Alexander, 1971), un organe propodial dans le propodite de *Typhlocirolana* (Racovitza, 1912).

Normalement cylindriques, les sclérites appendiculaires sont renforcés par de robustes épines sclérinées sur un pesant marcheur benthique (*Bathynomus*) comme sur les espèces fouisseuses (*Exciorolana kincaidi*). Les sclérites des espèces capables d'une nage rapide temporaire (*Eurydice*) s'aplatissent les uns à la suite des autres en rames ou raquettes, leur surface portante augmentée de fines soies plumeuses frangeantes. Leur bord interne est renforcé par des épines entremêlées aux soies chez les fouisseurs (*Parachiridotea*) des sables fluides sous-marins (Bellan-Santini *et al.*, 1983). Quelquefois, les carpopodites et propodites des paires 5, 6, 7 s'élargissent en rames (*Eurycope*); la dilatation de l'ischiopodite et du méropodite est plus rare (*Bathygnathia*, Cohen *et al.*, 1995).

Les péréiopodes du mâle subissent fréquemment des modifications sexuelles qui semblent les transformer en organes de contention de la femelle pendant l'accouplement [péréiopodes 1 des Asellidae, péréiopodes 2 de nombreux Sphaeromatoidea et des Seroloidea, péréiopodes 4, « crochet nuptial » des Asellidae et des Phreatoicidea, péréiopodes 6 de quelques Trichoniscidae (*Oritoniscus legrandi*) (fig. 7.39), péréiopodes 7 de la plupart des Oniscidea et de *Tecticeps*]. Chez les Oniscidea, ces transformations, qui affectent les péréiopodes antérieurs 1 et 2, avec élargissement de certains articles, sont encore plus fréquentes sur les péréiopodes 7 qui portent des excroissances, des lobes ou des crochets, pouvant former des pinces : le mors est formé par le méropodite et le carpopodite (*Androniscus*,

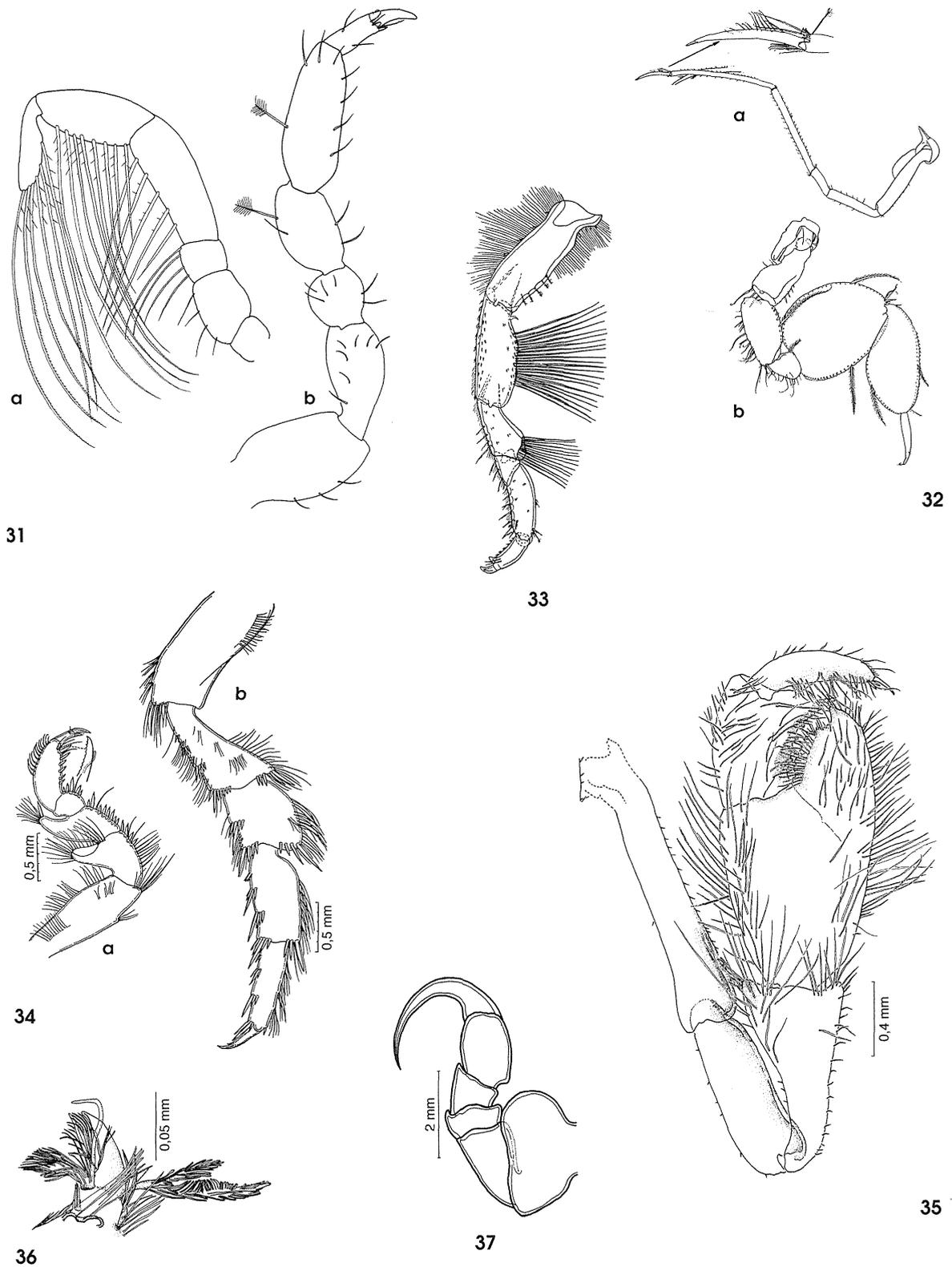


Fig. 7.31 — Périopode 2 (a) et 7 (b) d'*Astacilla eminentia* (d'après KENSLEY, 1984).

Fig. 7.32 — Périopodes 4 (a) et 6 (b) d'un mâle d'*Eurycope ipthima* (d'après WILSON, 1981).

Fig. 7.33 — Périopode 1 de *Sphaeroma teissieri* (d'après BOCQUET et LEJUEZ, 1969).

Fig. 7.34 — Périopodes 2 (a) et 7 (b) d'une femelle d'*Excirolana kincaidi* (d'après MONOD, 1976).

Fig. 7.35 — Périopode 1 d'un *Munna antarctica* mâle (d'après AMAR et ROMAN, 1973).

Fig. 7.36 — Organe dactylien du périopode 5 d'*Armadilloniscus nasutus* (d'après ROMAN, 1977).

Fig. 7.37 — Périopode 7 d'une femelle d'*Ceratothoa impressa* (d'après TRILLES, 1972).

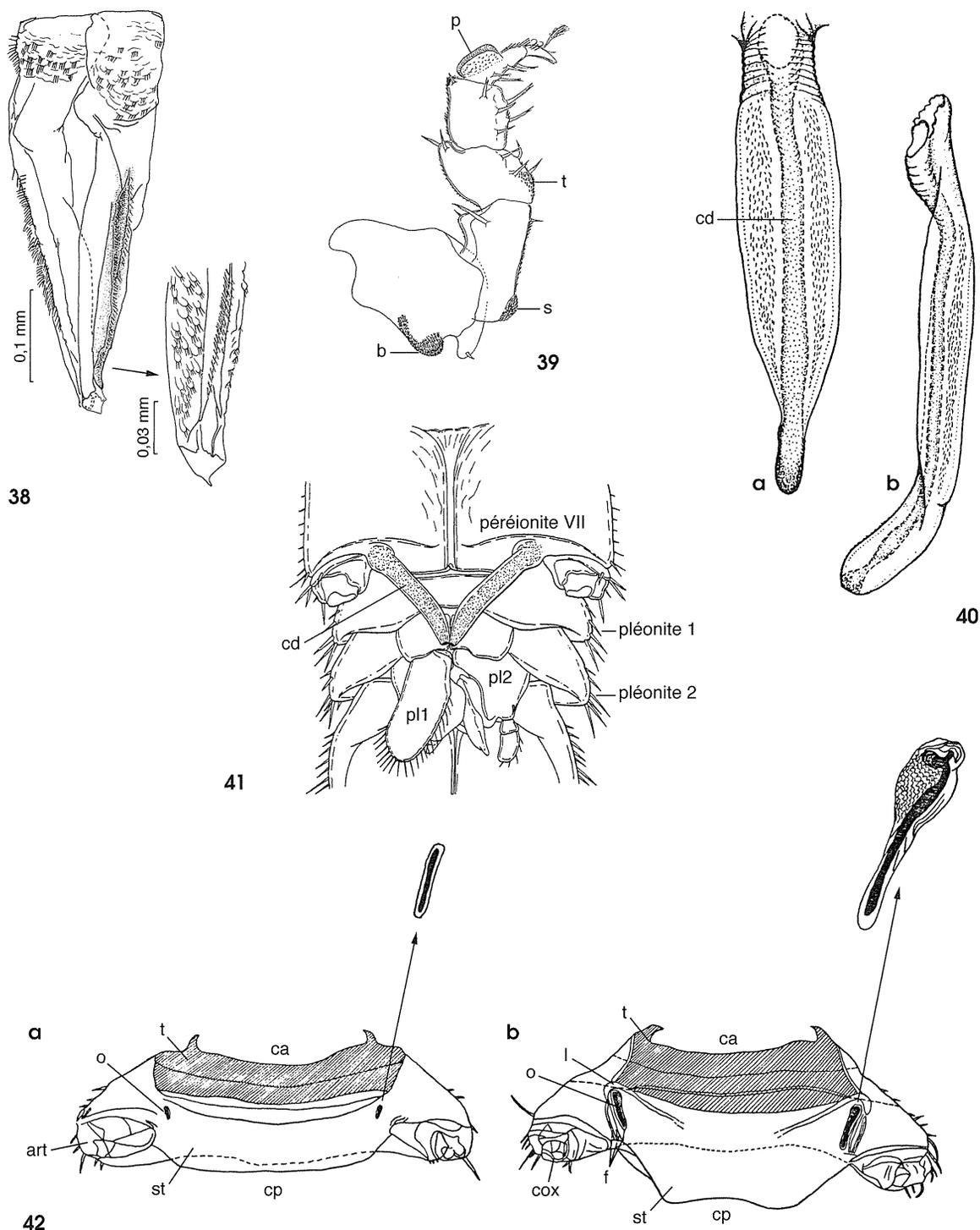


Fig. 7.38 — Appendix genitalia de *Neocassidina perlata* en vue frontale (d'après ROMAN, 1973-1974).

Fig. 7.39 — Caractères sexuels mâles d'*Oritoniscus despaxi despaxi*.

b, s, t, tubercules écailleux du basipodite, de l'ischiopodite et du méropodite; *p*, palette du propodite (d'après VANDEL, 1924).

Fig. 7.40 — Appendix genitalia d'*Arcturus ulbani* mâle en vue frontale (a) et en vue latérale (b) (d'après KUSSAKIN, 1979).

Fig. 7.41 — Face ventrale du péréionite VII et des deux premiers segments du pléon d'un mâle de *Stenasellus virei*. *cd*, canal déférent; *pl1* et *pl2*, pléopodes 1 et 2 (d'après RACOVITZA, 1950).

Fig. 7.42 — Cinquième péréionite d'une femelle d'*Asellus aquaticus* (vue ventrale) en dehors de la période de reproduction (a) et après la mue parturitive (b).

art, articulation du péréiopode 5; *ca*, côté antérieur; *cox*, coxopodite; *cp*, côté postérieur; *l*, rebord chitineux; *o*, orifice génital; *st*, sternite *t*, tergite; (d'après MAERCKX).

Haplophthalmus) ou par l'ischiopodite et le méropodite (*Eluma*) (Legrand, 1946; Vandel, 1950). Parfois, le sternite péronial du péronite III (rarement du IV) (*Arcturopsis*) porte une longue apophyse médiane (Koehler, 1911) de même que le sternite péronial I de *Macrostylis abyssicola*.

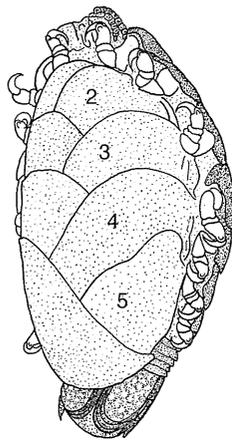
Marsupium. — Chez les femelles, les œufs sont émis par les deux orifices latéraux situés sur la face sternale du péronite V (fig. 7.42), abstraction faite de toutes les fusions pério-pléonales possibles. Ces œufs sont pondus dans une poche sternale proéminente : le marsupium (fig. 7.43), limité dorsalement par la face sternale du péron, antérieurement par la paire de maxillipèdes sous leur forme fonctionnelle et ventralement par trois à cinq paires de lamelles incubatrices (oostégites) (fig. 7.46), formations temporaires liées à l'incubation. Ces formations apparaissent chez une femelle à chaque mue parturienne. Les oostégites représentent vraisemblablement les épipodites des périopodes qui auraient subi une rotation de 180° (Vandel, 1925). Dans la majorité des cas, le coxopodite du périopode étant transformé en plaque coxale fusionnée au bord initial du péronite, l'oostégite s'attache sur le sternite péronial, non loin du point d'articulation du périopode. Chacun est un repli hypodermique du sternite correspondant, qui sécrète une mince cuticule. Le tissu mésenchymateux, qui occupe le centre de l'organe jeune, disparaît. L'oostégite complètement développé est rempli de vastes lacunes sanguines séparées par des travées cytoplasmiques. Quand le coxopodite est individualisé, l'oostégite est fixé sur cet article : les *Asellus* ont quatre paires d'oostégites fixées sur les quatre premiers coxopodites (Vandel, 1925; Wolff, 1962; Balesdent-Marquet, 1964). Une membrane périphérique sclérotinisée se développe à partir des bords latéraux des sternites et ferme hermétiquement la cavité incubatrice. Deux armatures rigides, issues du sternite VII, maintiennent la fermeture postérieure, tout au moins chez les Cymothoidae. Une corrélation existe entre la structure des appendices postérieurs (pléopodes) et celle des oostégites péroniaux en fonction de la biologie du Cymothoidae (Trilles, 1972).

Hoëse (1984) distingue trois types de marsupium : celui des formes aquatiques dans lequel circule l'eau ambiante, celui des amphibiens (*Ligia*) dont l'eau intramarsupiale est amenée par le système uropodal de conduction d'eau et celui des formes terrestres, totalement fermé, dans lequel les échanges respiratoires s'établissent probablement entre l'hémolymphe et le liquide marsupial muqueux sécrété par l'épithélium cotylédonnaire et contenant quelques cellules sanguines.

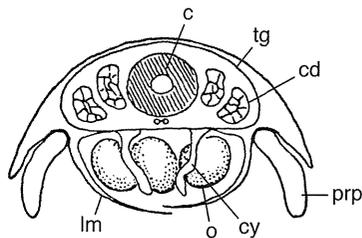
Généralement un nombre de quatre paires, appliqués normalement sur les sternites péroniaux II à V chez les Anthuridés, les oostégites peuvent se réduire à trois paires si la seconde disparaît (*Accalathura*, *Calathura*). Certains Sphaeromatoïdés ont trois paires sur les sternites péroniaux II, III, IV mais les Astacillidés *Astacilla* et *Arcturella* en ont une seule, très allongée, sur le quatrième. Inversement, les Cymothoïdés et les Oniscidés possèdent cinq paires d'oostégites sur les sternites péroniaux I à V (Vandel, 1962). Normalement, les oostégites se recouvrent largement l'un l'autre mais certains Sphaeromatoïdés (*Exosphaeroma*, *Isocladus*) ont des oostégites très petits, de même qu'un *Paragnathia* femelle. Chez une même femelle ovigère, les oostégites n'ont pas toujours la même taille ni la même forme : ceux de la première paire sont petits, très jointifs aux maxillipèdes, dont les mouvements de l'épipodite sétifère assurent la circulation de l'eau dans le marsupium des Isopodes aquatiques, mais ils recouvrent totalement la cavité buccale chez les femelles des Aegidés, devenues de ce fait incapables de se nourrir. Chez *Asellus aquaticus*, *Ligia*, *Bathynomus* comme chez les Séroloïdés, les Phréatoïcidés, les Cymothoïdés, cette première paire est très échancrée. Seuls les deux lobes postérieurs font partie du marsupium, les deux lobes antérieurs enveloppent la base des maxillipèdes. Chez les Isopodes terrestres, le marsupium renferme un liquide, riche en matières albuminoïdes, intervenant peut-être dans la respiration des embryons et évitant leur dessiccation.

En dehors de l'intermue parturienne ou de la période incubatrice, les oostégites ont dans la majorité des cas une forme très réduite non fonctionnelle, dont les variations ne dépendent plus du cycle ovarien. Des ébauches d'oostégites sont visibles à travers la cuticule sternale bien avant la mue parturienne (Cymothoidae) à moins que les oostégites formés sous l'hypoderme ne restent repliés plusieurs fois sur eux-mêmes jusqu'à cette mue qui les libère (Oniscidea, Anthuridea). Dès la ponte, la partie vivante de l'oostégite commence à dégénérer, sauf dans une ou deux bandes soutenues par des baguettes sclérotinisées qui sous-tendent l'oostégite alors complètement sclérotinisé. Chez les Trichoniscidae et les Styloniscidae, les oostégites régressent dès la libération des jeunes et persistent jusqu'à la mue postparturienne sous forme de minuscules bourrelets saillants à la base des périopodes (Dalens, 1965). L'orifice de libération est créé par simple écartement des oostégites, mais il n'est pas toujours postérieur : il est localisé entre les paires 3 et 4 chez *Syncassidina* (Holdich *et al.*, 1981).

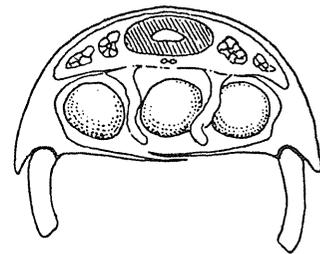
Les cavités incubatrices peuvent avoir d'autres structures. Chez *Eurydice affinis*, c'est un double sac interne allongé parallèlement à l'axe du corps (il pourrait être lié au mode de vie fouisseur de l'animal) (Chaix, 1974). Chez les Tylidae, la cavité incubatrice reste un simple refoulement à l'intérieur du corps (Barnard, 1932, 1940) et elle se prolonge jusque dans le pléon (Mead, 1963, 1965). Elle atteint une très grande complexité chez les Sphaeromatoidea (fig. 7.47) : les embryons sont enfermés dans huit ou dix invaginations sternales parfois bifurquées. Dans ce cas, les oostégites subissent parfois une réduction très



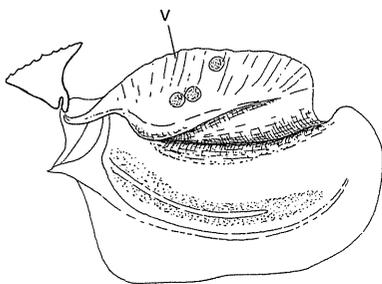
43



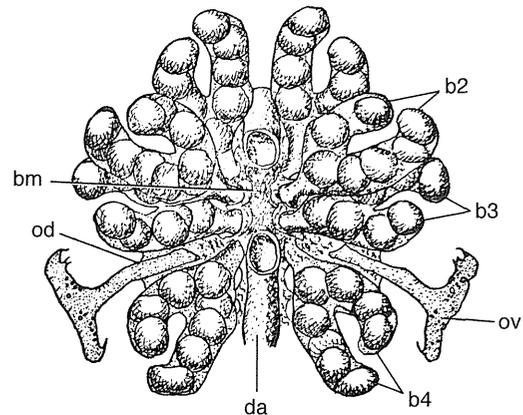
44



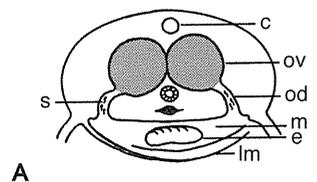
45



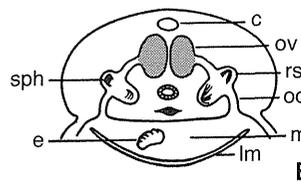
46



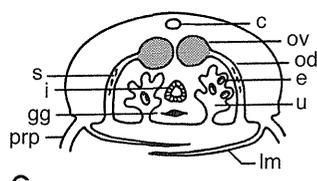
47



A

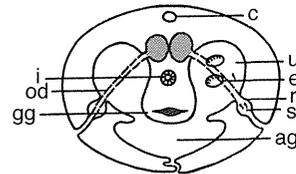


B



48

C



D

Fig. 7.43 — Vue sternale de l'ensemble du marsupium d'un *Mothocyon epimerica* (parasite branchial) femelle (d'après TRILLES, 1972b).

Fig. 7.44 et 45 — Sections transversales d'un Oniscidé non volvationnel, *Marioniscus* (44) et d'un Oniscidé volvationnel, *Periscyphis* (45).

cd, cæcums digestifs; cy, cotylédon; i, intestin; lm, lamelle marsupiale (oostégite); o, œuf; prp, périopode (d'après BARNARD, 1932).

Fig. 7.46 — Oostégite 1 droit de *Monolistra berica* vu par la face ventrale.

v, partie ventrale appliquée sur la base des pièces buccales (d'après RACOVITZA, 1910).

Fig. 7.47 — Poches incubatrices d'un *Sphaeroma rugicauda* femelle.

b2, b3, b4, poches incubatrices; bm, chaîne nerveuse ventrale; da, intestin; od, oviducte; ov, ovaire (d'après LEICHMAN).

Fig. 7.48 — Schéma des systèmes reproducteurs des femelles. **A**, *Limnoria* : noter l'absence de réceptacle séminal. **B**, Oniscidea : présence de réceptacle séminal et/ou de spermatophores. **C**, *Sphaeroma* : présence de poches internes et d'un marsupium non fonctionnel. **D**, *Paragnathia* : pas de marsupium.

ag, atrium génital; c, cœur; e, embryon; gg, ganglion nerveux; i, intestin; lm, lamelle marsupiale (oostégite); m, marsupium; od, oviducte; ov, ovaire; prp, périopode; rs, réceptacle séminal; s, spermatozoïde; sph, spermatophore; u, utérus (d'après MENZIES, 1954).

nette (*Exosphaeroma*, *Isocladus*, *Zuzara*) et les orifices de parturition des poches incubatrices sont étroits. Si les oostégites restent normaux et se recouvrent les uns les autres (*Sphaeroma*, *Cymodoce*), ces orifices restent larges.

Cotylédons. — Chez la majorité des Isopodes terrestres on observe des formations en «doigt de gant» provenant de la membrane sternale intersegmentaire : les cotylédons (fig. 7.44 et 7.45) liés à la mue parturielle. Ils fournissent l'eau, l'oxygène et les nutriments nécessaires au développement des embryons (Hoëse *et al.*, 1989). Découverts par Trevirianus au début du XIX^e siècle, ces organes sternaux s'accroissent parallèlement au développement des embryons, plongent dans la cavité sternale et finissent par se replier dans cette cavité. Provenant normalement des sternites II à V, leur nombre varie selon les familles ou les genres, de 4 à 20 (Lewis, 1990). Chez les Isopodes terrestres volvationnels (Armadillidiidae, Eubelidae, Armadillidae) les formations cotylédonnaires délimitent des logettes destinées à recevoir les œufs (Vandel, 1942; Patane, 1951). Elles deviennent alors des lames verticales trilobées qui séparent 5 paires de poches incubatrices annexes formées par refoulement de l'épithélium sternal I à VI et dans lesquelles sont enfermés les œufs. Les oostégites, plats, miment une face sternale.

Appendices génitaux (*appendix genitalia*) des mâles. — Chez les mâles, les canaux déférents pénètrent dans deux évaginations de la paroi sternale du péréionite VII (fig. 7.38), quelles que soient les fusions péréiono-pléonales. Chez les formes aquicoles ces évaginations paires peuvent être de simples papilles (certains Cirolanoidea) plus ou moins en relief, mais souvent, elles sont tubulaires, plus ou moins longues et complexes. Ces appendices ne sont pas des organes d'intromission. Chez les Gnathiidea, dont les mâles sont normalement dépourvus d'*appendix genitalia*, *Gnathia phallonajopsis* se distingue par son organe impair, à extrémité très élargie. D'autres groupes n'ont aussi qu'une seule apophyse génitale : la place restant entre les opercules pléopodaux ou uropodaux étant trop faible (Arcturidae, fig. 7.40, Anthuridea,...). Chez les formes terrestres, les Ligiidae (Diplocheta) sont les seuls à posséder deux *appendix genitalia*; ceux-ci ont partiellement régressé chez les Mesoniscidae et disparu chez les Tylidae mais, dans ces deux cas, les orifices génitaux restent paires. Chez tous les autres Oniscidea (*Synocheta* ou *Crinocheta*) l'apophyse génitale est impaire : dans le premier cas, les canaux déférents se fusionnent dans l'apophyse génitale et débouchent par un pore unique; dans le second cas, les deux canaux déférents, accolés l'un à l'autre, restent distincts sur toute leur longueur et débouchent à l'extérieur de l'apophyse génitale par deux orifices distincts. De nombreux types de coaptation s'établissent entre ces *appendix genitalia* et les endopodites modifiés de la première paire de pléopodes (Legrand, 1946).

PLÉON ET PLÉOTELSON

Le pléon se compose de six pléonites dont le dernier est très généralement fusionné avec le telson. Le «pléotelson» correspond à l'ensemble formé par la fusion d'un ou plusieurs pléonites avec le telson. Le bord du pléonite (néopleuron) correspond à un repli tergal remplaçant le pleuron primitif émigré à la suite du déplacement des appendices (Racovitza, 1923). Les cinq pléonites visibles et le pléotelson sont souvent fusionnés les uns avec les autres de façon plus ou moins complète : très fréquemment chez les Isopodes marins, seulement chez *Helleria* pour les formes terrestres. Tous les cas peuvent s'observer entre 6 pléonites libres suivis d'un telson (certains Anthuridae) et le pléotelson résultant de la coalescence des 6 pléonites entre eux et avec le telson (*Idarcturus*). Il est fréquent d'observer des sutures vestigiales (*Helleria*, *Calathura*,...). Chez les Asellidae, comme chez d'autres Isopodes, le degré de fusion varie avec l'âge, le sexe et le degré de minéralisation des téguments (Magniez, 1976). Le pléotelson peut assumer, chez les petites espèces (*Microparasellidae*,...), un rôle respiratoire. Chez d'autres, il est fortement calcifié, couvert de soies nombreuses (*Alcirona hirsuta*). Il peut être très verruqueux et tuberculé, porteur d'un complexe scutellaire surtout chez les mâles de Sphaeromatoidea. Le pléon n'est comprimé latéralement que chez les Phreatoicidea. Chez certains Anthuridea, un statocyste (ou une paire de statocystes) y est inclus. Généralement, le pléon est beaucoup plus court et un peu plus étroit que le péréion. Il a la même longueur que le péréion chez *Eurydice elegantula* et *Pontogelos aselgokeros*.

Appendices

Pléopodes. — Sur la face sternale du pléon sont fixées cinq paires de pléopodes ventraux ou ventrolatéraux (fig. 7.50) qui ne sont jamais de très grande taille. Typiquement biramés, monomorphes et théoriquement natatoires, ces lames minces et largement vascularisées ont une fonction respiratoire, à moins que diverses modifications ne les impliquent dans la reproduction. Les cinq paires de pléopodes se superposent toujours plus ou moins les unes aux autres. Chaque pléopode se compose généralement d'un

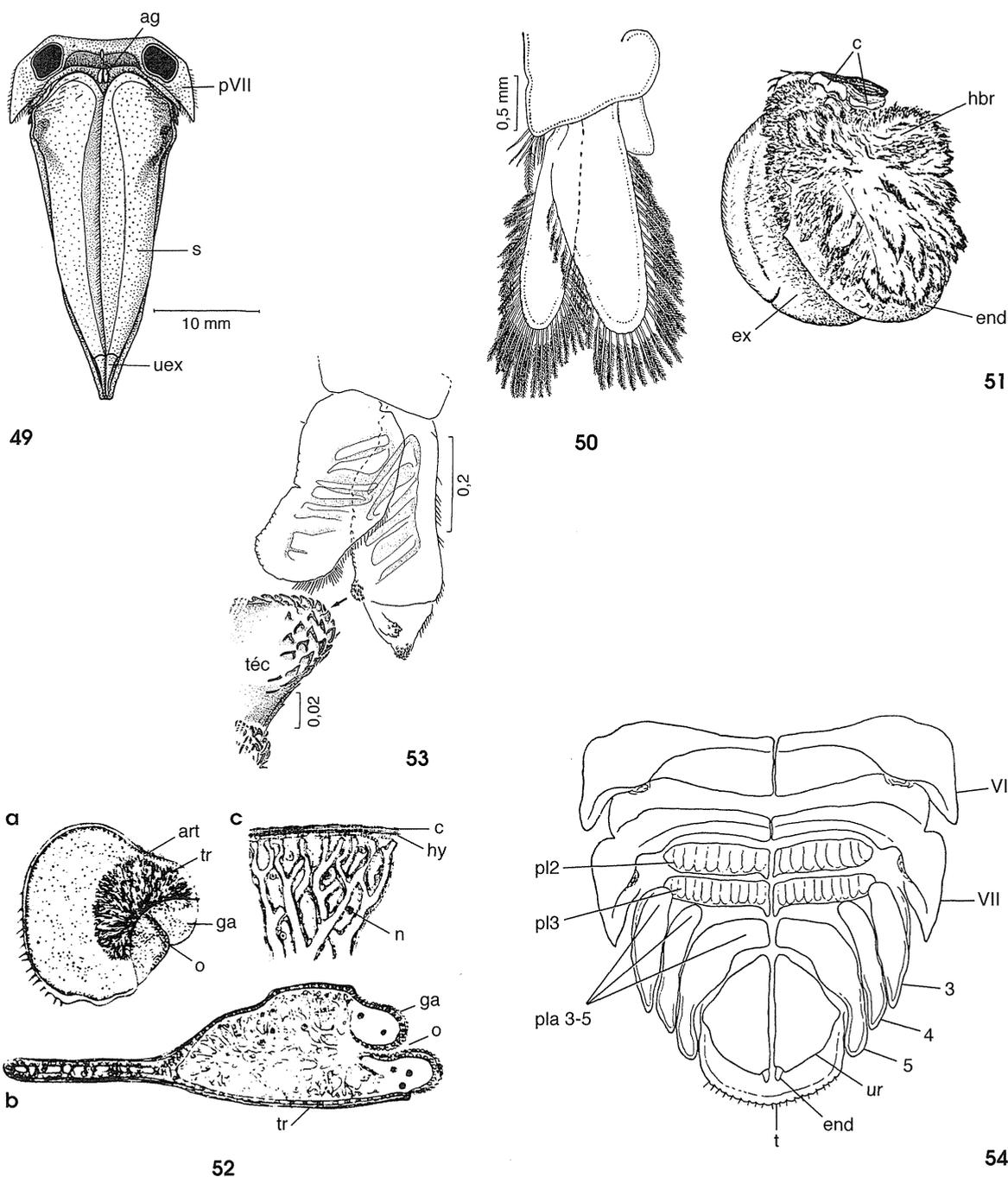


Fig. 7.49 — Pléotelson de *Saduria entomon* en vue ventrale, uropodes fermés. *ag*, appendix genitalia; *pVII*, péréionite VII; *s*, sympodite de l'uropode *uex*, exopodite de l'uropode; (d'après GRUNER, 1965).

Fig. 7.50 — Pléopode 1 d'*Excirrolana japonica* (d'après KUSSAKIN, 1979).

Fig. 7.51 — Face antérieure du troisième pléopode de *Bathynomus giganteus*.

c, coxopodite; *end*, endopodite; *ex*, exopodite; *hbr*, houpe branchiale (d'après MILNE-EDWARDS et BOUVIER, 1902).

Fig. 7.52 — Exopodite du pléopode 1 de *Porcellio scaber* : vue de l'exopodite à plat avec les pseudo-trachées (a); vue en section transversale complète (b), grossie au niveau des pseudo-trachées (c).

art, point d'articulation de l'exopodite avec le pédoncule; *c*, cuticule; *ga*, « grooved area » de la cuticule; *hy*, hypoderme; *n*, noyau de l'hypoderme du tube pseudotrachéen; *o*, orifice externe de la pseudotrachée; *tr*, pseudotrachée.

Fig. 7.53 — Pléopode 5 montrant les plis et les tubercules écailleux (*téc*) chez *Neocassidina perlata* (d'après ROMAN, 1973-1974).

Fig. 7.54 — Extrémité postérieure de *Tylos latreillei*, en vue ventrale. Les chiffres romains désignent les péréionites, les chiffres arabes, les pléonites.

end, endopodite de l'uropode; *pl 2* et *3*, pléopodes de la seconde et de la troisième paire; *pla 3-5*, plaques ventrales des pléonites 3 à 5; *t*, telson; *ur*, uropodes (d'après VANDEL, 1960).

sympode où seul le basipodite est présent et sur lequel sont fixées deux rames (endopodite et exopodite). Cependant, un précoxopodite existe chez *Bathynomus* (fig. 7.51), *Natanolana borealis*, *Aega arctica*, *Sphaeromides raymondi*, *Arcturus baffini* (Monod, 1926). Les deux sympodes d'une même paire sont étroitement solidaires grâce aux rétinacles de leurs bords internes. Ils peuvent porter un épipodite (*Ligidium*). Le plus souvent endopodite et exopodite pléonaux indivis sont plus larges que leurs surfaces d'articulation placées côte à côte sur le sympode, de sorte qu'ils se recouvrent l'un l'autre. Ils sont parfois de très petite taille (*Gnathia*, *Limnoria*, *Serolis*, *Munnopsis*, *Eisothistos*,...). L'exopodite est très exceptionnellement fixé antérieurement à l'endopodite (Anthuridea, sauf *Eisothistos*). Les exopodites sont quelquefois biarticulés (*Phreatoicus*, Seroloidea, Sphaeromatinae) et l'endopodite peut être triarticulé (pranize de *Paragnathia*). Chez *Nichollsia* et quelques *Stenasellus*, les endopodites, au moins, sont bilobés.

Entre exopodites et endopodites pléonaux il y a une division du travail (Babula, 1979; Wägele, 1982). Les exopodites ont normalement un rôle respiratoire. Ils sont responsables de la création d'un courant d'eau et d'échanges gazeux. Les endopodites jouent surtout un rôle dans l'osmorégulation. Mais cette division du travail n'est pas aussi nette chez tous les Isopodes (Bubel *et al.*, 1974; Babula, 1977).

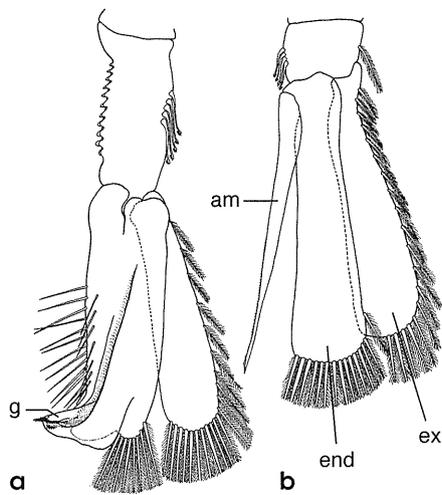
Généralement, chez les Isopodes aquicoles, les pléopodes antérieurs sont « natatoires » (1 et 2 chez *Eurydice*, 1 à 3 chez *Serolis*) et leur efficacité est proportionnelle à leur surface portante qui est d'autant plus grande que les soies plumeuses marginales sont plus longues. S'ils sont operculiformes (première paire chez certains Anthuridea et quelques rares Flabellifera; une ou deux paires chez les Asellota) ils protègent les pléopodes postérieurs respiratoires dans une chambre branchiale. Sur les pléopodes respiratoires, l'augmentation de la surface utile aux échanges gazeux est rendue possible par la multiplication des plicatures transversales des endopodites (Sphaerominae, fig. 7.53) ou des deux rames (Dynameninae), par le développement de diverticules très ramifiés à la base de chaque pléopode (*Bathynomus*, fig. 7.51), par des vésicules branchiales (*Exciroilana*, *Pontogeloides*) ou encore par une digitation branchiale qui donne un endopodite bilobé (*Skotobaena*).

Chez un Isopode terrestre primitif encore inféodé au domaine marin, l'appareil respiratoire et son fonctionnement diffèrent peu de ceux de l'Isopode aquicole, car il ne peut pas absorber l'oxygène de l'atmosphère. La structure histologique des pléopodes est identique dans ces deux groupes écologiques, car une mince couche d'eau baigne en permanence les pléopodes des Isopodes terrestres primitifs en émergence : les nombreuses formes épizoïques aquicoles (Amœbiens, Infusoires, Rotifères) en sont la preuve. Ce mode de respiration branchiale explique leur longue survie en immersion. De plus, l'humidité des pléopodes de *Ligia* est maintenue permanente à la fois par la sécrétion des glandes cutanées de Weber et par la captation de l'eau environnante au moyen du système uropodal conducteur d'eau (Hoëse, 1981, 1982). Chez l'Isopode terrestre, l'exopodite branchial (fig. 7.52) est un sac à paroi épaisse constituée par un épithélium respiratoire à hautes cellules à bordure en brosse et possédant une mince cuticule; sa cavité est divisée par des piliers de fibrilles extracellulaires joignant ses faces dorsale et ventrale. Elle renferme des lacunes sanguines (Unwin, 1932; Mahmoud, 1956). Kummel (1984) observe deux régions de structures épithéliales différentes chez *Porcellio scaber*. Il attribue un rôle osmorégulateur à l'épithélium de hautes cellules riches en mitochondries et un rôle respiratoire aux cellules plus petites et moins riches en mitochondries. En fait, chez les Oniscidea, seuls les endopodites 3, 4 et 5 répondent à ce type. Les endopodites 1 et 2 sont foliacés chez les Ligiidae. Chez les Trichoniscidae (fig. 7.58), l'endopodite 1 est réduit et l'endopodite 2 est transformé en une longue tige. Chez tous les autres Oniscidea, les endopodites 1 et 2 sont seulement représentés, chez la femelle, par une petite pièce triangulaire. En somme, les endopodites et exopodites conservent un rôle respiratoire à des degrés divers : chez *Ligia* les endopodites n'auraient qu'un rôle secondaire; chez *Oniscus* ou *Philoscia* les endopodites des pléopodes 3, 4 et 5 sont des sacs vasculaires alors que les exopodites, quoique lamelleux et respiratoires, jouent plutôt un rôle d'opercule. Chez un Isopode terrestre supérieur, libéré du domaine marin, l'hématose se fait principalement au niveau des exopodites renfermant des pseudotrachées; les exopodites qui en sont dépourvus n'ont plus aucun rôle respiratoire. Les endopodites conservent une fonction respiratoire très réduite.

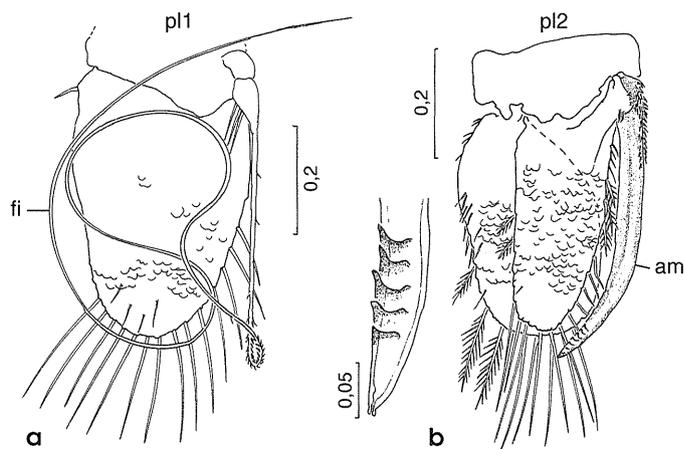
Les pseudotrachées (corps blancs ou corps spongieux des anciens auteurs) ont été découverts par Latreille au début du XIX^e siècle. Elles représentent des invaginations tégumentaires qui se divisent par dichotomie et s'étalent dans l'exopodite. Chez les Oniscidea, Hoëse (1982) montre qu'il existe différents stades de développement pseudotrachéen, depuis le simple appareil plissé mais non couvert d'*Oniscus* jusqu'au système tubulaire clos et hautement développé d'*Hemilepistus*. Chez la majorité des Porcellionidea, les pseudo-trachées sont seulement présentes sur les deux premières paires de pléopodes; chez quelques Trachelipidae, sur les trois premières paires (*Orthometopon*); chez la majorité des Trachelipidae et les Armadillidae, sur les cinq paires de pléopodes. Chez les Tyliidae, il existe également un système pseudotrachéen (fig. 7.54) composé de plusieurs poches respiratoires indépendantes portées par les pléopodes 2 à 5 et s'ouvrant chacune à l'extérieur par un orifice (stigmat). Le nombre de stigmates

varie de 4 à 12 suivant les pléopodes, dans le genre *Tylos*. Chez *Helleria* ce nombre se réduit à 1 (exopodites 2 et 5) ou 2 (exopodites 3 et 4) stigmates qui conduisent alors dans une vaste poche respiratoire d'où rayonnent de nombreux tubules dichotomisés (Ebbe, 1981 ; Hoëse, 1983).

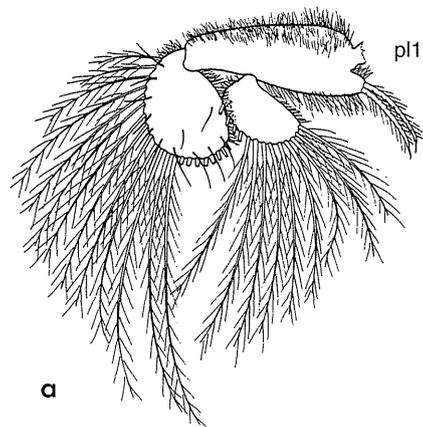
Chez le mâle, les premières paires de pléopodes présentent des différenciations morphologiques plus ou moins en relation avec la reproduction (fig. 7.55 à 7.58), mais moins profondes que chez de nombreux Malacostracés. Très généralement, la première paire de pléopodes du mâle chez les Isopodes aquatiques et chez les Tylidae est semblable à celle de la femelle. Cependant, chez les Pseudidotheidae et les Arcturidae, l'exopodite, parfois creusé d'une gouttière, porte un groupe de longues soies ; chez plusieurs Sphaeromatinae (*Neosphaeroma laticauda*, *Neocassidina perlata*...) l'endopodite peut se terminer en un long fouet (flagellum intortum) (fig. 7.57) : il se pourrait que ces spécialisations interviennent au moment de l'accouplement. Chez les Asellota, la différenciation sexuelle du premier pléopode mâle peut être faible (*Asellus*) ou très poussée (Janiroidea). Chez les Oniscidea, on assiste à la différenciation progressive de l'endopodite du premier pléopode mâle en un organe de soutien des appendices copulateurs du second pléonite. Cet endopodite paraît biarticulé chez les Trichoniscidae (fig. 7.58) évolués, car l'article basal porte un processus plus ou moins hypertrophié dont le stade évolutif final est un véritable organe paracopulateur. À de rares exceptions près (quelques Gnathiidea), la seconde paire de pléopodes



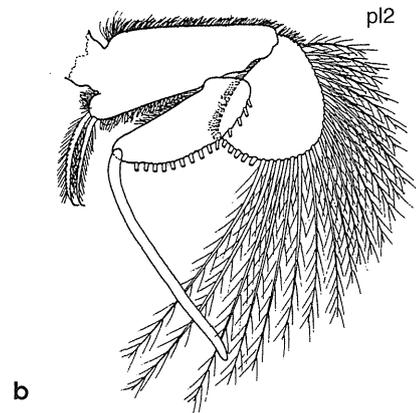
55



57



a



b

56

Fig. 7.55 — Les deux premières paires de pléopodes chez le mâle d'*Antarcticuricus bicornis* : *am*, appendix masculina ; *end*, endopodite ; *ex*, exopodite ; *g*, gouttière (d'après KENSLEY, 1984).

Fig. 7.56 — Pléopode 1 (a) et pléopode 2 (b) de *Thysanoserolis completa* : quelques soies ont été sectionnées (d'après MOREIRA, 1971).

Fig. 7.57 — Pléopode 1 (a) et pléopode 2 (b) de *Neocassidina perlata* : *fi*, flagellum intortum (d'après ROMAN, 1973-1974).

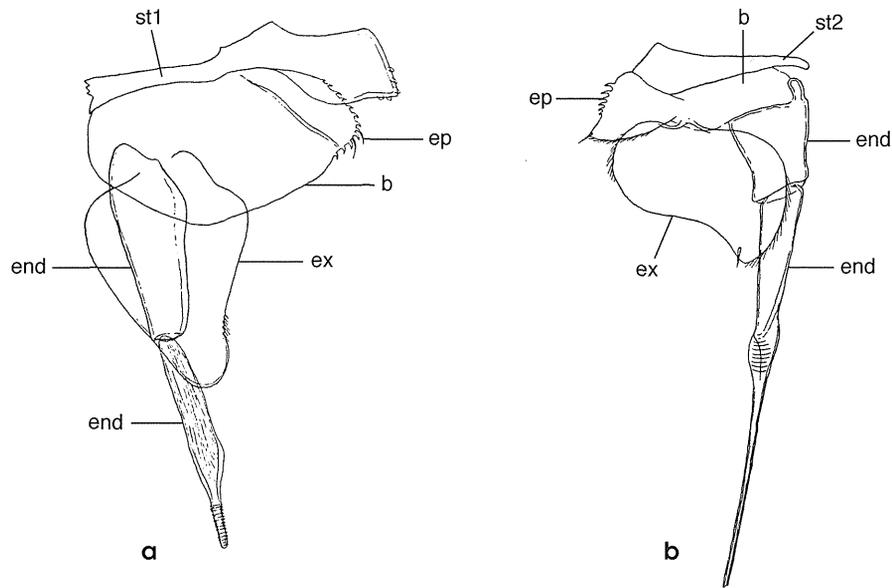


Fig. 7.58 — Pléopode 1 (a) et pléopode 2 (b) de *Trichoniscus pusillus provisorius*.
b, basipodite; ep, épipodite; st 1 et 2, sternites des pléonites 1 et 2 (d'après VANDEL, 1943).

est différenciée en organes copulateurs (appendix masculina) chez tous les Isopodes. Chez les formes marines, les endopodites, lames sétigères, portent, articulées à leur base ou au milieu de leur bord interne, les appendix masculina. Tiges allongées, parfois creusées d'une gouttière et dont l'extrémité peut devenir très complexe chez certains Anthuridea (Barnard, 1925; Wägele, 1982) et Oniscidea (Vandel, 1960). Ce sont des organes d'accouplement qui fonctionnent, suivant leur forme, soit par apposition soit par intromission.

Uropodes. — Ces appendices du pléonite 6 sont différents de ceux qui les précèdent, sauf chez les Anuropidae et *Eurydice branchuropus*. Chez ces derniers ils sont identiques à des pléopodes par leur structure lamelleuse et leur position ventrale, et ils ont peut-être, comme eux, un rôle respiratoire s'ajoutant à leur rôle natatoire. Les uropodes sont généralement ornés de quelques soies sensorielles et d'épines. Ils semblent parfois absents (*Mixomesus*). Typiquement, le sympode fixé latéralement sur le pléotelson porte un endopodite et un exopodite indivis. Quand ces rames sont larges (exopodite normalement plus large que l'endopodite) elles forment avec le pléotelson un « éventail caudal » (certains Flabellifera, certains Anthuridea). Le sympode peut être dorsal (*Dendrotion*) ou terminal (Janiroidea). Il peut fusionner avec l'endopodite (Sphaeromatoidea). Exceptionnellement, les rames peuvent être unguiformes (Limnoriidae); l'exopodite déjà atrophié (*Cassidina*) peut disparaître (Scutuloidea). D'autres fois, sympode et endopodite, déjà fusionnés entre eux, se soudent aux bords ventraux du pléotelson : seul l'exopodite est visible (*Caecosphaeroma*). Les rames peuvent devenir styloformes (*Codonophilus*, Asellidae, Oniscidea, Phreatoicoidea, ...). Les exemples d'uropodites pluriarticulés sont rares : l'unique rame styloforme des *Desmosoma*, *Echinopleura*, *Ischnosoma*... est biarticulée, celle d'*Acanthocope* est tri- ou penta-articulée. Chez les Valvifères, les deux sympodes latéraux développés en opercules minéralisés, généralement de même longueur que le pléotelson, se referment ventralement sur les pléopodes en position de repos (fig. 7.49) : l'endopodite est réduit, l'exopodite est vestigial ou absent. Chez les Tylidae (fig. 7.54) des sympodes operculiformes recouvrent les trois dernières paires de pléopodes (*Tylos*) ou seulement le cône anal (*Helleria*).

Les formes volvationnelles parfaites résolvent le problème de l'encombrement des uropodes soit par élargissement de la cavité telsonique soit en intégrant les uropodes dans le système de fermeture par élargissement de l'exopodite (Armadillidiidae) ou du basipodite (Armadillidae).

VOLVATION

Modifications morphologiques

Plusieurs Arthropodes avaient ou ont la capacité de se rouler en boule (Trilobites, Myriapodes *Glomeris*, Insectes Dictyoptères Perisphaeria). Cette tendance à la volvation fait certainement partie du potentiel évolutif des Isopodes puisque ce phénomène s'observe dans presque chaque groupe, sauf ceux dont le corps est aberrant (Gnathiidea, Cymothoidea) ou de section trop cylindrique (Anthuridea, Arcturidae), ceci qu'ils soient aquatiques ou terrestres, hypogés ou épigés. Un seul Phreatoidea (*Phreatomerus latipes*) et de rares Asellota (*Atlantasellus cavernicolus*, *Haploniscus armadilloides* (fig. 7.63) et *H. helgei*) en sont capables. Beaucoup plus nombreux sont les Cirolanoidea (*Natatolana pilula*, *Turcolana cariae*, *Faucheria faucheri*, *Skotobaena morteni*).

La volvation est plus ou moins parfaite. Tous les intermédiaires s'observent entre le simple pliage et la volvation. Le « pliage » n'est que l'exacte application l'une sur l'autre des parties antérieure et postérieure, sans modification particulière des extrémités du corps (Monod, 1935). Il n'y a de dispositif spécialisé qu'au niveau des articulations métamériques IV-V soumises à l'enroulement. Certains Cirolanoïdés (*Limnoria lignorum*) s'enroulent en glissant leur céphalon sous le bord antérieur du premier péréionite, puis en se courbant sur l'un ou sur l'autre côté du péréionite IV (Menzies, 1957).

Les exigences mécaniques de l'enroulement (Racovitza, 1910, 1912; Vandel, 1942, 1943, 1960, 1962) sont les mêmes pour tous les Isopodes volvationnels, mais, si l'aboutissement est identique, les dispositifs mis en jeu sont souvent différents. Le phénomène de volvation parfaite prend une ampleur particulière parmi les Sphaeromatoidea (fig. 7.59 à 7.61) (Marvillet, 1978) et les Oniscidea. Il entraîne une série de modifications portant sur la courbure des tergites péréionaux, l'engrenage des métamères successifs les uns dans les autres, ainsi que sur la musculature correspondante, la forme du pléotelson, qui doit être parfaitement coaptée avec la ligne frontale céphalique, l'emboîtement des antennes et des palpes mandibulaires dans des sillons céphaliques (Caruso *et al.*, 1983), sur une disposition marsupiale spéciale chez la femelle ovigère et sur l'élimination de toutes les saillies extérieures à la sphère (Vandel, 1948, 1949; Mead, 1963).

Les Isopodes terrestres présentent deux types de volvation (Vandel, 1943). Chez tous les Tylidae et la plupart des Oniscidea, la volvation est du type endo-antenné : les antennes se reploient à l'intérieur du corps (Armadillidiidae (fig. 7.67), Buddelundiellidae,...). Quelques rares Oniscidea ont un type de volvation exo-antenné (fig. 7.64) : les antennes se reploient à l'extérieur du corps (Cylisticidae) et sont parfois logées dans des sillons céphaliques (Spelaeoniscidae) pouvant se prolonger sur le péréionite I (Caruso *et al.*, 1983). D'ailleurs, un exemple démonstratif (fig. 7.68) de volvation de plus en plus parfaite est offert par les Spelaeoniscidae dont l'évolution graduelle orthogénique (Vandel, 1959) concerne d'abord la ligne frontale, ensuite l'épimère du premier péréionite visible (péréionite I) et, enfin, les épimères des péréionites II et III, le pléotelson et les uropodes (Caruso *et al.*, 1978).

Chez les Armadillidae, l'évolution est différente, car elle part des formes non volvationnelles (*Australiodillo*) pour aboutir, après acquisition graduelle de divers types d'engrenages qui affectent progressivement tous les segments du corps, au type volvationnel parfait (*Armadillo*, *Venezillo*). Elle s'achève par des manifestations dégénératives aboutissant à la perte de la faculté de se rouler en boule (*Calmanesia*, *Laureola*) (fig. 7.65).

Signification écologique de la volvation

L'utilité immédiate de la volvation n'est pas si évidente (Vandel, 1943) et le rôle qu'elle joue dans la vie de l'individu aquatique ou terrestre est interprété différemment par les auteurs. Généralement reconnue comme un moyen de défense passive de l'individu ou du couple (Marvillet, 1976) contre les prédateurs, surtout si des aspérités menaçantes font saillies sur le pléotelson comme c'est le cas chez de nombreux mâles Sphaeromatoidea (Racovitza, 1912; Argano *et al.*, 1982), c'est aussi un moyen de protection contre les grandes variations de température et d'hygrométrie, en particulier pour les espèces intertidales ou vivant dans des milieux d'eau douce facilement asséchés (Barnard, 1914, 1927; Chilton, 1922; Monod, 1935; Macquart, 1936; Weiser, 1963). Chez les formes terrestres adaptées aux climats secs (*Armadillo*, *Buddelundia*) il est vraisemblable qu'elle intervient également dans la diminution des pertes d'eau par évaporation (Vandel, 1959). Pour les espèces hypogées ce serait surtout un moyen de dispersion (Marvillet, 1976), de même sans doute que pour les jeunes Sphaeromatoïdés marins algophiles. Pour ce qui concerne les Sphaeromatoïdés volvationnels psammophiles, homomorphes et homochromes du sédiment dans lequel ils vivent, la volvation les protège à la fois des prédateurs et d'une hydrodynamique très violente. Chez la femelle gestante, c'est un moyen très efficace de protection des embryons pour toutes les espèces vivant dans des milieux extrêmes et pour les espèces terrestres.

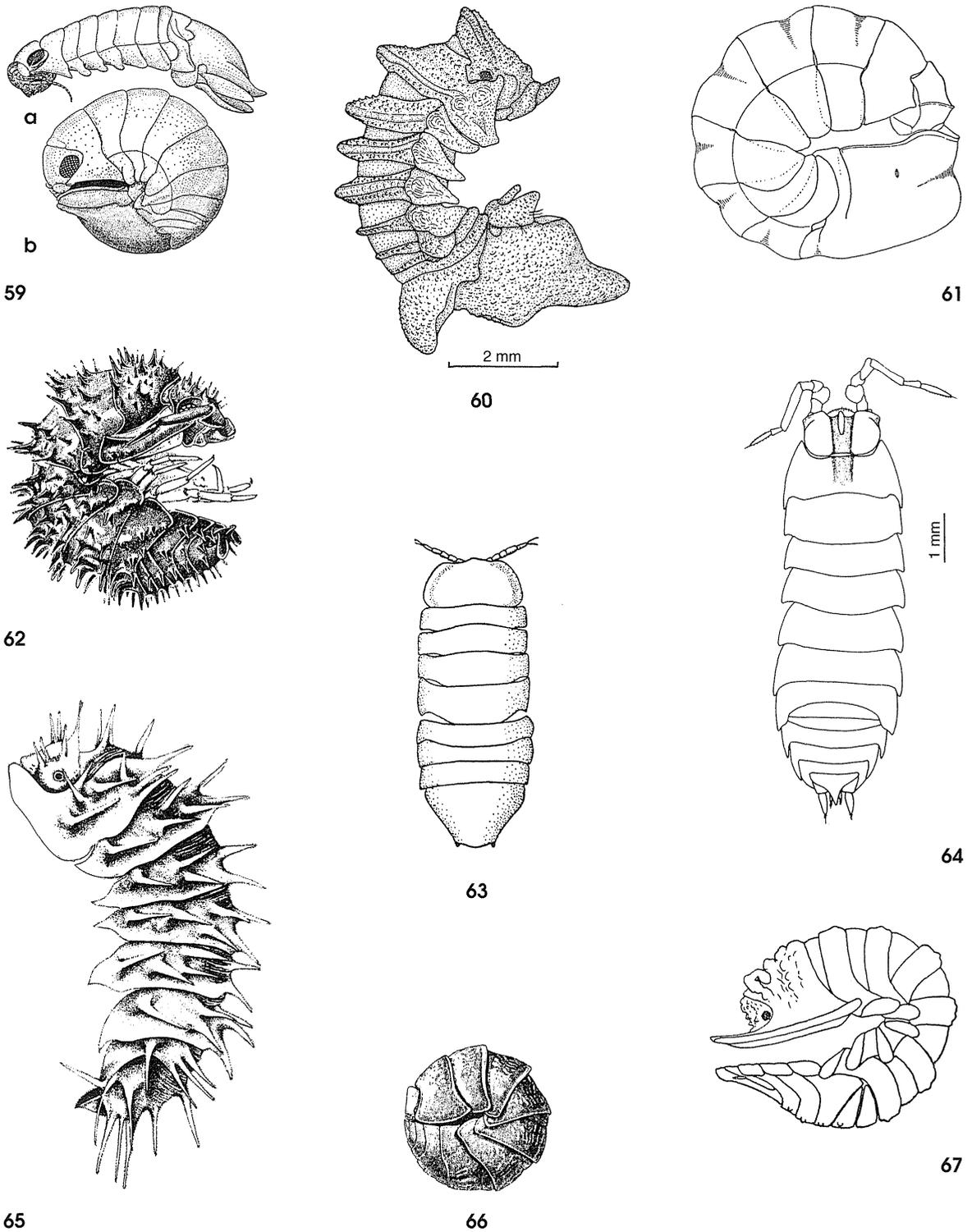


Fig. 7.59 — *Sphaeroma rugicauda* en vue latérale déroulé (a) et enroulé (b).

Fig. 7.60 — *Cymodopsis sphyracephalata* mâle (d'après HURLEY *et al.*, 1977).

Fig. 7.61 — *Caecosphaeroma virei* enroulé (d'après RACOVITZA, 1910).

Fig. 7.62 — *Atlantidium barretoii*, Oniscidé (d'après VANDEL, 1960b).

Fig. 7.63 — Un Janiroïdé volvationnel : *Haploniscus armadilloides* (d'après HANSEN, 1916).

Fig. 7.64 — *Lepinisticus vignai*, Oniscidea exo-antenné (d'après MANICASTRI *et al.*, 1983).

Fig. 7.65 — *Pseudolaureola atlantica*, Oniscidé, en vue latérale, (d'après VANDEL, 1977).

Fig. 7.66 — *Armadillidium vulgare*, Oniscidé, enroulé, (d'après VANDEL, 1962).

Fig. 7.67 — Un Oniscidé volvationnel : *Pyrgoniscus petiti* (d'après MONOD, 1935).

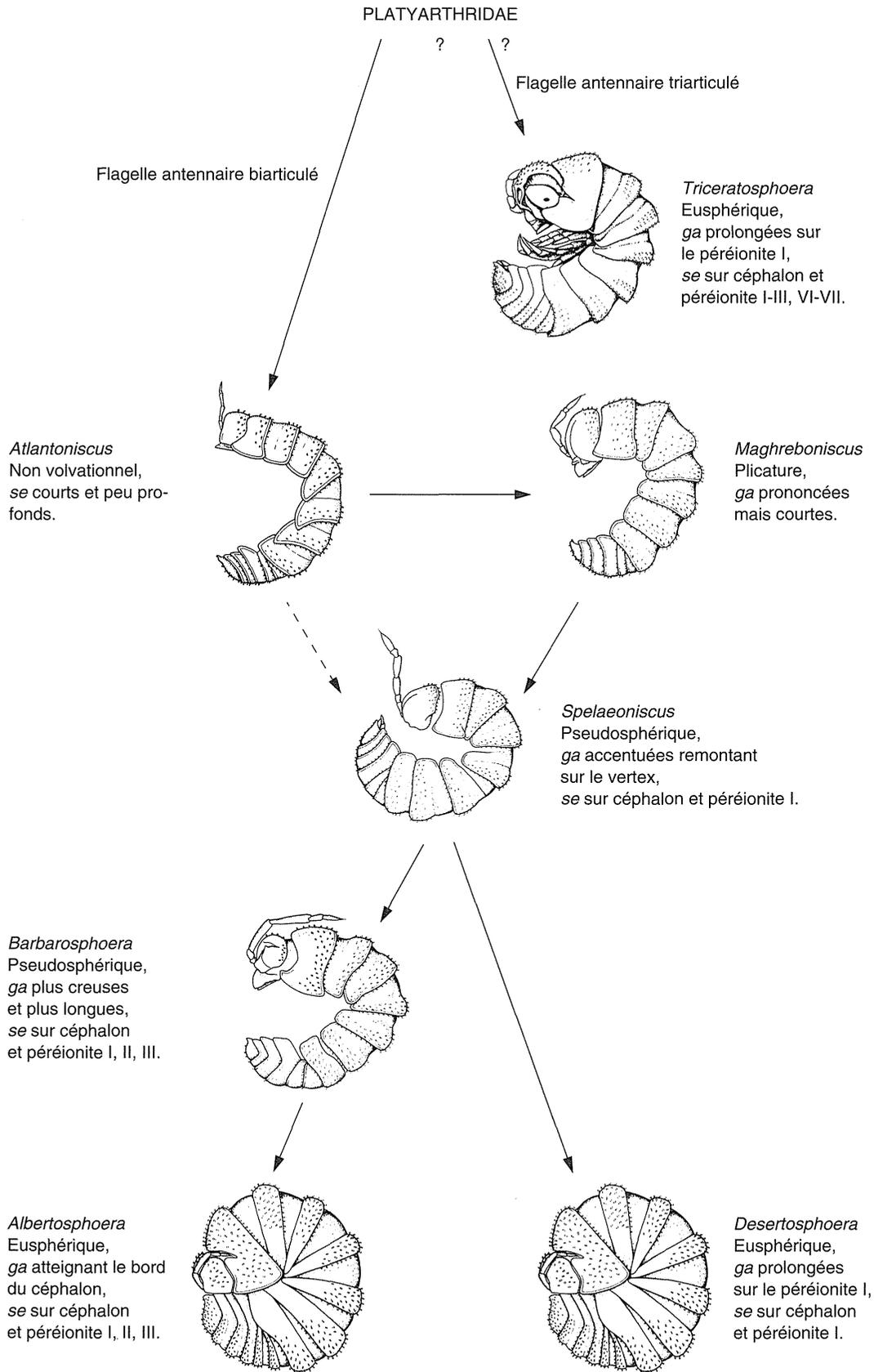


Fig. 7.68 — Évolution parallèle de la volvation et des gouttières antennaires chez les Spelaeoniscidae. *se*, système d'engrenage; *ga*, gouttière antennaire (modifié d'après VANDEL, 1959 et CARUSO et LOMBARDO, 1983).

ANATOMIE INTERNE

Les chapitres généraux consacrés à l'étude des Crustacés faisant largement appel à l'anatomie et à la physiologie des Isopodes, nous nous bornerons à rappeler, dans ce chapitre, les aspects originaux propres aux représentants de ce groupe.

Dans l'ensemble, les Isopodes sont d'excellents animaux de laboratoire, comme en témoignent les multiples travaux anatomiques, physiologiques, biochimiques, génétiques et écologiques dont ils sont le support, en particulier : les espèces terrestres, faciles à récolter et à élever ; les espèces aquatiques d'eau peu profonde, qui ne sont perturbées ni par le volume de la cuve expérimentale ni par ses limites ; les espèces cavernicoles qui ont une grande longévité et une croissance suffisamment lente ; les espèces d'eaux saumâtres, pour lesquelles les facteurs phénologiques sont dominants, mais faciles à supprimer en laboratoire et dont les possibilités d'adaptations physiologiques sont maximales. Constatons pourtant que nos connaissances reposent sur l'étude d'un très faible nombre d'espèces. Ci-après nous rappelons les principales.

Parmi les espèces aquatiques : *Paragnathia formica*, dont Charmantier (1980, 1982), s'appuyant sur l'énorme travail de Monod (1926), rappelle les études portant sur leur cycle biologique (dont Amanieu, 1963), leur mue en deux temps (Juchault-Stoll, 1964), leur osmorégulation, et présente l'ultrastructure des glandes endocrines céphaliques... ; *Cyathura polita*, dont Parker *et al.* (1981) étudient les différenciations génétiques et la spéciation, après que les nombreux travaux de Burbanck en eurent successivement établi, depuis 1959, l'écologie, la physiologie, en particulier l'osmorégulation, la consommation d'oxygène aussi bien chez les adultes (Frankenberg *et al.*, 1963) que chez les jeunes (Kelley *et al.*, 1972), la spermatogenèse (Burbanck *et al.*, 1970), les formules chromosomiques (Burbanck *et al.*, 1967)... ; de nombreux Asellotes dont : *Asellus aquaticus*, qui est à l'origine de la plupart des connaissances sur les Isopodes : Balesdent (1964) contribue à faire mieux connaître leur sexualité et Demassieux leur système neurosécréteur (1979) ; Bocquet (1953) élabore d'importantes théories de spéciation sur *Jaera* ; Jazdzewski (1969) précise la biologie de *Jaera albifrons*, Jones (1972), en étudie les pièces buccales et Lécher (1968) le polymorphisme chromosomique ; *Proasellus cavaticus* et *Stenasellus virei* en particulier ont permis respectivement à Henry (1976) et Magniez (1976) de nous apporter une meilleure connaissance des animaux cavernicoles ; *Eurydice affinis* et *Eurydice pulchra*, sur lesquelles les travaux d'anatomie (Jones, 1969), d'écologie, de dynamique des populations (Jones, 1969), de variations saisonnières, du cycle de reproduction (Salvat, 1966), des soies et de la biologie de la reproduction (Fish, 1970 ; Chaix, 1974), sont innombrables... ; *Limnoria lignorum*, dont les dégâts provoqués sur les bois immergés conduisent à des travaux essentiellement axés sur les facteurs intervenant dans leur fixation sur les bois (Bourdillon, 1953), sur leur nutrition (Lane, 1959) et sur les protozoaires associés à leur tube digestif (Mohr, 1959) ou encore sur la formation de cristaux intracellulaires dans leurs diverticules digestifs (Strunk, 1959), sur leur résistance aux créosotes imprégnant les bois traités (Zachary *et al.*, 1983) ; *Idotea baltica*, dont Naylor (1955) étudie, entre autres, les mécanismes d'alimentation, Souty *et al.* (1981) la vitellogenèse, Legrand-Hamelin *et al.* (1982) le déterminisme génétique de l'inversion sexuelle femelle, Bulnheim *et al.* (1982) les variations génétiques du polymorphisme chromatique, Kaim Malka *et al.* (1984) les altérations histologiques lorsque l'animal est exposé à des détergents non ioniques, Salemaa (1985) les relations caryologiques entre espèces européennes ; *Glyptonotus antarcticus*, de grande taille, est utilisé pour étudier les effets de la température sur la vision (Meyer-Rochow, 1982) ; *Sphaeroma serratum* se prête à de multiples expériences aboutissant à mieux connaître l'osmorégulation, les acides aminés de l'hémolymphe (Charmantier *et al.*, 1975), les contrôles endocrines de la mue (Charmantier *et al.*, 1977), alors que le cycle de mue et la biologie de divers *Cymodoce* méditerranéens sont étudiés en élevage par Dumay (1972), de même que *Sphaeroma hookeri* (Kinne, 1954)...

Chez les formes terrestres : *Trichoniscus pusillus*, très étudié pour ce qui concerne la sexualité et la reproduction (Vandel, 1934 ; Heeley, 1941 ; Fussey, 1984), le cycle biologique, la croissance (Sutton, 1970, 1984 ; Standen, 1973 ; Frankel, 1979) et la dynamique des populations (Sutton, 1980) ; *Oniscus asellus*, étudié au niveau de l'anatomie (Clifford *et al.*, 1971 ; Price *et al.*, 1980 ; Hopkin *et al.*, 1982), de la physiologie et du métabolisme (Hayes *et al.*, 1975 ; Debry, 1979 ; Hartenstein, 1984 ; Chiang et Steel, 1989), de la mue et de la croissance (Steel, 1982), de l'écophysiologie et de la reproduction (Nash, 1979 ; Beck *et al.*, 1980 ; McQueen, 1980) ; *Chaetophiloscia elongata* et *Ch. sicula* pour ce qui concerne la sexualité et la reproduction (Dalens, 1970, 1971) ; *Porcellio laevis* et *P. scaber*, étudiés sur les plans anatomique (Hryniewielka-Szifer, 1972 ; Radu *et al.*, 1976 ; Bettica *et al.*, 1984) et physiologique (Weiser, 1965 ; Linquist, 1976 ; Beeby, 1978), ainsi que sur ceux de la génétique et de la sexualité (Legrand, 1962, 1966 ; Legrand *et al.*, 1972, 1974) ; *Armadillidium vulgare* très étudié sur le plan de la génétique et de la reproduction (Vandel, 1939 ; Martin *et al.*, 1973 ; Howard, 1981 ; Katakui, 1984 ; Juchault *et al.*, 1989), mais aussi pour ce qui concerne le cycle de vie et la croissance (Lawlor, 1976 ;

Miller *et al.*, 1983), l'écologie (Paris, 1963) ou la pathologie (Cole *et al.*, 1980; Federici, 1980); *Hemilepistus reaumuri*, pour lequel l'intérêt s'est essentiellement focalisé sur la vie sociale et l'éthologie en général (Linsenmair, 1984; Hoffmann, 1984), mais aussi sur l'écologie et l'écophysologie (Shachak *et al.*, 1984; Coehen-Stass, 1984)...

TÉGUMENTS

Les téguments des Isopodes marins aussi bien que ceux des Isopodes terrestres sont remarquables par leurs diverses microstructures cuticulaires et par les nombreux types de phanères qui les recouvrent. Découvertes à la fin du siècle dernier, ces formations tégumentaires présentent une grande diversité morphologique souvent utilisée en systématique. Cals (1972) démontre l'existence d'un pavé polygonal des téguments, correspondant aux cellules épidermiques, chez certains Isopodes comme chez les Malacostracés. Les microstructures cuticulaires se présentent sous forme de creux (*Apanthuroides foveolata*), de papilles (*Tridentella sculpturata*), de tubercules simples (*Venezillo tuberosus*) ou évasés distalement (*Botryias fructiger*), de crêtes (*Platyarthrus costulatus*), d'aiguillons (*Polyacanthus aculeatus*), de sillons fréquemment recouverts de microécailles non sensorielles ou sensorielles et de tricornes sensoriels (fig. 7.69 et 7.70). Ces derniers sont caractéristiques des Oniscidea (Powell *et al.*, 1982) et se répartissent essentiellement sur la surface du corps (Holdich, 1984). Les associations entre soies sensorielles et écailles non sensorielles sont remarquables et se structurent selon des combinaisons infinies (Vandel, 1960). Les soies constituent d'autres types de microstructures cuticulaires. Monod (1926) recense 11 types de phanères chez *Paragnathia formica* (soie simple ou plumeuse, tige plumeuse sensorielle, épine simple ou à pointe latérale ou courte ou grêle, cône sensoriel, bâtonnet sensoriel, écaille pectinée, écaille semi-circulaire). Il mentionne des rétinacles en forme d'ancre (fig. 7.71). Nordenstam (1933) constate chez divers *Serolis* (fig. 7.72) que chaque modèle de phanère a une place très précise sur le corps de l'animal. Fish (1972) divise les diverses soies d'*Eurydice pulchra* en macro-

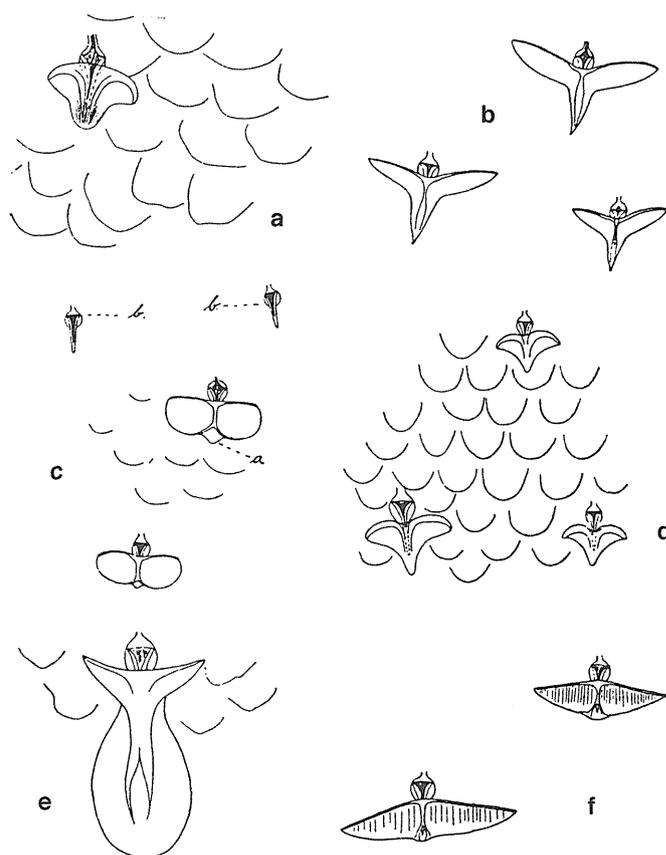


Fig. 7.69 — Tricornes sensoriels des tergites d'Oniscidés : **a**, *Buddelundia monticola*; **b**, *Phalloniscus punctatus*; **c**, *Cylisticus convexus*; **d**, *Armadillo officinalis*; **e**, *Porcellionides pruinosus* ($\times 100$) (d'après WAHRBERG, 1922).

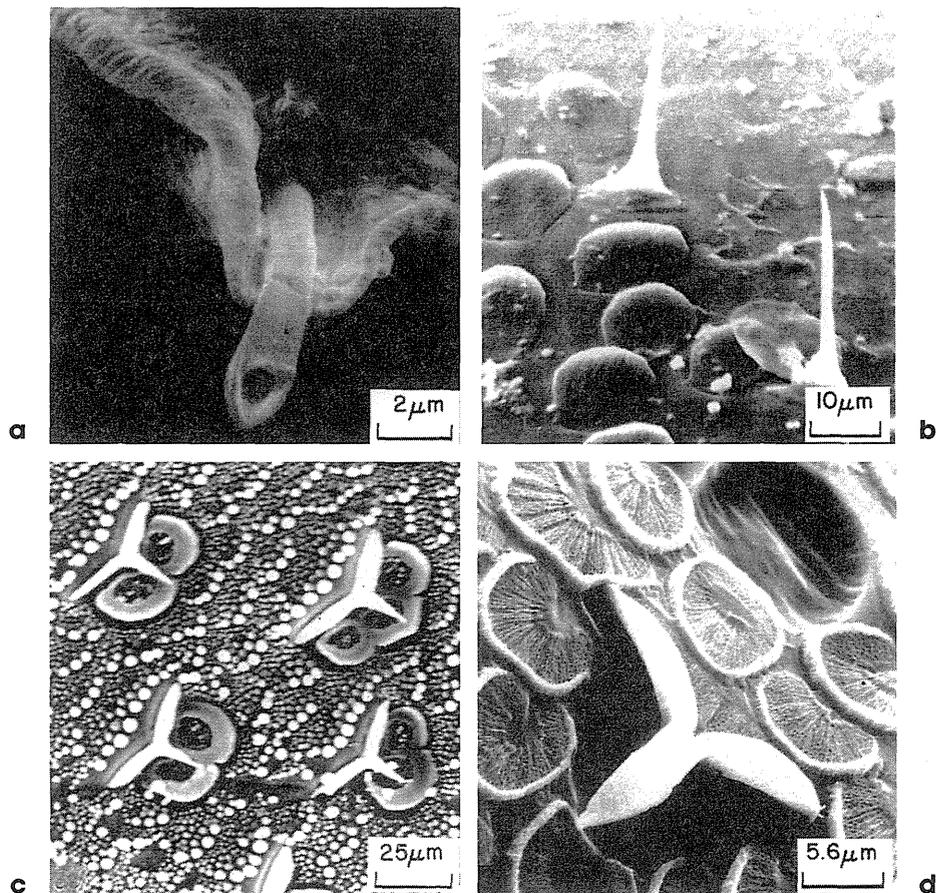


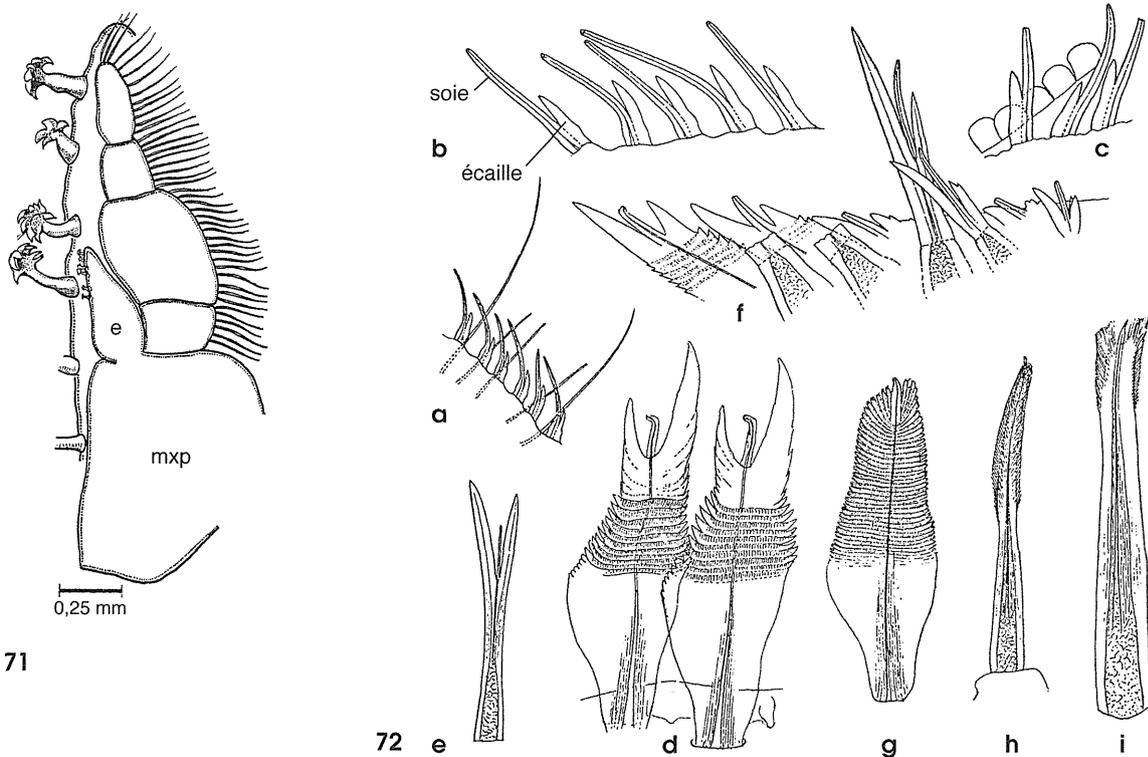
Fig. 7.70 — Tricomes sensoriels chez différents Oniscidea : *Ligia oceanica* (a); *Philoscia muscorum* (b); *Porcellionides pruinosus* (c); *Porcellio scaber* (d) (d'après HOLDICH, 1984).

triches (simples, sétifères, denticulées ou non) et en microtriches (écailles semi-circulaires plus ou moins insérées dans une courte cupule). Holdich (1984) les localise sur le corps et les appendices des formes terrestres selon leurs fonctions sensorielles. Diverses interprétations sont actuellement proposées pour préciser leur rôle écologique. Les rides tergaux semblent être en relation avec le creusement des terriers. Elles préviennent l'adhérence de particules sédimentaires (Schmalfuss, 1975, 1977), permettant à l'animal de conserver des échanges normaux entre la cuticule et le milieu (Schmalfuss, 1978). Chez les Isopodes aquatiques, ces microstructures cuticulaires retiendraient une pellicule d'eau sur l'ensemble de l'exosquelette (corps et appendices), ce qui isolerait les espèces antarctiques du froid (Meyer-Rochow, 1980), les espèces saumâtres des variations de salinité et les espèces intertidales des variations de température pour leur éviter la déshydratation (Powell *et al.*, 1982). Comme chez les Isopodes terrestres, elles limitent l'adhérence des particules sédimentaires ainsi que la fixation des épibiontes.

Les « noduli laterales », grandes soies sensorielles implantées latéralement, chacune sur un petit tubercule, en général au nombre d'une paire sur chaque péréionite, sont présents dans plusieurs familles d'Oniscidea et les variations de leur position fournissent parfois d'excellents caractères systématiques.

Les pigments sont contenus dans des chromatophores dépourvus d'innervation propre. Le contrôle des migrations pigmentaires fait intervenir des hormones chromactives issues du système nerveux central (Noël, 1985). Il existe un système de chromatophores étoilés et un système de chromatophores plus ou moins intensément réticulés. Les chromatophores étoilés s'observent chez la plupart des Isopodes marins et chez leurs jeunes encore dans le marsupium de la femelle, ainsi que chez *Tylos* et *Ligia*. Par contre, les larves marsupiales de la quasi-totalité des Oniscidae et du Tyliidae *Helleria* sont dépigmentées. Lorsque les chromatophores sont disposés en réseau, les changements de coloration paraissent difficilement réalisables. La disposition de ces réticules est fonction des insertions musculaires. Elle varie selon l'espèce, car le réseau chromatique doit contourner les faisceaux de tonofibrilles reliant les muscles à la face interne de la cuticule. Un type fondamental de réticule s'observe dans la plupart des cas, sauf chez certaines espèces spécialisées.

Le polychromatisme est très fréquent. Lejuez *et al.* (1982) découvrent que, chez *Sphaeroma serratum*, il implique 23 gènes se répartissant très inégalement en 4 groupes de liaisons autosomiques.



71

72

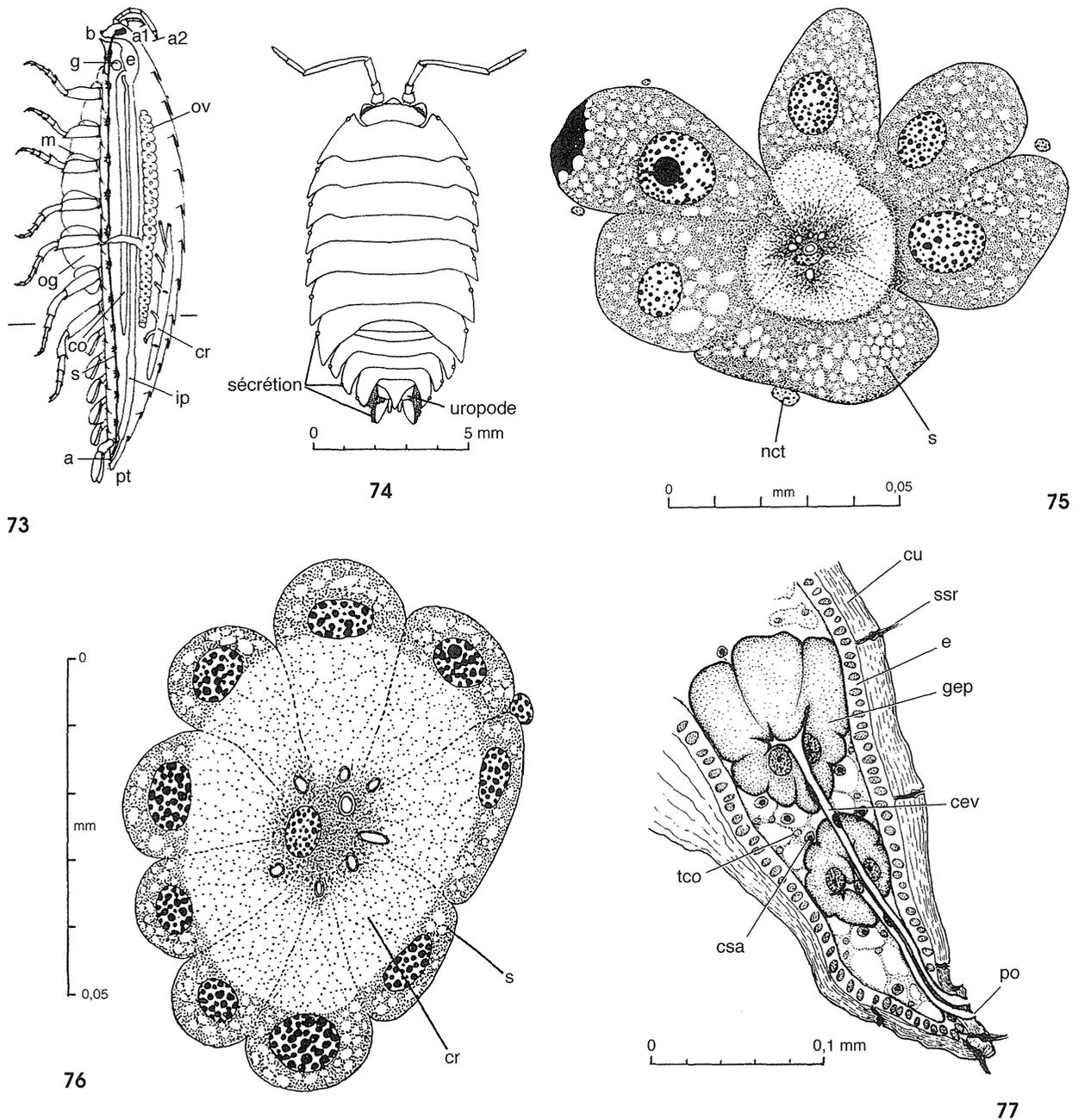
Fig. 7.71 — Soies anchoriformes de l'endite (e) du maxillipède (mxp) de *Bathygnathia monodi* (d'après CALS, 1974).

Fig. 7.72 — Soies du propode du premier périopode : a et b, soies de *Neoserolis exigua* femelle ($\times 270$ et $\times 600$); c, soies et écailles de *N. exigua* femelle ($\times 490$); d, soies de la rangée caudale, vues par le bord caudal, d'un *Cristaserolis convexa* femelle ($\times 465$); e, soies de la rangée rostrale du même spécimen ($\times 160$); f, région proximale du bord inférieur du propode d'une femelle de *C. convexa* ($\times 350$); g, soie de la rangée caudale vue du côté caudal, d'un *C. convexa* mâle ($\times 270$); h et i, soies de la rangée rostrale du même spécimen ($\times 90$ et $\times 160$) (d'après NORDENSTAM, 1933).

Ce polychromatisme est important chez les Idoteidae (Rezig, 1977), les *Ancinus* (Glynn *et al.*, 1974) et de très nombreux Sphaeromatidae (*Campecopea*, *Dynamene*,...). Howard (1953, 1962) montre, chez *Armadillidium vulgare*, que certaines colorations sont dues à des facteurs dominants ou récessifs; De Lattin (1954) constate que le déterminisme de la coloration chez *Porcellio scaber* est de type polyfactuel; Sutton (1972) signale que *Philoscia muscorum* présente un polytypisme et un polymorphisme de couleur avec trois phénotypes.

La dépigmentation est assez fréquente, en particulier chez les espèces cavernicoles, d'eau profonde ou du milieu interstitiel. Les mutations régressives ont d'abord entraîné la dépigmentation du corps puis celle des yeux.

En dehors des glandes de Wagner des Gnathiidea, localisées au niveau des méropodites des périopodes antérieurs (*Paragnathia*) ou des périopodes postérieurs (nombreux *Gnathia*), les glandes cutanées ont un grand développement et une certaine variabilité chez les Isopodes terrestres comme chez tous les animaux adaptés à la vie terrestre. Chez les Oniscidea, des glandes épimériennes et des glandes uropodales s'observent. Les glandes épimériennes (fig. 7.74 et 7.77) sont localisées latéralement sur les périonites et les pléonites. Elles peuvent s'agencer le long d'un sillon pleurépiméral ou se regrouper en un champ plus ou moins développé et plus ou moins éloigné du bord latéral du pleurépimère. Elles sont particulièrement nombreuses chez les xérophiles (*Hemilepistus*). Les glandes des uropodes se localisent sur le bord du sympodite et de l'exopodite. Elles sont très développées chez *Oniscus* et *Porcellio*. Ce sont des glandes lobées qui peuvent être incomplètes chez les adultes (*Ligia*), mais complètes chez les jeunes. Les glandes « en rosette » sont localisées dans la tête et les pièces buccales (fig. 7.75 et 7.76). Elles seraient impliquées dans la formation de la cuticule. Leur activité est étroitement liée au cycle de mue. De grosses glandes unicellulaires sont par ailleurs situées près du bord antérieur des pleurépimères. De petits amas de cellules glandulaires sont également présents dans les périopodes et les antennes (Gorwett, 1946).



73

74

75

76

77

Fig. 7.73 — Coupe parasagittale en vue latérale gauche d'un Isopode femelle.

a, anus; *a1*, antennules; *a2*, antenne; *b*, bouche; *co*, cæcums digestifs (pairs) = intestin moyen de l'Isopode; *cr*, cœur dorsal avec ostioles pairs; *e*, estomac; *g*, glande maxillaire paire (= néphridies); *ip*, intestin postérieur, très long; *m*, marsupium formé par des oostégites; *og*, orifice génital femelle (pair) et son oviducte; *ov*, ovaire (pair); *pt*, pléotelson; *s*, chaîne nerveuse ventrale (modifié d'après HENRY et MAGNIEZ, 1983).

Fig. 7.74 — Vue dorsale d'un Oniscidea, montrant les gouttelettes de sécrétion provenant des glandes lobées (après stimulation). Les gouttelettes indiquent la position des glandes des uropodes et des glandes épimériennes latérales (d'après GORVETT, 1961).

Fig. 7.75 — Coupe histologique passant par le centre d'une glande en rosette au stade de sécrétion active chez un animal fixé 10 jours après sa mue postérieure.

nct, noyau d'une cellule conjonctive; *s*, sécrétion formée dans le cytoplasme (d'après GORVETT, 1946).

Fig. 7.76 — Coupe histologique passant par le centre d'une glande en rosette partiellement déchargée de ses sécrétions, chez un animal fixé 15 jours après sa mue postérieure.

cr, région claire d'une cellule qui a déchargé sa sécrétion; *s*, sécrétion formée dans le cytoplasme (d'après GORVETT, 1946).

Fig. 7.77 — Section transversale à travers l'épimère d'un péréonite, montrant deux des dix-huit glandes épimériennes.

cev, canal évacuateur; *csa*, corpuscule sanguin; *cu*, cuticule; *e*, épiderme; *gep*, glande épimérienne; *po*, pore; *ssr*, soie sensorielle; *tco*, tissu conjonctif (d'après GORVETT, 1956).

Mue

L'Isopode mue en deux temps. La membrane articulaire reliant les péréionites IV et V se rompt. L'animal se débarrasse d'abord de l'exuvie de la partie postérieure (comprenant les péréionites V, VI, VII, pléon, pléotelson et leurs appendices respectifs). Après une période de repos intermédiaire dont la durée varie avec la température, l'âge des individus et l'espèce considérée, l'Isopode se libère de l'exuvie de la partie antérieure (comprenant le céphalon, les péréionites I à IV et leurs appendices). Le calcium nécessaire à la minéralisation de l'exosquelette est exogène et (ou) endogène. Il provient de l'eau (95 % des besoins calciques des formes aquicoles) ou de la nourriture (formes aquatiques et terrestres) ou encore de la résorption du Ca de l'ancienne exuvie (Greenaway, 1985). Cette dernière hypothèse serait contredite par les expériences de Thorez *et al.*, 1990 chez *Oniscus asellus*. Les Oniscidea présentent des signes particuliers annonciateurs de la mue. Quelque temps avant la mue, il y a accumulation de carbonate de calcium dans les sternites I à IV du péréion (Auzou, 1953), ce qui forme les « plaques blanches » sternales dont l'étendue augmente au fur et à mesure que se rapproche la mue. Ces plaques blanches s'observent d'ailleurs chez divers Flabellifères (Vallabhan, 1981). Leur évolution a été décrite en détail par Menner (1964) chez *Porcellio scaber* et *Oniscus asellus*. Après l'exuviation de la partie postérieure, ces plaques sternales régressent en quelques heures. Le calcium qui y était stocké est mobilisé avant l'exuviation de la partie antérieure (Numanoi, 1937). La nouvelle cuticule, transparente, laisse apparaître les pigments sanguins sous-jacents. Après la première exuviation, et tant que la nouvelle cuticule ne durcit pas, l'animal est bicolore (Vandel, 1925 ; Magniez, 1976).

Quelques cas d'inversion de mue sont observés chez quelques *Asellus* mâles : cette inversion n'a aucune conséquence biologique chez les mâles, car la mue est simplement leur crise de croissance. Par contre, chez une femelle, l'inversion rendrait la fécondation impossible. En effet, le rejet de l'exuvie postérieure découvre en premier lieu les orifices génitaux dilatés et permet la fécondation interne (fig. 7.42).

Autotomie – Régénération – Tératologie

L'autotomie et la régénération sont fréquemment observées sur les espèces de laboratoire que sont les *Aselles* et les *Oniscoïdes*. Chez les *Asellus*, la ligne d'autotomie de l'antennule se situe entre les 2^e et 3^e articles pédonculaires et celle de l'antenne entre les 4^e et 5^e articles pédonculaires. L'autotomie d'un péréiopode a lieu dans la région proximale du basipodite. Chez les Oniscidea, l'antenne s'autotomise à sa base ou bien entre les 3^e et 4^e articles pédonculaires. La régénération d'un appendice à la place d'un autre est facile chez les Isopodes (Maccagno, 1939, 1940), mais elle peut être naturelle et tératologique. Ram Lakshram (1972) l'observe sur *Nichollsia*, chez lequel une mandibule repousse à la place d'une antenne et trois péréiopodes 1 se développent sur un seul coxopodite par l'intermédiaire d'un basipodite à extrémité distale bifide. Le telson peut être double (Monod). Mais, dans l'ensemble, les cas tératologiques sont relativement rares. Ces anomalies sont en relation avec les phénomènes d'intersexualité ou encore elles résultent de régénérations expérimentales. La majorité des observations ont été faites sur des individus obtenus en élevage. Par ailleurs, la mue étant une période critique qui constitue un important facteur de mortalité opérant une sélection répétée et continue, ce sont le plus souvent les formes larvaires qui présentent des anomalies morphologiques ou anatomiques.

Chez les formes aquatiques, Henry (1966) a observé une anomalie de segmentation du péréion chez *Asellus aquaticus*. Collinge a constaté une malformation du tube digestif chez le Valvifère *Idotea linearis*. Cléret (1969), chez *Jaera albifrons*, a signalé des anomalies de développement liées au phénotype pigmentaire « anormal ». Chez les Oniscidea, des malformations spontanées ont été signalées par Arcangeli (1948), Keilbach (1958), Dalens (1965, 1972), relevant fréquemment des phénomènes d'hélicomérie (Dalens, 1974). Un cas de monstruosité double non viable a même été constaté chez une larve postmarsupiale de stade I chez *Armadillidium vulgare* (Dalens, 1964).

SYSTÈME NERVEUX

D'une façon générale, lamina ganglionaris, medulla externa et medulla interna subissent une évolution régressive dans les divers sous-ordres d'Isopodes. Le cerveau des Oniscidea est un des plus simples parmi les Arthropodes. En particulier, on observe la réduction de l'appareil optique tant chez les formes terrestres que chez les formes aquicoles. Un chiasma existe entre lamina ganglionaris et medulla externa chez certains Isopodes marins et chez les terrestres. Chez d'autres Isopodes marins, un chiasma existe entre medulla externa et medulla interna (Amar, 1950). Il n'y a pas de centre d'association (corpora pedunculata). Le deutocérébron des Isopodes terrestres régresse parallèlement à la diminution des antennes. La chaîne nerveuse ventrale comprend une masse ganglionnaire sous-œsophagienne, sept paires

de ganglions péréionaux et cinq ou six paires de ganglions pléonaux. La masse sous-œsophagienne correspond à la fusion des 4 paires de ganglions innervant les pièces buccales (5 paires chez les Gnathiidea, 3 paires chez *Idotea*...). Les ganglions pléonaux sont réunis en une masse ganglionnaire pléonale chez les *Asellus* et les Oniscidea.

Glandes neuro-endocrines. — La glande pseudo-frontale est un épaissement de la masse ganglionnaire chez les Gnathiidea et les Anthuridea; elle est pédiculée chez les Idoteidae, lobée et ramifiée chez les Aegidae et les Cymothoidae. L'organe de Bellonci, correspondant à l'organe X des Décapodes, provient de la medulla externa. Il est parfois volumineux (*Idotea*, *Cirolana*) et bien individualisé (Aegidae, Cymothoidae), quelquefois pédiculé (*Sphaeroma*).

APPAREIL DIGESTIF

Il est caractérisé par un proventricule généralement localisé dans le céphalon : chez les Anthuridea, il est dans le second segment péréional. L'appareil dilacérateur triturant cardiaque des Isopodes aquatiques est constitué par deux bourrelets latéraux volumineux garnis de soies et de dents. À ces deux bourrelets latéraux correspondent, du côté ventral, deux crêtes plus ou moins transverses et garnies de soies. La gouttière formée entre ces pièces est fermée dorsalement par une languette et, ventralement, par une pièce symétrique. Les aliments passent par cette gouttière, et les épines et les soies les triturent. Les mouvements sont provoqués par un système musculaire complexe. Chez les Isopodes terrestres, cet appareil devient broyeur, car soies et peignes sont remplacés par des plaques sclérotinisées garnies de fortes stries (Naylor, 1955 ; Jones, 1969). L'appareil filtrant pylorique comprend essentiellement une saillie médiane et deux bourrelets latéraux. Chez les Anthuridea, l'appareil dilacérateur se simplifie, soies et dents sont réduites et le proventricule s'allonge en un appareil de succion dont le piston est la saillie médiane de l'appareil pylorique. Chez les Gnathiidea adultes, le proventricule devient un simple sac.

Les cæca entériques sont toujours en nombre pair et annexés au proventricule, ils y débouchent par un canal commun. Ils représentent un intestin moyen d'origine endodermique. Il y en a trois paires chez les Phreatoicoidea, deux paires chez les Oniscidea et les *Asellus*, une paire spécialisée chez les Anthuridea et les Gnathiidea. Ils sont le siège de sécrétions enzymatiques mais jouent aussi un rôle d'absorption, rôle complémentaire de celui de l'intestin postérieur (Donadey, 1966). Ils interviennent dans l'excrétion, dans l'accumulation de réserves ou dans l'arrêt de substances toxiques. Ils sécrètent diverses enzymes dont la nature varie essentiellement avec le régime alimentaire de l'Isopode : un carnivore comme *Eurydice pulchra* possède une carbohydrase associée à une lipase et à une protéase, tandis qu'un herbivore possédera plusieurs carbohydrases.

Le typhlosolis, saillie médiolongitudinale de hautes cellules, existe chez les Oniscidea, les Idoteidae et les Phreatoicoidea, mais fait défaut chez *Asellus* et *Bathynomus*. L'intestin vide est replié plusieurs fois. L'anus débouche sous le pléotelson, à hauteur de la fusion du pléonite 6 et du telson.

APPAREIL EXCRÉTEUR

Les Isopodes possèdent au moins une paire de glandes maxillaires de structure très simple (sac cœlomique et conduit néphridien) et des cellules de Zenker. Les néphrophagocytes observés chez les Gnathiidés ont des formes variables. Ils se localisent dans la partie postérieure du péréion et du pléon, de chaque côté du cœur. Chez le cavernicole *Caecosphaeroma burgundum* (Descimon *et al.*, 1966) des « organes jaunes », homologues des organes de Zenker, contiennent plusieurs substances absorbantes et des substances fluorescentes.

APPAREIL CIRCULATOIRE

Le cœur débute dans le pléon et s'étend dans le péréion. Cette disposition semble en rapport avec l'emplacement des organes respiratoires qui sont pléonaux. Il est percé de 2 à 4 ostioles disposés, selon les genres, symétriquement ou asymétriquement par rapport à l'axe du cœur. Ces ostioles le mettent en communication avec la cavité péricardique. Le système artériel est très développé et comprend une aorte péréionale qui, après un anneau œsophagien, devient une artère prénervienne parallèle à la chaîne ganglionnaire ventrale. À cela s'ajoutent pour l'essentiel : 2 aortes pléonales, 2 paires d'artères péréonales et 1 paire d'artères latérales. Un important système de lacunes et de sinus conduit le sang dans un vaste sinus abdominal qui, par les 5 paires de vaisseaux précités, envoie le sang dans les organes respiratoires vers des vaisseaux branchiopéricardiques puis au péricarde.

Le sang contient de nombreux leucoblastes, cellules jeunes un peu basophiles et dépourvues d'inclusions, des leucocytes basophiles et des leucocytes éosinophiles riches en granulations. Des pigments respiratoires de nature hémocyannique ont été mis en évidence par Weiser (1965).

Des formations lymphoïdes donnent naissance aux cellules sanguines : deux paires chez les Asellidea et les Gnathiidea, trois paires chez les Oniscidea. Ces organes globuligènes se localisent entre les derniers péréionites et le premier pléonite et sont suspendus au septum péricardiaque.

APPAREIL GÉNITAL

Chez l'Isopode juvénile immature chacune des deux gonades indifférenciées est représentée par un tube simple renfermant des gonocytes et portant 6 tractus métamériques étalés depuis le péréionite II jusqu'au péréionite VII (Legrand et Vandel, 1948). La différenciation sexuelle est contrôlée par la présence ou l'absence d'une hormone sécrétée par les glandes androgènes (Legrand *et al.*, 1972). Pour se transformer en ovaire ce tube subit peu de changements : seul le tractus correspondant au péréionite V se développe en oviducte, les autres deviennent les cordons suspenseurs de la gonade femelle. Les deux ovaires s'étendent dans le péréion, au-dessus du tube digestif. Ils communiquent avec les oviductes par un entonnoir. Ceux-ci débouchent, par un élargissement («réceptacle séminal»), à la face ventrale du péréionite V, toujours par deux orifices latéraux plus ou moins proches des coxopodites des péréiopodes 5. Ces orifices sont bordés par un anneau chitineux saillant. Des massifs de cellules glandulaires sont annexés à l'oviducte et à l'entonnoir. Chez *Jaera*, la taille du réceptacle séminal varie avec le développement des oostégites (Veuille, 1978). Il existe une vraie spermathèque chez *Trichoniscus*. Les spermatozoïdes peuvent y être stockés temporairement car ils y sont nourris par les sécrétions des cellules glandulaires de l'oviducte et peuvent subsister 3 à 4 mois chez *Trichoniscus* ou 14 à 17 mois chez *Armadillidium*. Un seul accouplement peut assurer la fécondation de plusieurs pontes successives.

La transformation de la gonade indifférenciée en glande génitale mâle entraîne des modifications beaucoup plus profondes. Des gonocytes migrent dans le tractus antérieur (II) qui devient un testicule. La gonade en reste à ce stade chez les Anthuridea et les Gnathiidea. Chez les autres Isopodes, la migration gonocytaire s'étend aux tractus suivants (III, IV). Les tractus V et VI restent rudimentaires. Le tractus VII se transforme en canal déférent. Généralement l'Isopode mâle possède 3 paires de testicules, mais certains Phreatoidea en ont 5 à 6 paires (*Phreatoicus assimilis*) et d'autres 8 à 10 paires (*Mesamphisopus capensis*). Les canaux déférents se renflent antérieurement pour constituer des vésicules séminales dont la paroi est faite de volumineuses cellules glandulaires. Ils débouchent au niveau de la paroi sternale du péréionite VII. Les spermatozoïdes sont normalement filiformes et de taille variable (3 mm chez *Ligia*; 0,15 à 0,20 mm chez *Oniscus asellus*). Ceux des Gnathiidea sont petits (6 à 8 μ) et en forme de têtard.

REPRODUCTION

La reconnaissance sexuelle de la femelle par le mâle se réalise par des attouchements antennaires sur tous les téguments de la femelle. La contention de la femelle par le mâle a lieu dès que la moitié postérieure de l'exuvie de celle-ci est tombée. Elle peut dans certains cas, avoir lieu avant le rejet de l'exuvie antérieure. Dans ce cas, le mâle aide la femelle à se débarrasser de son exuvie (Nordenstam, 1933; White, 1970). L'accrochage du mâle à la femelle se réalise grâce à une paire de péréiopodes spécialisés ou par plusieurs paires de péréiopodes simultanément. Chez les formes volvationnelles dont la femelle est très petite, le mâle s'enroule totalement sur elle (*Caecosphaeroma burgundum*, *Cassinopis maculata*...). Inversement, *Cymodetta gambosa* mâle tient la femelle avec 5 paires de péréiopodes, mais la bosse sexuelle portée par les péréiopodes 5 intervient pour éviter que la femelle ne s'enroule sur elle-même. Chez *Serolis*, le mâle accroche les péréiopodes 2 dans des marques sexuelles creuses inscrites antérolatéralement sur le céphalon de la femelle (Moreira). Généralement, les animaux s'orientent dans le même sens, mais quelques cas de position en tête-bêche peuvent s'observer (*Jaera albifrons*). Le mâle chevauche normalement la femelle, mais dans le couple *Jaera italica* les individus sont placés ventre contre ventre. Le comportement précopulatoire varie considérablement selon l'espèce, l'état physiologique des femelles et la taille des mâles (Veuille, 1986). La précopulation («chevauchée nuptiale») peut être très brève (par exemple chez les Sténasellidés et certains Isopodes terrestres) mais elle peut durer aussi plusieurs jours (1 à 20 jours chez *Helleria*, Mead, 1964). Elle est absente chez *Tylos*. Il arrive que la femelle puisse avoir un comportement échappatoire au mâle (*Idotea neglecta*, *Serolis polaris*...). L'accouplement, généralement rapide, est bilatéral successif. Il est normalement lié à la mue parturielle de la femelle et ne peut pas se produire tant que l'exuvie postérieure n'est pas rejetée. Chez les Oniscidea

chez lesquels il n'y a pas de chevauchée nuptiale, l'accouplement a lieu dans l'intermue qui précède la mue parturienne. De plus, chez *Porcellio dilatatus* et *Armadillo officinalis*, l'accouplement devient indépendant de la mue parturienne et se situe à n'importe quelle intermue du cycle annuel (Mead, 1976). Les appendix masculina des mâles interviennent simultanément pour chacune des deux copulations. Chaque copulation dure quelques minutes : le sperme passe de l'extrémité des appendix genitalia ou papilles génitales sternales, dans la gouttière de chacun des appendix masculina.

La chevauchée postcopulatoire est très variable. Les femelles gravides modifient leur comportement : elles deviennent encore plus sédentaires et peuvent changer d'habitat. Un certain pourcentage de mâles meurt généralement après la copulation.

PONTE

La ponte dure de quelques heures à plus d'un jour après que l'exuvie antérieure de la mue parturienne de la femelle est partiellement tombée. Les œufs sont pondus dans la cavité incubatrice (marsupium) formée par les oostégites et qui fait alors généralement largement saillie sur sa face sternale. Le nombre d'œufs varie considérablement selon les espèces (d'une dizaine à plusieurs centaines). Chez les plus petites espèces, ce nombre d'œufs peut être inférieur à 10, mais il n'est pas nécessairement fonction de la taille de l'animal (26 œufs seulement chez *Bathynomus*). Par contre, un mode de vie parasitaire multiplie ce nombre (2 500 chez quelques Cymothoïdés), alors qu'un mode de vie interstitiel ou cavernicole s'accompagne d'une diminution (3 œufs chez *Microcerberus*, 2 chez *Microcharon*...). La taille des œufs est généralement fonction de la taille de la femelle (11 mm pour un œuf de *Bathynomus*). Pour certaines espèces, le développement intramarsupial de tous les œufs est synchrone, et pour d'autres il ne l'est pas. Le taux de mortalité d'une portée est délicat à établir. Selon l'espèce observée, il peut varier de 0,8 % à 8 % jusqu'à plus de 26 % (Warburg, 1990). Quelquefois, l'incubation s'accompagne d'une régression anatomique de la femelle, entraînant sa mort. La femelle gestante devient, dans la plupart des cas, incapable de s'alimenter parce que ses pièces buccales et leur musculature régressent (cas de nombreux Flabellifera). La durée de l'incubation varie en fonction du mode de vie de l'animal et, plus particulièrement, de la température. Ainsi les *Asellus* épigés femelles incubent leurs œufs en 10 fois moins de temps que les Sténasellidés hypogés (comme *Proasellus*). Cette durée augmente quand la température diminue. De plus, l'incubation varie selon les races géographiques et les races physiologiques d'une même espèce (Juchault *et al.*, 1980). Le nombre de pontes par femelle varie considérablement, au moins selon leur position géographique. Certaines femelles ont une seule portée par an ; d'autres une seule portée durant toute leur vie et, enfin, d'autres sont capables de plusieurs gestations annuelles. La viviparité n'est connue que chez *Paragnathia formica*, espèce chez laquelle il n'y a pas d'oostégites externes, dont les sternites péréionaux IV-V sont renforcés par des plaques minéralisées et dont les œufs se développent dans les ovaires devenus utérus. L'ovoviviparité est connue chez les *Excitolana* dont les embryons se développent dans une paire de poches utérines (Klapow, 1970 ; Wägele, 1982). Pour ce qui concerne la reproduction des Isopodes terrestres, Warburg (1994) a publié une revue des plus récentes recherches dans ce domaine.

DÉVELOPPEMENT

La terminologie concernant les stades de développement, utilisée par différents auteurs, est variable. Aussi, dans la suite de ce texte nous nous référerons essentiellement à celle adoptée par Holdich (1984).

Le développement des Isopodes est direct et comprend deux phases, l'une intramarsupiale, l'autre postmarsupiale. Le développement des œufs dans le marsupium débute par un développement embryonnaire identique chez tous les Isopodes. Durant cette phase embryonnaire, les feuilletts ectodermique et mésodermique se segmentent selon le mode téloblastique.

Chez les Isopodes aquatiques, ce développement embryonnaire intramarsupial se poursuit par une phase prémanca, qui correspond à un début de développement postembryonnaire et qui subira de une à trois mues chacune en une seule exuvie (donc non isopodienne). Chez les embryons d'*Aselles*, deux organes latéraux foliacés se développent à partir des régions latérodorsales du globe vitellin, ils assurent divers échanges avec le milieu extérieur. Chez *Asellus aquaticus*, les organes dorsolatéraux s'insinuent temporairement à travers les membranes des œufs, comme des « branchies embryonnaires » (Weygoldt, 1960) ; leur structure pourrait indiquer une fonction sécrétrice (Anderson, 1982). L'embryon éclôt à l'intérieur du marsupium en se débarrassant des membranes ovulaires (chorion et membrane vitelline) : c'est une prémanca de stade A. Elle possède des bourgeons appendiculaires céphaliques et péréionaux indivis. Son organogénèse se poursuit. À la seconde mue, la prémanca de stade B a perdu les organes

latérodorsaux ; les pièces buccales et les appendices sont articulés. Au dernier stade, la prémanca de stade D possède 6 paires de péréiopodes. Chez les Isopodes terrestres, il n'y a aucune mue intramarsupiale.

La libération des larves postmarsupiales de stade I est, le plus souvent, passive. Chacune possède la même morphologie que la larve de stade D intramarsupiale. Elle possède 6 paires de péréiopodes, le péréionite VII est mal développé, sans appendice et ressemble à un pléonite. Ce retard dans le développement serait dû à l'action inhibitrice du centre de croissance du pléon. À partir de ce stade-là, le jeune Isopode mue en deux temps. Le développement postmarsupial débute par une phase immature qui comprend au moins 5 intermues chez le mâle. À la troisième mue, une paire de péréiopodes 7 rudimentaires apparaît. Une quatrième mue fait apparaître des péréiopodes 7 fonctionnels. La morphologie de l'Isopode juvénile mime celle d'une femelle miniature. Cette période postlarvaire et prépubérale se caractérise par une croissance générale de l'individu juvénile avec apparition très progressive des caractères sexuels externes chez le mâle.

La période pubère est atteinte après une série de mues et se caractérise pour les femelles, par l'acquisition des oostégites et, pour le mâle, par l'acquisition des caractères sexuels mâles.

CYCLES BIOLOGIQUES

D'une façon très générale, les accouplements ont lieu au printemps, d'avril à juin, la période d'incubation puis la libération des jeunes s'étalant de juin à février. La croissance postmarsupiale se poursuit généralement jusqu'en février de l'année suivante et la maturité sexuelle est atteinte de février à avril. Importante pendant le développement postmarsupial, la croissance deviendra peu à peu nulle chez les individus âgés.

Les cycles biologiques présentent de grandes variations selon la localisation géographique : la reproduction s'accomplit toute l'année pour les espèces tropicales (Durusamy, 1982) ; selon l'écologie : les espèces hypogées ont une reproduction pratiquement ininterrompue ; selon les espèces : dans les écosystèmes récifaux certaines espèces se reproduisent toute l'année et d'autres uniquement en été, leur population diminuant pendant les mauvaises saisons (Kensley, 1984).

La libération des jeunes s'étale sur 2 à 5 mois selon que les espèces sont ou non de basses latitudes. En élevage même, et chez les plus boréales des xylophages (*Limnoria lignorum*), les jeunes sont libérés de novembre à mai, alors que les femelles de basses latitudes (*L. quadripunctata*) les libèrent d'avril à décembre. Les femelles meurent souvent après la libération de leurs jeunes (1 mois chez *Arcturella sauvagae*, quelques jours chez *Glyptonotus*). Les femelles libérées de leurs jeunes gardent généralement encore quelque temps leurs oostégites puis, après une mue, entrent en phase de repos sexuel pendant laquelle les oostégites existent, sous une forme souvent réduite non fonctionnelle. Une mue parturienne suivra alors cette phase de repos sexuel. Très généralement, le nombre de mâles est inférieur à celui des femelles, cette spanandrie pouvant être très élevée (*Ligia exotica*). Le cas des Gnathiidea est remarquable puisqu'en hiver il n'y a pas de mâles et qu'en été il y a 5 à 6 fois plus de femelles que de mâles.

La longévité des Isopodes présente de grandes différences spécifiques. Les Asellidae épigés vivent plus de 18 mois (exceptionnellement 32 mois) alors que les Asellidae hypogés ont une durée de vie encore plus grande. Certains grands Oniscidés peuvent atteindre trois ans, mais leur fécondité diminue au cours de la dernière année. Il a été signalé une longévité exceptionnelle pour les Oniscidés, de 5 ans chez *Porcellio laevis*. Pour les formes littorales marines, la durée de vie est généralement de 1 à 2 ans. Chez *Tylos punctatus* elle serait de 3 à 4 ans (Hamner *et al.*, 1969).

Les études de dynamique des populations ne concernent pour le moment que quelques rares taxons : *Hemilepistus* (Shachack *et al.*, 1984), *Trachelipus* (Hornung, 1984), *Eurydice* (Salvat, 1966 ; Jones, 1970), *Idotea* (Naylor, 1955), *Eurycope* (Wilson, 1983). La densité des populations varie en fonction des facteurs écologiques et climatologiques (Hornung, 1984 ; Davis, 1984) et surtout, de l'abondance de nourriture (Stachurski, 1972 ; Tsukamoto, 1977), cette dernière influençant naturellement la croissance et la natalité (Kheirallah *et al.*, 1981 ; Rushton *et al.*, 1983).

Entre deux espèces sympatrides la compétition s'installera si le milieu n'est pas suffisamment hétérogène pour satisfaire aux exigences de chacune d'elles (*Lirceus* : Estes *et al.*, 1982). Les causes démographiques des explosions occasionnelles de certaines populations sont encore inconnues (Warburg *et al.*, 1984).

MONOGÉNIE – PARTHÉNOGÈSE – HERMAPHRODISME

La majorité des Isopodes est gonochorique. Cependant, la reproduction peut se réaliser selon diverses modalités : monogénie, parthénogénèse, hermaphrodisme.

La monogénie consiste, pour des femelles, à engendrer des descendance à très nette prédominance d'un sexe sur l'autre ou, plus rarement, unisexuées. Observé et signalé pour la première fois par Vandel

(1933) chez *Trichoniscus pusillus*, ce phénomène a été étudié par plusieurs auteurs sur différentes espèces (Dalens, 1971; Legrand *et al.*, 1984). Les recherches ont généralement conduit à la conclusion que cette monogénie était sous la dépendance de facteurs épigénétiques et génétiques (Dalens, 1966; Legrand *et al.*, 1969). L'étude des facteurs épigénétiques a fait depuis 1969 l'objet de très nombreuses publications de la part de Legrand et de ses élèves, puis de Juchault et de ses collaborateurs.

La parthénogenèse n'est connue de façon certaine que chez les Oniscidea. Le cas le mieux connu est celui de la sous-espèce *Trichoniscus pusillus pusillus* qui se rencontre seule dans le nord de l'Europe (Vandel, 1940). Cette sous-espèce se reproduit par parthénogenèse thélytoque constante (Vandel, 1928, 1934). Les femelles parthénogénétiques et les très rares mâles, qui sont stériles, sont tous triploïdes. Leur taille est plus grande que celle des formes bisexuées (*T. p. alticola*, *T. p. provisorius*). Leur résistance aux conditions défavorables serait supérieure, d'où une aire d'expansion beaucoup plus grande que pour les sous-espèces bisexuées de la même espèce. La parthénogenèse semble aussi être la règle chez plusieurs espèces de *Trichorhina* (*T. tomentosa* et *T. monocellata*) chez lesquelles le mâle est encore inconnu, et *T. gianellii* où l'on compte un mâle pour 100 femelles.

L'hermaphroditisme latent a, depuis longtemps, été reconnu chez de nombreux Isopodes. Des mâles de *Sphaeroma rugicauda* peuvent porter un ovaire rudimentaire. Quelques *Cirolana* et *Conilera* ont simultanément un oviducte normal et un canal déférent (Wolff, 1962). Chez les Cymothoidae, l'hermaphroditisme est démontré dès la fin du XIX^e siècle par Bullar et Meyer. De nombreux travaux sont réalisés par Trilles depuis Montalenti. Les organes sexuels secondaires mâles (appendix genitalia et appendix masculina) ont la même évolution cyclique que la gonade. Les oostégites, par contre, n'apparaissent qu'au cours de la phase de transition (stade mâle vers stade femelle) et atteignent leur plein développement à l'état femelle. Malgré tout, l'accouplement reste la règle. Chez les Rhyscotidae, l'hermaphroditisme est protandre (Johnson *et al.*, 1966). Tous les individus ont des caractères sexuels mâles. Dès leur libération, les individus ont des gonades hermaphroditiques puis la partie mâle se développe et devient fonctionnelle avec des canaux déférents normaux. Plus tard, l'ébauche ovarienne se développe à son tour. Par la suite, les deux gamétogenèses seront simultanées mais l'autofécondation est impossible. Les œufs sont pondus dans un marsupium normal. Les pléopodes caractéristiques du mâle restent identiques à eux-mêmes pendant la phase femelle. Plus rarement, des cas de transformation d'une femelle en mâle s'observent. Ce sont les populations européennes de *Cyathura carinata* qui présentent fréquemment cet hermaphroditisme protogynique (Legrand *et al.*, 1963; Jazdzewski, 1969; Wägele, 1969), de même que *Cyathura polita* dans la Chesapeake Bay (Burbanck *et al.*, 1974). Ces changements de sexe expliqueraient les fluctuations saisonnières de la sex ratio dans les populations, la très grande taille de la plupart des mâles et l'absence des stades précoces de la spermatogenèse chez les individus extérieurement mâles.

L'intersexualité est fréquente chez les Isopodes. Les caractères sexuels externes, en particulier les pléopodes copulateurs, présentent soit le type femelle soit le type mâle ou des dispositions intermédiaires entre les deux sexes. Certains intersexués peuvent porter un marsupium rempli d'œufs ou même d'embryons et avoir un testicule en spermatogenèse. Dans ce cas, la gonade est un ovotestis et peut présenter une partie femelle avec des ovules et un ou plusieurs utricules avec des spermatoctes. Elle possède un oviducte et un canal déférent plus ou moins complètement différencié. La distinction entre hermaphroditisme et intersexualité peut devenir délicate : elle a surtout été étudiée chez *Chaetophiloscia* (Dalens, 1970) et chez *Porcellio dilatatus* (Legrand, 1947, 1959).

Des cas d'inversion spontanée du sexe ont été signalés. Certains résultent de l'action de facteurs épigénétiques biotiques tels que la bactérie F, comme chez *Armadillidium vulgare* (Martin *et al.*, 1973) et *A. nasatum* (Juchault *et al.*, 1979), d'autres résultent de facteurs génétiques, comme chez *Idotea baltica* (Legrand-Hamelin *et al.*, 1982).

ÉCOLOGIE ET DISTRIBUTION

Les Isopodes présentent une grande ubiquité topographique. Certaines espèces sont aquicoles et d'autres franchement terrestres. Ils vivent sur tous les continents jusqu'à plus de 4 700 m d'altitude (*Protracheoniscus nivalis*) et dans tous les océans, depuis l'étage supralittoral jusque dans l'étage hadal, aux plus grandes profondeurs jamais explorées, 10 687-10 415 m (Beljaev *et al.*, 1958). Tous les intermédiaires existent entre l'Isopode aquatique et l'Isopode terrestre épigé, mais il est évident que le nombre des espèces diminue dans les milieux extrêmes.

Les Isopodes occupent tous les habitats et tous les microhabitats disponibles. Ils répondent à diverses stimulations (mécaniques, physiques, chimiques...) par des spécialisations éthologiques, physiologiques et morphologiques. Cette grande plasticité entraîne de nombreuses convergences de formes, quel que soit le sous-ordre, phénomènes qui masquent souvent les affinités phylogéniques réelles.

Leur biologie est extrêmement diversifiée. Ils sont libres (rarement vagiles, plutôt sédentaires), parasites ou commensaux; carnivores, herbivores ou omnivores. Les Isopodes sont partout observables, leur spécificité écologique est très grande du fait même de leur sédentarité. Ils dépendent étroitement de divers facteurs dont chacun peut devenir le facteur limitant d'une espèce donnée et pour cette raison, sont de bons indicateurs biologiques.

DOMAINE MARIN

La plupart des Isopodes aquatiques ne sont pas d'excellents nageurs et appartiennent au domaine benthique. Les espèces qualifiées de «pélagiques», souvent pêchées la nuit, car attirées par la lumière (Fage, 1933; Macquart-Moulin, 1973), ont un profil hydrodynamique efficace, une surface portante pléonale augmentée de nombreuses longues soies plumeuses marginales, des rames périopodales et, souvent, un exosquelette moins minéralisé: *Desmosoma chelatum*, *Munneurycope murrayi*, *Pelagonice*, *Eurycope iphthima*, *Paramunnopsis longicornis*, *Paramunnopsis oceanica* et *P. spinifer* (Hansen, 1916; Soika, 1959; Wolff, 1962). Parfois assez mobiles (*Natanolana borealis*, 55 à 478 m, *Tecticeps alascensis*, 9 à 106 m), il est fort possible que les phases pélagiques de certaines espèces soient temporaires dans la vie d'un individu (Jones *et al.*, 1967) et correspondent à tout le moins à leurs périodes trophiques. Ces espèces sont d'ailleurs très irrégulièrement récoltées (Dow *et al.*, 1957; Van Der Baan *et al.*, 1969). Ce sont généralement des omnivores à tendance carnivore. Beaucoup plus fréquents sont les transports passifs d'individus, qui assurent la dispersion spécifique à des distances plus ou moins grandes. Certains Isopodes sont emportés par les courants marins, d'autres s'accrochent à la coque des bateaux (*Sphaeroma serratum*, *Limnoria lignorum*), aux bois flottés (*Tylos*, *Porcellio*), aux algues flottantes (*Idotea metallica*, *I. baltica*, *I. emarginata*), aux organismes vivants flottant comme les Méduses (*Anuropus bathypelagicus*), sans compter les ecto-parasites de Poissons (Cymothoidae) ou de Crustacés (Epicaridea), qui accompagnent les déplacements de leurs hôtes.

Généralement benthiques, nous l'avons dit, et relativement sédentaires, rares sont les Isopodes qui ont réussi à investir au cours des temps géologiques et, de proche en proche, les grands fonds océaniques, leur adaptation à la vie en eau profonde se traduisant généralement par la réduction des yeux et de la pigmentation (Wolff, 1962). En l'état actuel de nos connaissances, les espèces hadales *sensu lato* sont rares: *Macrostylis galathea* (9 820 à 10 000 m, fosse des Philippines), *Storhyngura vitjazi* (7 305 à 8 430 m, fosse du Japon), *S. herculea* (6 475 à 8 160 m, fosses ouest-pacifiques), *Haplomesus gigas* (6 156 à 8 430 m, id.). Quelques-unes remontent vers l'étage abyssal: plusieurs *Ilyarachna*, *Haplomiscus*, *Haplomesus*, *Bathyopsurus nybelini* cosmopolite, *Leptanthura hendili* (Wolff, 1956; Birstein, 1957; Wilson *et al.*, 1979; Cals, 1982; Negoescu, 1983...).

Dans l'étage abyssal *sensu lato* dominant les Asellota Janiroidea aveugles, dont la diversité spécifique est maximale et la taille des espèces profondes supérieure à celles des autres espèces du même genre mais moins profondes. Plusieurs de leurs familles sont présentes, surtout des Haplomiscidae, Ischnomesidae, Eurycopidae. D'autres familles (Nannoniscidae, Desmosomatidae, Macrostylidae, Ilyarachnidae) se localisent plutôt vers le haut de cet étage. Leurs périopodes sont plus allongés et elles sont plus souvent épineuses que les espèces moins profondes. Les Stenetrioidea sont plus rares: *Stenetrium abyssale* (4 510 à 4 540 m, mer de Tasmanie, fosse de Kermadec) ne possède que des taches pigmentaires oculaires, ce qui pourrait signifier une invasion récente; de même, on ne trouve que peu d'espèces d'Anthuridae (*Quantanthura globitelson*, 2 504 à 4 516 m, sud-est Pacifique, *Valoranthura abyssorum*, 3 199 à 4 596 m, Atlantique Nord et Bassin angolais), quelques Flabellifera, Serolidae sans lobes oculaires (*Serolis vema*, qui s'enfonce de 4 588 à 5 024 m dans l'hémisphère Sud alors qu'il remonte vers l'étage bathyal *sensu lato* en Atlantique Nord, 2 682 m) et *Glabroserolis specialis*, 5 000 m, côtes africaines sud-atlantique) ou avec lobes oculaires (*Serolis margaretae* et *S. maryannae*, 4 000 m). Des Sphaeromatidae comme *Bathycopea ivanovi* se trouvent au nord-ouest de l'océan Pacifique (2 867 à 4 070 m) (Birstein, 1963). Ces formes profondes sont omnivores microphages et se nourrissent de bactéries, de protozoaires, de diatomées (Menzies, 1962; Hessler, 1967). Certaines sont capables de nager un peu et d'étendre leur aire de répartition (Desbruyères *et al.*, 1980; Wilson 1983). Ces espèces profondes sont souvent eurybathes: plusieurs espèces sont bathyales et abyssales comme *Naesicopea abyssorum* (2 000 m, Nouvelle-Guinée), *Ananthura flexibilis* (2 890 m, îles Baléares). Certaines, circalittorales, s'enfoncent vers l'étage bathyal (*Paranthura possessia*, 142 à 2 707 m, Atlantique Sud-Ouest et sud de l'océan Indien); d'autres encore, localisées entre l'étage infralittoral et l'étage circalittoral, atteignent même l'étage abyssal (*Leptanthura glacialis*, 50 à 5 216 m, Antarctique et Atlantique Sud). Plus rares sont les Anthuridae eurybathes: *Malacanthura truncata*, 516 à 2 870 m, Atlantique; et *Cyathura profunda*, 508 à 2 707 m, Bassin d'Argentine). Le plus profond des Hyssuridae reste à la limite des étages abyssal et bathyal (*Hyssura producta*, 2 653 à 2 900 m, Atlantique Nord). Certains Gnathiidea aveugles s'y réfugient (*Gnathia caeca*, 2 638 m, fosse des Açores). Normalement benthiques, certaines

de ces formes, comme *Anuropus bathypelagicus* (0 à 2 900 m, côtes californiennes), vivent en commensaux de grandes méduses, dont ils se nourrissent peut-être (Menzies *et al.*, 1958; Barham *et al.*, 1969). Agrippés à ces organismes flottants, ils se laissent porter depuis les profondeurs bathyales vers la surface où les oiseaux de mer les pêchent (Sivertsen *et al.*, 1980).

Dans l'étage bathyal, les Asellota Janiroidea dominant encore avec 13 familles représentées, auxquelles s'ajoutent cependant plusieurs Gnathiidea (*Bathynathia bathybia*, 1 638 m, Açores, ou *B. curvirostris*, 709 à 1 232 m, Atlantique Nord; *Euneognathia gigas*, 180 à 234 m, Antarctique; *Gnathia tuberculata*, 1 132 m, Japon; *G. spongicola*, 240 m, côtes sud-africaines, *Akidognathia cristatipes*, 980 m, Atlantique Nord; *Gnathia bicolor*, 1 537 m, sud de l'Islande; certains sont oculés (*G. robusta*, 208 à 846 m, Atlantique boréal); plusieurs Serolidae dont *Serolis neaera* (1 079 m, Patagonie) et les Bathynataliidae, *Bathynatalia* et *Naudea* (800 à 900 m, sud de l'Afrique); quelques Hyssuridae (*Ocsanthura gracilis*, 1 500 m à 1 700 m, Bermudes) à la limite supérieure de l'étage bathyal (*Neohyssura skolops*, 90 m à 850 m, sud de l'Afrique), une dizaine d'Anthuridae (*Neoanthura caeca*, 1 237 m, Jamaïque) et près d'une trentaine de Paranthuridae (essentiellement des *Anthelura* et des *Leptanthura*). Exceptionnellement, certains *Limnoria* occupent le haut de l'étage bathyal (*L. japonica*, 326 m; *L. septima*, 370 m à 500 m, îles Andaman) alors que certains Aegidae attaquent des Poissons bathyaux (*Aega gracilipes*, 1 335 à 2 787 m, côtes californiennes) et que les lourds *Bathynomus* se déplacent de 150 m à 1 700 m (Wolff, 1970). Certains *Metacirolana* vivent entre 370 m et 1 000 m (*M. hanseni*, golfe de Gascogne), mais *Natatolana caeca* est plus nettement bathyale (1 200 m à 1 500 m). Chez les Flabellifères d'eaux profondes, la régression de la pigmentation oculaire existe (*N. neglecta*), mais elle n'est pas fréquente (Dollfus, 1903). *Bathycopea typhlops* (370 m à 963 m, côtes d'Irlande), vit à plus grande profondeur que *B. daltonae* des côtes californiennes (17 m); certains *Tecticeps* (Gurjanova, 1933; Iwasa, 1934; Shiino, 1957; Miller, 1975), quelques Cassidininae (*Waiteolana antarctica* d'Argentine; *Dynameniscus carinatus* d'Amérique du Nord), Sphaeromatinae (*Cassidinella incisa* et *Cymodopsis wardii*, 160 m, Nouvelle-Galles du Sud) et Dynameninae (*Moruloidea darwini*, 0 m à 500 m, côte chilienne) occupent le haut de cet étage; les rares Dynameninae aveugles sont plus profonds (*Botryias fructiger*, *Caecocassidias patagonica* des Philippines et de Patagonie). La diversité spécifique des Serolidae (*Serolis* en particulier) est plus importante dans le haut de cet étage (Bastida *et al.*, 1970) : *S. acuminata* et *S. gerlachei* correspondent plutôt à un groupe de transition entre les espèces circalittorales et les espèces bathyales. Gurjanova (1946), par l'anatomie comparée, prouve que les *Saduria* présentent des transitions depuis *S. megalura megalura* (formes profondes de l'étage bathyal : 1 996 m à 2 465 m, Atlantique Nord; 1 300 m à 2 500 m, Bassin polaire) jusqu'à *S. entomon* (infralittorale au nord du Pacifique; bathyale, 813 m, vers Monterey Bay) en passant par des formes sibériennes d'estuaires (*S. sabini*, *S. siberica*). Plusieurs autres Valvifera sont eurybathes (*Macrochiridothea stebbingi*, îles Falklands, Terre de Feu, 0 m à 309; *Zenobianopsis rotundicauda*, Prince Edwards, 640 m à 1 180 m; et divers *Antarcturus*).

L'étage circalittoral, dont la limite inférieure correspond à celle des algues les plus sciaphiles, est plus riche en organismes végétaux et animaux. Il s'enrichit surtout des Isopodes infralittoraux et des Isopodes bathyaux. Certains, comme *Cymodoce japonica*, ont des populations suffisamment abondantes pour être signalées depuis la surface où ils attaquent les bois flottés, jusqu'à 1 547 m (Shiino, 1957). Aux Janiroidea s'ajoutent de nombreux Valvifera (*Arcturides tribulus*, îles Kerguelen, 59 m à 141 m, *Xenarcturus spinulosus*, côtes antarctiques, 106 m à 256 m, *Glyptonotus antarcticus*, 17 m à 567 m, circumantarctique, *Macrochiridothea krumeli*, côtes chiliennes), des Gnathiidea (*Thaumastognathia diceros* et *Gnathia polythrix*, 118 m, Nouvelle-Zélande; *G. hodgsoni* 23 m à 334 m et *G. wagneri*, 100 m à 390 m, Antarctique) et une dizaine d'Anthuridae (*Nemanthura irmae*, 95 m, Caraïbes...). Les Flabellifères y sont bien représentés (*Argathona*, *Gnatholana*, *Conilorpheus*, *Phoratopus*, *Cirolana*, *Tecticeps*, *Paracassidina*, *Paracerceis*...), ainsi que les Serolidae auxquels se joint le Bathynataliidae *Biremia* (est de l'Australie).

L'étage infralittoral (dont la limite inférieure varie avec celle des Phanérogames marines et des algues photophiles) (Bellan-Santini *et al.*, 1994) correspond à un second pic de diversité spécifique (le premier, plus faible, correspond à l'étage bathyal) des Isopodes marins dont, de surcroît, les populations deviennent plus abondantes. De nombreuses espèces sont inféodées aux algues infralittorales (Bellan-Santini, 1969) ou aux Phanérogames marines (Ledoyer, 1968). On y retrouve tous les Ancininae et les Plakarthriidae, de nombreux Gnathiidea (*Elaphognathia rangifer*, 15 m, Malaisie; *Gnathia mortenseni*, 27 m, golfe de Siam; *G. taprobanensis*, 12 m, Sri Lanka), la majorité des Hyssuridae et des Anthuridae et une quarantaine de Paranthuridae surtout dans l'horizon inférieur; presque tous les Limnoriidae, Corallanidae, Eurydicinae, Cirolanidae (*Cirolana*, *Orpheolana*, *Pseudaega*, *Neocirolana*...), Tecticipitinae; quelques Cassidininae (*Chitonopsis hanseni*, Indonésie); de nombreux Arcturidae, Idoteidae, Stenetroidea. Les Gnathostenetroidea se localisent dans l'horizon supérieur.

Les récifs coralliens, particulièrement explorés ces dernières années, très riches en microanfractuosités et en microorganismes, semblent extrêmement favorables aux Isopodes de très petite taille (Roman, 1979; Kensley, 1984). Les *Joeropsis*, *Paracerceis*, *Gnathia*, *Stenetrium* et les Hyssuridae y sont nombreux. Certains occupent les pentes externes dont l'hydrodynamique est très violente (*Amesopous*, *Arcturinoidea*, *Neocassidina*...), d'autres des zones internes plus calmes (divers Arcturidae, Anthuridea comme *Haliophasma palmatum*, mer Rouge, *Mesanthura javensis*... et même un Oniscidea primitif, *Olibrinus roseus*, Madagascar, au niveau des blocs de la levée détritique).

L'étage médiolittoral, domaine de quelques *Serolis*, Janiridae, Joeropsidae, Munnidae, est essentiellement caractérisé par des espèces euryhalines et eurythermes. Une «ceinture» de Cirolanidae, qui existe aussi dans l'étage supralittoral, signale les substrats meubles de toutes les mers (Dahl, 1952) mais ces Cirolanidae (*Hansenolana*, Nouvelle-Calédonie; *Eurydice*, hémisphère Nord; *Exciorolana*, *Pontogeloides* des plages malgaches : Roman, 1970, 1973; africaines : Jones, 1971; américaines : Glynn *et al.*, 1975; malaisiennes : Jones, 1979; *Pseudaega*, près des estuaires néo-zélandais,...), sont parfois remplacés dans les substrats meubles, par des Sphaeromatidae (*Sphaeromopsis amathitis*, Kenya) qui généralement caractérisent plutôt les substrats durs (*Campecopea*, *Dynamene*, *Ischyromene* : Monod, 1931; Harvey *et al.*, 1968) des côtes européennes ou des côtes rocheuses néo-zélandaises... (Hurley *et al.*, 1977). Pour ces espèces, les hautes températures sont le facteur limitant de leur distribution (Jansen, 1971).

Ces deux étages, infralittoral et médiolittoral, sont favorables à l'étude de la transition de la vie marine à la vie terrestre (Abbott, 1940; Brusca, 1966). Ils sont particulièrement exposés aux longues périodes d'ensoleillement et d'évaporation pendant les basses mers (Monod, 1925; Pérès *et al.*, 1965).

DOMAINE TERRESTRE

L'étage supralittoral, que certains auteurs considèrent, dans le cas particulier des substrats meubles méditerranéens, comme faisant déjà partie du domaine terrestre (Bigot *et al.*, 1984, 1995), est également très biodiversifié. On y observe encore quelques Eurydicinae de substrats meubles et des Sphaeromatidae de substrats durs. Les *Tylos* occupent les substrats meubles (sables ou graviers) de la majorité des rivages (Soika, 1955). Les autres Isopodes terrestres sont présents avec des formes appartenant aux Ligiidae, Scyphacidae, Oniscidae, Halophilosciidae, qui constituent une faune halophile peuplant les substrats durs (*Ligia*) ou les laines végétales (*Buchnerillo*, *Stenoniscus*, *Halophiloscia*). Dans l'hémisphère Sud quelques espèces appartenant à des genres typiquement aquicoles peuvent néanmoins remonter dans des habitats semi-terrestres ou même terrestres : *Phreatoicopsis terricola*, *Phreatocoides longicollis* (Phreatoicidae), *Chitonopsis spatulifrons* (Cassidininae), espèces euryhalines et eurythermes dont les populations s'étalent depuis 70 m de profondeur jusqu'à des litières de mangroves (Holdich *et al.*, 1983).

Dans l'étage adlittoral, les Isopodes ne sont plus représentés que par des Oniscidés (*Trichoniscus fragilis*, *Halophiloscia hirsuta*, *Porcellio lamellatus*, *Armadillidium album*...) qui constituent la faune littorale retenue au voisinage de la mer par l'humidité atmosphérique et la faible amplitude de variations thermiques de l'atmosphère. Dans le domaine franchement continental, l'expansion s'est essentiellement faite par les vallées fluviales qui continuent d'une certaine manière le milieu littoral et ont permis la colonisation des plaines avec occupation d'une grande variété de niches écologiques : milieux paludicoles (*Ligidium*, *Protracheoniscus*), praticoles (*Chaetophiloscia*), sylvicoles (*Philoscia*), humicoles (majorité des *Trichoniscus*, *Styloniscus* et *Haplophthalmus*) et même xéricoles (*Hemilepistus reaumuri*, *Venezillo arizonicus*). À la richesse des régions de plaine s'oppose la pauvreté relative des régions montagneuses, même si certaines espèces peuvent être qualifiées de nivicoles (*Oritoniscus despaxi*, *O. fouresi*) ou d'alticoles (*Porcellio alticola*, *Armadillidium opacum*) atteignant parfois des altitudes assez élevées : *Proischioscia andina* vit jusqu'à 3 600 m en Nouvelle-Guinée (Vandel, 1973), *Protracheoniscus nivalis* atteint 4 700 m dans la chaîne himalayenne (Verhoeff, 1936). Selon Beron (1997), 132 espèces seulement, pour ce qui concerne le «Vieux Monde», ont été récoltées à plus de 2 200 m. Il s'agit essentiellement de Philosciidae et surtout d'Eubelidae.

Ce passage de la vie aquatique à une vie franchement terrestre s'est réalisé au prix de modifications éthologiques, physiologiques et morphologiques qui ont essentiellement eu pour but d'affranchir les animaux du milieu salé et de limiter au maximum leurs pertes en eau (Warburg, 1968). Les opinions divergent quant au fait de savoir si, au cours des temps géologiques, il y aurait eu une seule ou plusieurs tentatives de colonisation du milieu terrestre par les Isopodes (Vandel, 1943, 1964). Ces tentatives se seraient toujours développées à partir de formes halophiles, vraisemblablement dans des régions tropicales, à proximité des rivages marins, avec des forêts humides très arrosées permettant une transition qui ne soit pas trop brutale vers des habitats plus secs. C'est du moins ce que suggèrent les observations sur *Ligia* (Schmalfuss, 1978).

RÉPARTITION EN FONCTION DE LA SALINITÉ

Eaux saumâtres. — Nombreuses sont les espèces d'eaux saumâtres. Estuaires, lagunes, marais et mangroves, où elles vivent, sont fréquemment dessalés en période de pluie et de crues des fleuves (Ahmed, 1971) ou sursalés en périodes chaudes et d'étiage (Miller *et al.*, 1961; Wägele, 1982), sans oublier les alternances de basse mer et de pleine mer. Les modifications hydrologiques dues à la stratification des eaux font, des rivages, des milieux instables où seules les espèces euryhalines subsistent (Kerambrun, 1969, 1970). Leur tolérance aux variations de salinité, de température et de dessiccation est comparable à celle des espèces de substrats durs de haut niveau en mode calme, qui tolèrent ou savent se protéger des variations de salinité à haute température (Naylor, 1955). Leur capacité d'osmorégulation commande leur répartition géographique (Bogucki, 1932; Dresel *et al.*, 1950; Riegel, 1959; Giraud-Laplane, 1962; Todd, 1963; Nagabhushanam, 1965; Marsden, 1976) de même que leur capacité à fouir des sédiments plus ou moins fins, leur répartition hydrodynamique. En voici divers exemples : à l'est de l'Atlantique, *Paragnathia formica* creuse les vases compactes médiolittorales des estuaires. Quelques Anthuridae de l'Atlantique central (*Notanthura barnardi*, ouest-africain, *Mesanthura paucidens* et *Apanthura barringtoniensis* des Caraïbes) sont remplacés par plusieurs Hyssuridae au Brésil (*Xenanthura bacescui* du lagon dos Patos) ou au sud-ouest de l'Inde (*Xenanthura linearis* et *X. orientalis*). Dans cette dernière région les *Cyathura* dominent (une dizaine d'espèces d'eau saumâtre et plus de douze en eau douce) et des Paranthuridae s'observent dans les mangroves (*Colanthura ornata*, *Paranthura caribbiensis*) avec *Colanthura peroni* (Nouvelle-Galles du Sud) comme vicariante australienne. Il est facile de récolter dans ces zones saumâtres de nombreux Flabellifères Cirolanoidea (*Limnoria*, *Excorallana*, *Cirolana*, divers *Eurylana*...) et Sphaeromatoidea (*Cymodetta*, *Syncassidina*, *Dies*, nombreux *Exosphaeroma*, *Zuzara*, *Sphaeroma*, *Cymodocella*, *Scutuloidea*, quelques *Cerceis*, *Ptyosphaera*, *Pseudosphaeroma*... : Barnard, 1951; Pillai, 1965; Bowman *et al.*, 1974). Plusieurs Mesidoteinae, qui sont d'ailleurs fréquemment eurybathes et euryhalins, sont localisés dans les estuaires de l'Atlantique Nord (*Chiridotea tuftsi*, Golfe du Saint-Laurent, *C. caeca*, de la Nouvelle-Écosse, *C. excavata*, golfe de Mexico, *C. arenicola*, Nouvelle-Angleterre). Notons que certains des *Chiridotea* (3 mm à 8 mm) se déplacent de 0 m à - 50 m alors que d'autres sont plus franchement d'eaux saumâtres comme *C. almyra* et *C. nigrescens* (du Cap Cod en Géorgie) toujours en eau peu profonde de 0 m à - 1,5 m (Wigley, 1960; Menzies *et al.*, 1966; Harper, 1974). Ils sont remplacés par les *Saduriella* (taille de 15 mm) qui occupent les sables grossiers sous-marins (- 1,5 m à - 3,5 m) riches en débris de bois et en algues, des « rias » nord-ouest espagnol soumis alternativement aux fleuves Rio Ulla et Rio Unia et aux marées. Les sables d'estuaires de Méditerranée sont occupés par le *Parachiridotea mediterranea* alors que *P. panousei* habite un estuaire marocain. Des Valvifères Idoteinae (*Idotea*, *Synidotea*...) supportent très bien les variations de salinité plus ou moins brutales de leur milieu. De même, des populations de Sphaeromatinae sont signalées dans tous les estuaires du monde : des *Exosphaeroma* de l'Indo-Pacifique (*E. serventii*, Australie, *E. planum*, Nouvelle-Zélande, *E. estuarium*, côtes sud-est africaines, *E. papillae*, côtes nord-ouest américaines,...), de très nombreux *Sphaeroma* (*S. bigranulatus*, Zanzibar, *S. crenulatum*, Bermudes, *S. hoestlandi*, Maroc, *S. hookeri*, Méditerranée,...) et encore bien d'autres (*Zuzara furcifer*, côtes sud-est africaines). Les Asellotes sont eux-mêmes très bien représentés : Atlantasellidae (*Atlantassellus*, Bermudes), Gnathostenetroidae (*Caecostenetroides*, *Neostenetroides*,...), de nombreux Munnidae, certains Microcerberidae, Microparasellidae et Janiridae divers. Un Oniscidae, *Haloniscus searli*, qui est secondairement retourné à la vie aquatique, se trouve dans les eaux continentales d'Australie et supporte de grands écarts de salinité (de 8‰ à 159‰ : Ellis *et al.*, 1969; Bayly *et al.*, 1969). Ce pourrait être également le cas du Trachelipidae *Desertoniscus busteini*, qui vivrait dans des stations similaires en Turkménie (Birstein, 1964).

Nombreux sont les Isopodes caractéristiques des mangroves : *Anopsilana oaxaca* (Antilles) dans l'enchevêtrement d'algues filamenteuses ou d'éponges et des racines d'arbres (Carvacho et Haasmann, 1984); dans les îles Andaman, *Limnoria platycauda* (Menzies, 1957); ces milieux recèlent beaucoup d'autres espèces (*Cirolana willeyi*, *C. fluviatilis*, *Ceratolana*, *Annina kumari*,... tous les *Dies* et *Syncassidina*,...) et ces milieux en apporteront encore bien d'autres (Barnard, 1951; Pillai, 1965; Bowman *et al.*, 1974).

Eaux douces. — Dans les eaux continentales épigées se trouvent les Cymothoïdidae, parasites de Poissons ayant pénétré dans les rivières (*Ichthyoxenus*, *Tachaea*, certains *Nerocila*,...) ainsi que plusieurs Asellidae Janiroidea (*Jaera schellenbergi italica*, *Janiropsis exul*,...) et Protojaniridae (*Anneckella*,...), des Cirolanoidea (*Cirolana mayana*, *C. browni*, *Saharolana seurati*, *Annina lacustris*,...), des Sphaeromatidae (*Sphaeroma fossarum*, *Exosphaeroma insulare*, *Gnorimosphaeroma oregonensis lutea*, le Dynameninae *Pseudosphaeroma barnardi* d'un lac sud-africain), des Idoteidae (*Idotea lacustris*, *Chaetilia ovata*,...).

Les Isopodes des eaux continentales hypogées représenteraient des relictés de faune ancienne dont le biotope cavernicole complexe correspond à la fois à une eau libre et à une eau interstitielle. Ils sont

dépigmentés et aveugles. Leurs soies sensorielles tactiles sont très développées sur leurs longs flagelles antennulaires et leurs uropodes (Racovitza, 1912, Monod, 1972, Messana, 1982). Ils aiment les zones où la matière organique, mêlée au limon, est abondante (Magniez, 1968). Ils ne nagent pas et, souvent, creusent des terriers (Husson, 1957, Bowman, 1965, Romana-Lattinger Penko, 1972). Les Asellota sont abondants : plusieurs Asellidae, les hypogés étant normalement plus nombreux que les épigés (Henry *et al.*, 1980), tous les Stenasellidae, quelques Microcerberidae (Coineau *et al.*, 1973, Baldari *et al.*, 1984), des Microparasellidae (une dizaine de *Microcharon*) et Microjaeridae (*Protocharon*). Les Cirolanoidea (*Cirolana cubensis*, *C. anops*, tous les *Typhlocirolana*, *Sphaeromides raymondi*) et les Sphaeromatidae (*Caecosphaeroma*, *Monolistra*) se maintiennent là, la compétition y étant moins élevée que dans le domaine épigé (Bowman, 1981, Holdich *et al.*, 1983). Les Anthuridés sont présents dans la faune hypogée tropicale (Arcangeli *et al.*, 1982) où la concurrence trophique avec d'autres Arthropodes est moindre (Bowman, 1981, Holdich *et al.*, 1983) et où les *Cyathura* dominent.

Les eaux continentales hypogées éloignées des rivages océaniques abritent quelques Aselloidea (*Asellus aquaticus*, *Proasellus meridianus*...) et des Oniscidea qui mènent un mode de vie encore franchement aquatique (*Typhlotricholigioides aquaticus*, Rioja, 1953; *Cantabroniscus primitivus*, Vandel, 1965; *Thailandoniscus annae*, Dalens, 1989) ou amphibie (*Mexiconiscus laevis*, Rioja, 1956; *Balearonethes sesrodesanus*, Dalens, 1977).

D'autres Isopodes font partie des eaux phréatiques. Ils ont les mêmes caractéristiques que les cavernicoles et sont fréquemment néoténiques. Les espèces sont moins nombreuses : *Microcerberus stygius*, *Typhlocirolana buxtoni*, *T. fontis*, *Cirolanides texensis*, *Hyperoedesipus plumosus*, *Microparasellus puteanus*, *Microcharon stygius*, *M. profundus*, *M. acherontis*, *Cruregens fontinalis*. De récentes études montrent que seuls les Asellota pourraient prétendre au qualificatif de phréatobie (Mestrov, 1962; Bouillon, 1964; Bowman *et al.*, 1985).

Les eaux douces des sources thermales continentales abritent des Isopodes représentant peut-être des vestiges de faunes ayant vécu sous des climats chauds. Aux Aselloidea *Johanella purpurea* et *Asellus gauthieri* d'Algérie (Monod, 1924, 1972,) s'ajoutent le Phreatoicoidea *Phreatomerus latipes* d'Australie centrale (Chilton, 1922), certains Sphaeromatoidea mexicains (*Exosphaeroma dugesi*, *E. thermophilum*) et toutes les espèces de *Thermosphaeroma* (Bowman, 1981).

RÉPARTITION EN FONCTION DES BIOTOPES ET DE LEURS MICRO-HABITATS

Plusieurs essais de classement des diverses morphologies des Isopodes corrélées avec leur environnement et leur mode de vie ont été envisagés (Roman, 1979, Schmalfuss, 1984). Il en ressort que les espèces aquatiques se répartissent en deux catégories : les cryptophiles, dont la taille et la morphologie du corps, de même que celles des périopodes, sont fonction de l'anfractuosités occupée (Jansen, 1971) et les psammophiles, pour lesquels interviennent la taille des interstices et le drainage des sédiments. Le micro-habitat où est trouvé l'Isopode peut correspondre à un abri, une aire de nutrition ou une aire de reproduction. Les Isopodes aquatiques juvéniles, dont les morphologies sont encore peu spécialisées, se protègent du déferlement en occupant les thalles des algues; leurs préférences écologiques ne se superposent pas toujours à celles des adultes mâles ou femelles (Roman, 1979).

Substrats meubles. — Dans le domaine marin benthique les interstices des sables calibrés moyens, plus ou moins fluides, quartziques, sont occupés par plusieurs Idoteidae (*Parachiridotea*, *Macrochiridotea*,...). Les sables calcaires plus ou moins riches en débris coquilliers abritent divers Flabellifera (Serolidae, Plakarthriidae) auxquels se joignent des Anthuridae, des Gnathiidea, et des Amesopodidae, pour peu que de gros débris coquilliers ou des thalles d'algues calcaires («maerl») soient présents (anfractuosités). *Chiridotea caeca* creuse des tunnels comme une taupe (Tait, 1917). Leurs téguments sont souvent renforcés de plaques, écailles, tubercules et leurs périopodes armés de robustes épines.

Les vases marines fluides (au fond des lagons ou comblant les interstices de grandes anfractuosités, comme celles de blocs de Scléactiniaires morts, ou encore dans la plaine abyssale, des fosses et ravins) abritent plusieurs Janiroidea, Paranthuridae et Gnathiidea. Les interstitiels, généralement de petite taille, dépigmentés et aveugles, ont des téguments moins épais (Microcerberidae, Anthuridae, Microparasellidae, Microjaeridae) et montrent une préférence pour les milieux plus calmes.

Les vases compactées des estuaires sont creusées par l'Isopode avec ses cornes tégumentaires (*Annina kumari* Bowman, 1971) ou, peut-être, avec ses fortes mandibules (mâle de *Paragnathia formica*).

Substrats durs. — La catégorie des cryptophiles regroupe la plus grande diversité morphologique en même temps qu'une plus grande spécialisation à un abri donné, car ces Isopodes n'occupent une anfractuosités que grâce au phénomène de congruence morphologique (Monod). Certains occupent des

anfractuosités existantes : ils s'enroulent dans les tests de Cirripèdes morts (nombreux *Dynoides*, *Dynamenella*, *Campeopea*...) et leurs téguments, parfois tomenteux, sont tuberculés; s'ils se glissent dans des fentes ou sous des Chitons (*Metacirolana*), c'est que leur corps, plus ou moins ovoïde, est squamiforme et possède des péreiopodes très courts et griffus (*Dies*, *Joeropsis*, *Keuphyllia*,...); il est parfois bordé d'une « *membrana cingula* » (*Paraleptosphaeroma*, Brusca *et al.*, 1985) qui augmente leur adhérence au substrat; certains autres capturent les Serpulidés puis en occupent les tubes (nombreux Hyssuridae, Wägele, 1983), dont ils obturent l'entrée avec leur pléotelson épanoui : *Eisothistos* (Roman, 1979). Les Holognathiidés vivent dans des anfractuosités tubiformes (chaumes, branchettes,...) de divers détritiques d'origine végétale ou dans des tubes d'Annélides aux parois desquels ils s'accrochent grâce à leurs courts péreiopodes, garnis de fortes soies-écailles. D'autres creusent ou occupent des galeries dans le bois mort immergé (*Sphaeroma*, *Limnoria*), dans les crampons d'algues (*Phycolimnoria*) ou les feuilles de Posidonies (*Lynseia*, Brearley *et al.*, 1995).

Les myriades d'anfractuosités variées offertes par l'écosystème récifal révèlent une grande biodiversité d'autant plus que le matériel organique est abondant (plancton, mucus,...) (Cooles *et al.*, 1973). De très nombreux Anthuridea y sont inféodés (Kensley, 1983) et certaines espèces inquilines ou commensales y sont spécifiques, soit des Scléractiniaires et/ou de leurs débris, soit des algues calcaires à thalles lamelliformes ou articulés et/ou des sédiments que ces algues piègent : *Cirolana latistylis*, *C. cranchii*, divers *Metacirolana*, *Colopisthus parvus*, de nombreux *Paracerceis*, *Joeropsis*, *Stenetrium*, *Maresiella*, *Gnathia*...

Organismes vivants. — Ils offrent simultanément aux Isopodes abris (microcavités ou ramifications protectrices) et nourriture. Les algues à thalle non minéralisé sont le support de nombreux Janiridae, Anthuridae, Sphaeromatoidea et même Cirolanoidea (*Cirolana imposita*). Les Phanérogames marines abritent de nombreux Isopodes (Ledoyer, 1968; Dumay, 1972). Les Gorgonaires ou les Hydrozoaires conviennent à plusieurs Arcturidae qui s'y accrochent, comme d'ailleurs *Gibbosphaeroma gibbosa* (Sphaeromatoidea).

COMMENSALISME ET PARASITISME

Nos connaissances sur les frontières entre commensalisme et inquilinisme, parasitisme et épibiose chez les Isopodes sont encore très floues (Monod, 1976).

Les Isopodes inquilins (habitant un domaine qui ne leur appartient pas) n'ont théoriquement qu'un lien spatial avec leur habitat. L'Isopode commensal est aquicole ou terrestre et s'abrite en même temps qu'il se nourrit auprès de son hôte, dont il est souvent, mais pas toujours, spécifique. Dans le domaine marin, quelques Janiridae (*Iais*) se glissent entre les pléopodes des grands Sphaeromatoidea. *Iais pubescens*, circumpolaire antarctique, est éclectique et « occupe » *Exosphaeroma gigas*, *E. lanceolatum*, *Isocladus armatus*, *I. spiniger*, des *Sphaeroma* et *Dynamenella* divers; *Iais californica* se trouve sur *Sphaeroma pentodon* et *I. charrieri* sur *S. serratum*. Les *Caecijaera* se récoltent sur les *Limnoria*; *Gnathia spongicola* mâle et *Aega spongiophila* s'abritent dans des Hexactinellides.

Dans le domaine terrestre, l'Isopode pholéophile est myrmécophile ou termitophile. Certains myrmécophiles sont des commensaux presque constants des fourmilières : *Platyarthrus hoffmannseggii* aveugle, dont le corps est aplati et blanc intense, vit dans les nids de *Myrmica*, *Formica*, et surtout *Lasius* qui sécrète beaucoup d'acide formique. Il se nourrit de spores de champignons et de divers déchets, nettoyant ainsi les nids qu'il occupe. D'autres seraient hémimymécophiles : *Lucasius*, *Agabiformius*, *Leptotrichus*. Ils sont parfois très dépigmentés. Les Schoebliidae, Titanidae et Turanoniscidae, tous termitophiles, sont localisés au Mozambique (*Schoebliia circularis*, *Termitoniscus fulleri*), à la province du Cap (*Titana mirabilis*, *Kogmania depressa*, *Phylloniscus braunsi*) et à l'Asie centrale (*Turanoniscus anacanthotermitis*).

L'Isopode parasite est uniquement aquicole et entretient des relations trophiques avec son hôte. Il peut être parasite à l'état larvaire, c'est le cas des pranizes de Gnathiidea fixées sur des Poissons. Parfois leur « poisson nettoyeur » les en débarrasse (Grutter, 1996). Des larves cryptonisciennes d'Epicaridea parasitent de nombreux Crustacés dont des Isopodes Arcturidae (Monod, 1925, Schultz, 1980) et *Natatanella borealis* (Nielsen *et al.*, 1965; Wong *et al.*, 1996) dont ils occupent l'articulation basale des péreiopodes antérieurs; parfois ces larves sont dans le marsupium des femelles ovigères de *Paracassidina pectinata* ou *Dynamene bidentata* (Nielsen *et al.*, 1973, Holdich *et al.*, 1983). L'Isopode peut être parasite à l'état adulte : les Cymothoidae sur des Poissons, les Epicaridea sur des Crustacés dont plusieurs Isopodes Valvifères. Enfin, il n'est pas encore possible de préciser la signification exacte de certaines associations impliquant divers Isopodes : pranize de *Gnathia cryptopais* immergée dans un Spongiaire, de même *Caecognathia robusta* du nord-est groenlandais (Barthel *et al.*, 1995), *Cymodopsis*

gorgoniae et divers Arcturidae sur des Gorgones, *Arcturus baffini* sur des Crinoïdes, *Anuropus bathypelagicus*, *Bagatus ichthyoxenus* souvent sur des Méduses, divers *Exosphaeroma*, *Metacirolana* et divers Dynameninae sous des Chitons, *Cirolana latistylis* signalé sur les tentacules d'un Polychète sédentaire, *Renocila heterozoa* sur un *Amphiprion*, Poisson protégé par une Anémone et qui en nettoierait le corps des *Saprolegnia* et *Didinium*, *Argathona macronema* sur *Chelonia mydas* (Monod, 1975)...

ÉPIBIONTES, PARASITES ET PRÉDATEURS

De très nombreux organismes sont fixés sur les téguments des Isopodes aquatiques mais sont plus rares sur les Isopodes terrestres. Les cas d'épizoïsme sont fréquents sur ces Crustacés Péracarides plutôt sédentaires : *Balanus amphitrite* sur divers *Sphaeroma* (Monod, 1933) ou divers autres Cirripèdes sur *Bathynomus* (Monod, 1974), et des Protozoaires sur les soies postérieures d'*Alcirona hirsuta* ou les antennes de *Natatolana borealis* (Wong *et al.*, 1996). Des Copépodes sont fixés sur des Asellotes profonds (Boxshall *et al.*, 1983). Certaines formes phorétiques (Acinétiens, Bactériacées) peuvent devenir gênantes pour l'Isopode, mais les mues l'en débarrassent. Racovitza (1908) signale une Laboulbénacée sur le 4^e article antennaire de *Trichoniscus biformatus*. Thomson (1934) observe des Coccidies et un Échinorhynque (Acanthocéphale) sur *Philoscia muscorum*, organismes fréquents aussi sur *Asellus aquaticus*. Vandel (1960, 1962) donne d'abondants exemples de Nématodes (*Mermis*) fixés occasionnellement sur *Platyarthrus hoffmanseggii*, *Armadillidium assimile*,... de Ciliés sur les pléopodes de *Cylisticus convexus*, *Trachelipus rathkei*, *Porcellio scaber*, *Ligia*, comme sur *Asellus*, d'Acariens sur l'articulation des péréionites d'*Armadillidium confalonierii*, de divers Infusoires et d'œufs de Rhinophoridés (Diptères) sur les pléopodes d'*Oniscus asellus*. Monod (1972) observe des larves de Chironomidés sur la face sternale de *Skotobaena*; Williams (1980), un Platyhelminthe sur *Phreatoicopsis terricola*. Les cas d'épiphytisme sont aussi très abondants : les Diatomées sont fréquentes (Menzies, 1976), les Dinoflagellés, les Mixophycées et les Entéromorphales, aussi; les Vorticellides envahissent rapidement les téguments des Stenasellidae d'élevage. Sur les œufs de Stenasellidae (Magniez *et al.*, 1978) ou de Phreatoicidea (Barnard, 1920) divers mycéliums peuvent se développer rapidement, compromettant toute la ponte. Les divers épiphytes autotrophes se développent de préférence au niveau des pléopodes où le CO² est rejeté. L'acquisition d'une vie nocturne pourrait être liée aux effets néfastes entraînés par un trop grand développement d'épibiontes photophiles (Nishimura, 1969; Glynn, 1970; Magniez, 1976). Même les formes très actives, comme *Natatolana borealis*, sont infestées d'épizoïtes (Wong *et al.*, 1996).

Plusieurs endoparasites infestent le corps des Isopodes. Toute une famille de Diptères (Rhinophoridae) a pour seul «habitat» le corps d'un Oniscidé (Crosskey, 1977). Les Isopodes parasités influencent naturellement leurs parasites : ce sont des «indicateurs potentiels» de la convenance individuelle (Sassaman *et al.*, 1984). *Porcellio scaber* paraît être un hôte favori : l'infestation de l'Oniscidé par *Melanophora roralis* se produit naturellement à travers les zones articulaires (Thomson, 1934). Les phagocytes de l'hôte ne sont pas toujours efficaces : ceux d'*Oniscus asellus* paraissent l'être davantage ce qui n'empêche pas, d'ailleurs, qu'un nombre considérable d'autres parasites infestent cette espèce (Ascomycètes, Ecclinides, Coccidiés, Cercaires...). *Oniscus asellus* ainsi que d'autres Oniscidea sont d'ailleurs les hôtes intermédiaires de divers stades biologiques de vers parasites. Le cycle de développement de *Conspicuum icteridorum* (Trématode), parasite de *Quiscalus quiscula* (Oiseau), comporte plusieurs hôtes successifs dont le second est *Oniscus asellus* ou *Armadillidium quadrifrons* (Timon-David *et al.*, 1968). Celui de *Acuaria spiralis* (Nématode), parasite des Gallinacés et des Columbiformes, passe aussi par un Oniscidea; celui d'*Acanthocephalus lucii*, parasite de *Perca fluviatilis*, passe par *Asellus aquaticus*. De nombreux autres endoparasites sont signalés dans le tube digestif d'*Halophiloscia couchi* (des Palavasciidés), de *Porcellio dubosqui* et *Armadillidium officinalis* (des Ecclinidés), d'*Armadillidium assimile* et *A. vulgare* (des Trichomycètes, Cysticercoïdes,...); dans la vésicule séminale de *Chaetophiloscia elongata* (des Grégarines); dans l'ovaire de *Paragnathia formica* (des Nématodes); un Trichomycète vit dans le tube digestif de *Sphaeroma serratum* (Charmantier *et al.*, 1981), un autre dans le rectum de *Limnoria tripunctata* (Manier *et al.*, 1961). Plusieurs organismes pathogènes, déjà connus chez les Insectes vivant dans les mêmes milieux écologiques, ont été découverts chez les Oniscidea. L'Isopode infesté par un iridovirus, favorisé par la forte densité des populations et l'humidité, change de couleur (Fédérici, 1984). La dissémination des iridovirus par les Isopodes est évidente et les désordres dus à la maladie influencent la structure des populations (Poinar, 1981). Les *Rickettsia* infectent les tissus adipeux et conjonctifs (Vago *et al.*, 1970). Les levures modifient l'hémolymphe. Elles sont connues entre autres chez *Skotobaena mortoni* (Monod, 1972). Dans ces trois cas pathologiques, l'Isopode meurt. Les levures infestant l'hémolymphe de *Saduria entomon* ne prolifèrent que sous certaines conditions et des lésions pathologiques s'observent sur les cellules épithéliales et musculaires de leurs oviductes (Hyrniewieckaszyfter *et al.*, 1996).

Pratiquement tous les carnivores prédateurs de micro-arthropodes sont susceptibles de manger des Isopodes. Dans le domaine aquatique, ce sont surtout des Poissons et divers Arthropodes : pour *Natatalana borealis* ce sont des Gadidés et des Crabes (Wong *et al.*, 1996). Les densités des populations d'Isopodes varient en fonction du choix de leurs prédateurs. Pour *Lirceus fontinalis*, la prédation de ses juvéniles par de jeunes Salamandres, recherchant uniquement des proies de petites tailles, a des conséquences plus graves sur le taux de mortalité de sa population que la prédation au hasard d'un Poisson (Sparkes, 1996). Dans le domaine terrestre, ce sont essentiellement des Arthropodes (Arachnides, Insectes : certaines fourmis du Brésil se nourrissent exclusivement d'Oniscidés, Freitas, 1995), quelques Amphibiens, Reptiles et Mammifères (Musaraigne) (Barmeyer, 1975; Kheirallah, 1979; Shachack, 1980; Sunderland *et al.*, 1980).

L'ISOPODE ET SES RAPPORTS AVEC L'HOMME

Les Oniscidea synanthropes sont très nombreux autour des maisons (*Oniscus asellus*, *Porcellionides pruinosus*, *Porcellio laevis*, *P. scaber*, *Armadillidium vulgare*), dans les caves humides (*Chaetophiloscia cellaria*, *Porcellio dilatatus*) et dans les serres (*Trichorhina tomentosa*). Ils sont tributaires, en bien des cas, de déplacements passifs liés aux activités humaines. En Europe tout au moins, les dégâts causés par les Isopodes détritvovores et herbivores sont moins importants que ceux d'autres animaux mais ils sont, par endroits, considérés comme faisant partie des « nuisibles ». En effet, Hatch (1947) signalait déjà, en Amérique du Nord, la destruction de graines, de légumes, de plantes ornementales, de champignonnières et de jardins floraux par *Porcellio scaber* et *Armadillidium vulgare*, de cressonnières par *Mancasellus brachyurus* et, en Afrique orientale, de germes de cocotiers. Dans une certaine mesure, les insecticides de synthèse permettent de lutter contre eux. White (1983) expérimente divers gaz polluants dont l'action n'est efficace qu'à haute concentration.

Dans le domaine marin, plusieurs Flabellifères (*Cirolana*, *Conilera*, *Aega*) et même des Idoteidae, sont considérés comme des fléaux par les pêcheurs de langoustes (l'Isopode détruit l'appât) et les pêcheurs de poissons (l'Isopode attaque le poisson piégé), sans compter les anémies et autres pathologies provoquées par les Cymothoidae parasites de Poissons (Trilles, 1968). Parmi les plus néfastes sont encore les foreurs de bois bien que les dégâts causés par *Limnoria* soient moins importants que ceux de *Chelura* (Amphipode). *L. lignorum* utiliserait partiellement le bois pour sa nourriture car une enzyme cellulolytique a été décelée dans ses cæcums entériques (Ray *et al.*, 1952). Elle peut attaquer les bois les plus durs et même le revêtement des câbles sous-marins. Il est fréquent de voir que le créosotage des bois n'a aucun effet sur l'attaquant (Colley *et al.*, 1961), peut-être du fait de bactéries spécialisées (Zachary *et al.*, 1983). Divers *Sphaeroma* (*S. terebrans* des régions chaudes du globe, *S. vastator* de l'Inde, *S. quoyanum* d'Australie et de Nouvelle-Zélande) ont une action considérée comme néfaste par l'homme alors que, dans la nature, elle est bénéfique puisque les xylophages activent le processus de réintégration du bois, normalement très lent dans l'eau, dans le cycle des matériaux organiques. *S. terebrans* participe cependant à la stabilisation de la ligne de plage des Mangroves à *Rhizophora* en parasitant uniquement les racines périphériques, ce qui favorise la densité des racines plus internes et évite l'érosion du sol (Ribi, 1982). En définitive, les fortes concentrations de *Sphaeroma* sont en fait considérées par l'homme tantôt comme nuisibles (Rehn *et al.*, 1973) tantôt comme utiles (Simberloff *et al.*, 1978).

Dans les tableaux très généraux d'études biocénétiques, les statistiques ne font pas apparaître les Isopodes adultes comme des groupes dominants (Molfetas, 1982; Thibaud *et al.*, 1983; Flogaitis, 1984). Par ailleurs, ils sont réputés pour avoir une faible capacité de dispersion (Sanders, 1977). Cependant, ils caractérisent quelques biocénoses et, en milieux extrêmes, leurs populations sont denses. Les Isopodes aquicoles et, très occasionnellement, les Isopodes terrestres, constitueraient un apport nutritif non négligeable pour les Vertébrés (Poissons, Amphibiens,...) dont certains représentent un intérêt économique pour l'homme (Harmelin-Vivien). Ils interviennent de façon parfois intense dans le transfert d'énergie à l'intérieur de leur biocénose : la contribution des fortes populations de *Cirolana imposita* au flux énergétique de la ceinture algale des côtes sud-africaines serait 5 fois celle du Homard (Shafir *et al.*, 1980). Les petits Isopodes carnivores sont des consommateurs secondaires efficaces mais, à l'occasion, ils peuvent être des « nettoyeurs » intervenant dans l'entretien des écosystèmes, en se nourrissant (par facilité) d'animaux morts récemment ou d'animaux affaiblis. Il en est de même pour ceux qui nettoient les frondes des Phanérogames marines en « broutant » leurs abondants épibiontes (*Cymodoce*, *Paracilicæa*, *Idotea*,...). Les plus actifs, ceux qui migrent la nuit (*Eurydice*,...), sont d'importants vecteurs biologiques (Macquart-Moulin, 1975).

Les détritvovores terrestres régulent les cycles de K, Ca ou même Cu (Molfetas, 1982; Schultz *et al.*, 1984) lorsqu'ils fragmentent les déchets biologiques (Thibaud *et al.*, 1983). Les fousseurs comme

Hemilepistus reaumuri enrichissent le sol en protéines (Brown *et al.*, 1983) et régulent les processus de salure et d'érosion du sol (Shafir *et al.*, 1984).

En résumé, dans le cycle organique et le flux énergétique d'un écosystème, les Isopodes sont à la fois une source de nourriture pour de très nombreux organismes et un consommateur souvent opportuniste, peu exigeant.

ÉTHOLOGIE

COMPORTEMENT SOCIAL

Une phéromone de gréganisme, bien connue chez les Insectes sociaux et subsociaux, a été mise en évidence chez plusieurs espèces d'Oniscidea terrestres (*Armadillidium vulgare*, *Porcellionides pruinosus*) ou halophiles (*Alloniscus perconvexus*, *Ligia exotica*, *Tylos granulatus*) (Takeda, 1980; Ebisuno *et al.*, 1982). Ce principe actif contenu dans les fèces, dont la nature chimique n'est pas encore connue, est nécessaire au déclenchement du gréganisme et à son maintien par réponse olfactive interposée (Takeda, 1984) : le rôle des antennes serait fondamental. Le gréganisme accélère la croissance des jeunes et diminue l'évaporation de l'eau et la consommation d'oxygène pour chacun des individus.

Peu d'Isopodes méritent, en l'état actuel de nos connaissances, l'appellation d'Isopode social en dehors d'*Hemilepistus reaumuri* (Linsenmair, 1985). La femelle n'admet l'accouplement qu'avec le seul mâle l'ayant aidée à construire, nettoyer et défendre le terrier. Le groupe familial dure 9 à 10 mois après la naissance des jeunes, qu'il protège et nourrit. La reconnaissance du partenaire s'effectue par voie chimique : les contacts antennaires, sur tous les téguments, informent les sensilles chémo-réceptrices des antennes (Krempien, 1983). À la fin du siècle dernier, Vosseler signale que, chez *Porcellio wagneri*, la femelle en gestation construit un nid garni de pétales de fleurs dont se nourrissent les jeunes et sur lesquels ils restent groupés.

Chez les Isopodes marins, *Paragnathia formica* est connu pour creuser son terrier dans les banquettes de vases médiolittorales où pénètrent les pranizes prêtes à se métamorphoser en femelles (1 mâle pour 10 femelles) (Monod, 1926). Brearly *et al.* (1995) observent plusieurs individus de *Limnoria* dans la même galerie ; Lattinger-Penko (1972), des Sténasellidés creusant et utilisant ensemble leurs terriers ; Barthel *et al.* (1995), des adultes mâles et femelles accompagnés de stades larvaires de *Caecognathia robusta* dans les mêmes oscules d'Éponges. Les femelles d'Arcturidae sont connues pour transporter leurs jeunes accrochés à leurs longues antennes. Elles modifient alors leur comportement. La femelle ovigère d'*Arcturella sawayae* est, normalement, dressée perpendiculairement à son substrat habituel. Quand elle porte ses jeunes accrochés à ses antennes, elle s'allonge sur ce même support ou se courbe vers le bas (Moreira, 1973). Quelques Janiroidea mâles portent les manca postmarsupiales accrochées à leur face sternale (Coineau, 1971).

COMPORTEMENT ALIMENTAIRE

La résistance au jeûne des Isopodes est très connue aussi bien pour les terrestres que pour les aquicoles (Sutton, 1972 ; Dubinsky *et al.*, 1979). Ce sont très généralement des espèces opportunistes qui sont capables de modifier leur régime alimentaire. Chez *Saduria entomon*, les récepteurs antennulaires semblent jouer un rôle important dans la recherche de la nourriture (Pynnonen, 1985).

Les carnivores ont des pièces buccales qui déchirent et passent les tissus animaux au crible (Jones, 1968). Leur intestin extensible leur permet de stocker de la nourriture pour trois semaines d'autant plus que les membranes intermétamériques, très souples, permettent l'extension du péréion. Ces carnivores peuvent aussi bien manger des animaux mourants que nettoyer les cadavres d'animaux morts récemment. Les Pranizes hématophages se fixent temporairement sur des Poissons, de même que les carnivores sur de grands animaux (nombreux Anthuridea et Cirolanoidea).

Les Isopodes herbivores ont des épines sur leurs maxillules, maxilles et maxillipèdes, qui se croisent en ciseaux et abrasent la surface de l'aliment que peut ensuite mordre la mandibule (Naylor, 1955). Les denticules des maxillules et des mandibules poussent la nourriture entre les deux processus molaires des mandibules pour être triturée. Les déchets sont rejetés grâce aux brosses sétifères des mâchoires et des maxillipèdes. Un flot continu d'éléments nutritifs est poussé vers le proventricule grâce à l'incessant travail des pièces buccales. Certains mangent les limbes foliaires (nombreux *Proasellus*), d'autres (*Paracilicæa*, *Cymodoce*) broutent littéralement les épiphytes des frondes de Phanérogames marines, alors que *Jaera* et *Parachiridotæa* grattent les Diatomées fixées sur les grains de sable. En élevage, les

herbivores peuvent modifier leur régime alimentaire et devenir carnivores (Kaim-Malka) ou omnivores (Kjernerud).

Armadillidium vulgare, habituellement détritivore, peut devenir herbivore (Paris *et al.*, 1965) ou carnivore (Edney *et al.*, 1954). Dans la nature, leur choix nutritionnel s'établit en fonction de la teneur en tanin des herbes et des feuilles d'arbres (Dunger, 1958; Hassall *et al.*, 1984), nourriture naturellement disponible dans leur habitat. L'écosystème prairial agit sur la croissance, la longévité et la reproduction d'une population (Rushton *et al.*, 1983).

La plupart des Isopodes n'ont pas à leur disposition les mécanismes filtrants, typiques des Pécaricides plus primitifs (Mysidacés), mais certaines espèces sont considérées comme des filtreurs : *Sphaeroma quoyanum* utilise une partie de ses appendices buccaux pour creuser le bois, et les autres pour sa nutrition — en effet, peu de fibres de bois se trouvent dans leurs contenus stomacaux (Rotramel, 1975), ce qui laisse supposer qu'ils lèchent les épibiontes du bois (algues, champignons,...). Certains Isopodes possèdent des mécanismes secondaires de filtration sur leurs péréiopodes antérieurs (Arcturidae).

Les jeunes Isopodes n'ont pas toujours la même alimentation que les Isopodes adultes. *Arcturella sawayae* jeune est omnivore détritivore puis, devenu adulte, il est filtreur (Moreira, 1973).

COMPORTEMENT DE DÉFENSE DES FORMES LIBRES

En fonction de ses capacités de déplacement, l'Isopode utilisera une défense passive (l'immobilité) ou active (la fuite). Faciles à observer sur les animaux terrestres, les réactions d'immobilisme ou de volvation instantanée à un choc brutal ne sont pas aussi évidentes chez les Isopodes marins, mais elles existent. Les Isopodes volvationnels (Sphaeromes) restent obstinément enroulés dans leur refuge, les squamiformes se plaquent dans les interstices du substrat pour résister au choc des vagues... Plusieurs Oniscidea construisent des logettes de mue et de gestation (Crawley, 1910; Vandel, 1958; Dalens, 1967, 1977) qui les protègent durant les phases de leur cycle où ils sont très vulnérables. Hors la passivité, les meilleurs moyens de défense sont la vie nocturne, les réactions d'évitement (*Paracilicaea*, dérangé, se laisse mollement tomber sur le fond marin dans un milieu où l'hydrodynamique est calme)... Certains recherchent la protection dans le commensalisme (*Platyarthrus*). Les plus rapides échappent en courant (*Acaeroplastes*, *Ligia*,...) ou dans une nage tourbillonnante (*Eurydice*,...). D'autres se réfugient dans leurs terriers (*Stenasellus*, *Hemilepistus*, *Paragnathia*, *Annina*, divers Oniscidea).

L'homochromie est fréquente et rapide soit par éclaircissement, soit par forte pigmentation toujours assortie plus ou moins au substrat dans ou sur lequel se trouve l'animal. C'est un moyen de défense contre les prédateurs (cas des femelles gravides de *Serolis* qui ne se nourrissent pas) ou un moyen de camouflage contre la proie potentielle (jeunes *Serolidea* carnivores).

Des substances tégumentaires excrétées par l'Isopode terrestre repousseraient le prédateur (Gorvett, 1956); chez les Isopodes marins ce seraient les téguments fortement hérissés de tubercules, de soies, et les uropodes styliformes (Marvillet, 1976), qui joueraient ce rôle. Il est cependant intéressant de noter que les abondantes populations d'*Eurydice affinis* des plages médiolittorales n'intéressent pas les prédateurs. Dans ce cas, des facteurs chimiques repoussants pourraient intervenir.

RYTHMES BIOLOGIQUES

De nombreux facteurs influencent le déplacement des Crustacés (Pardi *et al.*, 1961). L'ensemble des individus expérimentés présente un rythme circadien de photopréférence, alors que celui lié à la température varie selon les espèces. Par contre, les préférences liées à la salinité et au pH sont indépendantes de l'heure (Kaufman, 1996). D'une façon générale, les Isopodes ont un phototropisme négatif et sont capables d'intégrer de très faibles intensités lumineuses (Jassem *et al.*, 1981), un thigmotactisme positif plus prononcé chez les cavernicoles et un géotropisme positif chez de nombreux terrestres. Leurs déplacements sont généralement nocturnes. *Hemilepistus*, terrestre de milieu désertique (Égypte), est plutôt crépusculaire. L'activité de nage des aquicoles (*Pseudaega* par exemple) présente un rythme basal semi-lunaire, adaptable aux variations saisonnières, mais influencé par divers facteurs exogènes. Les aquicoles fouisseurs (comme *Eurydice*) ont un comportement de recherche continu, à l'obscurité, car leurs réponses à divers stimuli sont alors dominées par le comportement de nage (Jones *et al.*, 1970; Fish *et al.*, 1972). Il est aussi très facile de les observer, multitudes tourbillonnantes, en bordure de plage en plein jour. Les espèces épigées seront sensibles à la température et à la photopériode (McQueen *et al.*, 1980). Les terrestres occupent divers biotopes hivernaux : *Acaeroplastes melanurus* se réfugie au pied des touffes de *Schoenus nigricans* et autres végétaux (Manier *et al.*, 1963); *Porcellio scaber* sous les écorces ou dans les fentes des arbres à 1 m ou 1 m 50 de hauteur (Fristche, 1984).

ORIENTATION

Placé sur du sable sec, *Tylos latreillei europaeus* s'oriente directement vers la mer suivant une trajectoire perpendiculaire au rivage; en milieu très humide, par contre, il se dirige vers la terre (Pardi, 1961). Il s'oriente le jour grâce au soleil, la nuit grâce à la lune, ceci en tenant compte du déplacement apparent de ces deux astres. L'orientation selon le soleil est confirmée par les expériences faites par Ugolini et al. (1995) sur de jeunes *Tylos europaeus* nés en laboratoire et qui retrouvent ainsi le terrier de la mère. Chez *Tylos latreillei sardous*, cette orientation paraît basée sur des repères de l'environnement (Mead et al., 1972, 1973). Les *Tylos* sont de puissants excavateurs : *T. granulatus* creuse son terrier à plus d'un mètre dans l'épaisseur du sable (Brown et al., 1996). *Hemilepistus* adulte, pour retrouver son terrier lors de déplacements effectués à la recherche de nourriture, utilise normalement le soleil. Si celui-ci n'est pas visible, il se base sur la polarisation de la lumière. Ce comportement est conditionné par des mécanismes idiotétiques qui, eux, sont indépendants des facteurs externes (Hoffman, 1984). Chez les Oniscidea, le degré hygrométrique de l'air, plus élevé la nuit que le jour, joue un rôle plus grand que le phototropisme négatif. De plus, les formes terrestres sont anémophobes (Cloudsley-Thompson, 1956, 1958).

p 221

→ 237

(and page
177 - an
+ ti)

BIOGÉOGRAPHIE

Les Isopodes se classent en trois catégories distinctes : les espèces cosmopolites et anthropophiles, les espèces expansives, les espèces endémiques et relictés. Les facteurs qui expliquent leur répartition actuelle sont différents d'une catégorie à l'autre. Les premières sont toutes dispersées par l'homme. Dans le cas des Oniscidea, les anthropophiles réclament son concours pour subsister dans certaines régions où les conditions naturelles sont trop défavorables. Les espèces cosmopolites sont relativement peu nombreuses (*Sphaeroma walkeri*, *Sphaeroma serratum*, *Cirolana parva*, *Limnoria lignorum*, *Porcellionides pruinosus*, *Porcellio laevis*, *Porcellio scaber*,...). La signification du cosmopolitisme est diverse. Pour *Limnoria lignorum*, elle peut être due à une spéciation ancienne (Vandel, 1945) aussi bien qu'à une dispersion occasionnelle à la suite d'échanges commerciaux. La plus grande prudence commande évidemment l'interprétation des introductions d'espèces (Poore, 1996). La dispersion est plus facile pour les espèces hermaphrodites et parthénogénétiques (Vandel, 1968). Les espèces endémiques sont propres à certaines régions et peuvent provenir d'une spéciation récente (cas des *Cyathura* : Burbanck, 1967) avec ou sans isolement géographique (Bowman, 1985). Pour les Oniscidea, l'évolution en milieu insulaire, conduite sur de longues périodes géologiques, aboutit généralement à de l'endémisme. Notons que l'importance de l'endémisme est étroitement corrélée à l'exploration intensive d'une région isolée. Ainsi, le genre *Dynamenella* présente trois centres de diversification apparents superposés exactement à des activités scientifiques soutenues : côtes de l'Amérique centrale (Menzies, Glynn,...), Nouvelle-Zélande et Australie (Hurley, Holdich,...), Afrique du Sud (Barnard, Kensley,...). *Xenanthura* qui, il y a peu, n'était connu que de l'océan Indien, vient d'être découvert en Atlantique et en Méditerranée. *Burmoniscus*, considéré comme strictement mélanésien, a été découvert en Afrique. Les interprétations biogéographiques doivent donc être soumises à la plus grande prudence.

Les espèces relictés ont une répartition actuelle limitée à une partie restreinte de leur ancienne aire d'extension, devenue zone refuge. Elles sont généralement endogées ou cavernicoles. Parmi les aquicoles, les formes relictés appartiennent essentiellement aux Bathynominae, Cirolaninae, Sphaerominae, Aselloidea. Parmi les terrestres, ce sont surtout des Trichoniscidae, Philosciidae et Armadillidiidae. La paléogéographie intervient de façon prépondérante pour l'interprétation de leur répartition, d'où l'intérêt capital de leur étude pour tenter de retracer l'histoire des peuplements d'une région.

Malgré les réserves émises pour les cosmopolites et les endémiques, la répartition géographique actuelle fait apparaître plusieurs caractéristiques, différentes selon les sous-ordres. Les Gnathiidae se répartissent en deux groupes chorologiques à peu près équivalents : celui des espèces atlantiques boréales profondes et celui des espèces littorales indo-pacifiques. Les Flabellifera montrent une distribution géographique asymétrique sauf pour les Plakarthriidae, uniquement antarctiques, et les Serolidae, concentrés dans l'hémisphère Sud, bien qu'ayant remonté vers les côtes californiennes et géorgiennes de l'Amérique du Nord. Leur dispersion et leur chorologie actuelle sont étroitement liées au déplacement des masses d'eaux antarctique et subantarctique vers le nord de l'Atlantique, surtout pour les espèces du plateau continental : leur centre de dispersion pourrait se localiser sur celui de Patagonie. Les Cirolanoidea, absents de l'océan Arctique, sont bien représentés dans les régions tropicales et antarctiques. Les Valvifera auraient une origine tropicale, sans doute la Téthys ou ses bassins dérivés et les espèces sont littorales, surtout froides et froides tempérées (70%). Au niveau des familles, les Idoteidae, les plus primitifs, sont à peu près totalement restreints aux eaux peu profondes et chaudes, alors que les Arcturidae, les plus spécialisés, sont nombreux dans l'hémisphère Sud et pénètrent, par l'intermédiaire des eaux profondes, dans l'océan Pacifique. Dans

les eaux froides et tempérées de l'hémisphère Nord il y a les formes spécialisées *Astacilla* et *Arcturus*. Les Anthuridea sont plus nombreux dans les eaux chaudes (64 %) que dans les eaux froides et froides tempérées (29 %). Les Asellota les plus spécialisés prédominent dans les eaux froides et froides tempérées peu profondes, mais surtout dans les eaux profondes (84 %). Les Aselloidea des eaux douces de l'hémisphère Nord sont les plus primitifs et, le complexe circum-méditerranéen étant le plus ancien (Birstein, 1951), il se pourrait que leur centre de formation ait eu lieu dans les eaux tropicales de la Téthys. Les Stenetrioidea sont nombreux dans les eaux chaudes peu profondes. Parmi les Janiroidea, les plus primitifs évoluent dans les régions tropicales. Les Microparasellidae, interstitiels, ont une distribution géographique actuelle surimposée aux limites de la Téthys pendant l'Oligocène (Coineau, 1984). En fait, les familles correspondant aux espèces les plus spécialisées de certains groupes considérés comme primitifs (Serolidae, Paranthuridae, Arcturidae, ...) vivent dans des eaux marines plus profondes que les familles correspondant aux espèces les plus primitives de ces mêmes sous-ordres (Cirolanidae, Hyssuridae, Idoteidae, ...). Les Oniscidea peuplent la quasi-totalité des terres émergées à l'exception du continent antarctique qui ne permet pas leur survie. Les formes les plus primitives (Ligiidae, Scyphacidae, Olibrinidae, ...) sont généralement halophiles. À l'intérieur de chaque famille, les espèces les plus primitives se trouvent généralement sur le continent austral (*Ligioides*, *Haploniscus*, *Eurygastor*, *Australiodillo*).

Les connaissances encore fragmentaires de la faune profonde d'une grande partie des océans ne permettent pas de définir très précisément la biogéographie des Isopodes marins. La composition de la faune d'Isopodes change depuis les basses latitudes vers les hautes latitudes, comme depuis les faibles profondeurs vers les grandes profondeurs. D'après Kussakin (1973), d'une façon générale, la faune profonde se répartirait en trois régions : une région australe dont la composition faunistique est proche de celle de la région atlantique profonde, alors que les genres communs avec l'Indo-Pacifique sont peu nombreux ; une région atlantique dont la faune a peu de ressemblance avec celle de la région indo-pacifique et une faible ressemblance avec la faune de la région arctique des eaux peu profondes ; une région indo-pacifique dont la faune paraît considérablement isolée non seulement des faunes littorales tropicales mais aussi des faunes littorales boréales de cet océan. Les espèces profondes s'arrêtent à la barrière australo-malaisienne qui délimite un complexe pacifique Est et un complexe indo-pacifique Ouest.

L'évolution et la distribution actuelle des Isopodes obéissent à la loi biologique d'asymétrie. Ainsi, dans l'hémisphère Sud existe le centre de dispersion le plus ancien d'une faune tempérée, puis d'une faune froide à partir d'une faune tropicale. Si l'on compare les faunes marines antarctique et arctique, l'asymétrie est évidente car la faune australe compte de nombreux genres endémiques, un grand mélange d'espèces génétiquement tropicales et deux à quatre fois plus d'espèces que la faune arctique. Les faunes boréales et littorales sont considérées comme les plus récentes et les faunes antarctiques abyssales comme les plus anciennes par Kussakin (1973), pour lequel ce sont les formes littorales antarctiques et bathyales qui se sont enfoncées dans les eaux abyssales. Pour Thistle *et al.* (1975), les espèces littorales antarctiques, au contraire, proviendraient d'espèces profondes comme cela a d'ailleurs été noté pour d'autres Crustacés. D'ailleurs, de nombreuses espèces antarctiques sont eurybathes et certains genres et familles des côtes antarctiques se trouvent dans d'autres régions à de plus grandes profondeurs (*Eurycopidae*, *Antarcturus*) (Menzies *et al.*, 1968 ; Hessler, 1970).

Les Isopodes marins sont des marqueurs paléogéographiques et paléozoogéographiques, en particulier les espèces cryptophiles qui sont largement utilisées dans la reconstitution historique des plaques tectoniques (Burretti, 1980 ; Taylor, 1980). La spéciation des Isopodes benthiques abyssaux et bathyaux, occupant les abondantes boues d'origines diverses de ces grands fonds, se ferait en fonction de l'évolution tectonique des océans. Ils seraient particulièrement aptes à coloniser les zones abyssales à partir des régions bathyales grâce à l'incubation des jeunes dans des poches marsupiales très protectrices (cas des *Serolidae*) ou à la viviparité (*Gnathiidea*) (Cals, 1982).

Les Isopodes terrestres comme les Isopodes dulçaquicoles permettent de reconstituer les localisations anciennes des continents (Vandel, 1946), car leurs aires de distribution actuelles sont disjointes. *Styloniscus* dont les espèces couvrent la totalité des terres australes à l'exception des continents antarctiques, et *Deto* (dont les espèces sont connues d'Australie, de Nouvelle-Zélande, d'Amérique du Sud, d'Afrique du Sud et de l'île Saint-Paul) montrent les affinités existant entre les terres australes (Vandel, 1977). En dehors de ces distributions gondwaniennes, certaines distributions plus restreintes prouvent les relations entre l'Australie, l'Afrique du Sud et l'Inde (*Phreatoicidea*) ou entre l'Afrique occidentale et l'Amérique centrale (*Euthelum*) ou, plus précisément, entre les Antilles et les îles Bahamas (*Microcerberidae*, Coineau *et al.*, 1973)...

Les espèces endogées témoignent des anciens peuplements (Vandel, 1973). *Miktoniscus* est un exemple de répartition mésogéenne rendant compte des affinités entre les deux continents européen et nord-américain. Les espèces du genre *Stenasellus* font partie d'une faune relictive du Tertiaire. Ce genre comprend un complexe euro-asiatique. Sa présence en Sardaigne témoigne de la relation ayant existé entre le sud de cette île et la Catalogne, et confirme le pivotement du bloc corso-sarde détaché de ce continent dont il s'est progressivement écarté (Magniez, 1983).

ÉVOLUTION

L'intérêt paléogénique des Isopodes est certain, car ils ébauchent la tendance générale des Arthropodes à passer de la vie aquatique à la vie terrestre. Les terrains carbonifères ont fourni de nombreux restes de Malacostracés (Syncarides, Mysidacés, Euphausiacés) dont le degré d'organisation se rapproche de celui des Isopodes, mais les débris fossilisés reconnus comme appartenant à des Isopodes sont rares. Il se peut alors que le milieu n'ait pas offert les conditions nécessaires à leur fossilisation. Dans leur majorité, ces restes (représentés surtout par des régions postérieures) sont trouvés (Van Straelen, 1928; Hessler, 1969; Pacaud *et al.*, 1981) dans des sédiments très fins (argiles ou marnes calcaires) ou des nodules phosphatés, des zones littorales anciennes.

Les Isopodes fossiles (environ 50 espèces sans compter les *incertae sedis*, ce qui est peu comparé au nombre d'espèces vivantes) peuvent se ranger parmi six des sous-ordres actuels mais les références aux genres actuels doivent être considérées comme des tentatives. Ils sont connus du Paléozoïque inférieur (Phréatoïcidés), du Mésozoïque (Épicarides, Flabellifères) et du Cénozoïque (Asellotes, Valvifères, Oniscidés). Leur maximum géologique s'étale du Trias à une période récente. Aucun reste fossile de Gnathiidés, de Tyloidés et d'Anthuridés fossiles n'a encore été trouvé.

PALÉOZOÏQUE

CARBONIFÈRE (360 à 295 MA) (échelle géochronique de Odin *et al.*, 1990). — Longtemps, aucun Isopode paléozoïque ne fut découvert, alors que l'existence de certains sous-ordres, représentés par des types analogues aux espèces actuelles au début du Mésozoïque, impliquait une origine bien plus ancienne. Cette hypothèse fut confirmée lorsque les restes de trois espèces marines de Phréatoïcidés furent exhumés. Les Palaeophréatoïcidés (d'Amérique du Nord) sont les plus anciens connus (mais non pas les plus archaïques), avec l'espèce marine *Hesslerella shermani* (Illinois), le plus ancien Péracaride actuellement connu, découvert dans des terrains datant du Carbonifère supérieur (Pennsylvanien 320-286 MA) (Schram, 1974).

PERMIEN (295 à 245 MA). — Durant le Permien, ces formes marines s'étendent en Europe (*Palaeophreatoicus sojanensis*, Russie; *Palaeocrangon problematicus*, Angleterre et Allemagne; Glaessner, 1962), avec le plus ancien Amphisopidé connu (*Protamphisopus reichelti*).

MÉSOZOÏQUE

TRIAS (245 à 205 MA). — Les nombreux événements géologiques du début de l'ère secondaire contraignent les Isopodes à se réfugier vers les eaux douces (peut-être par l'intermédiaire des eaux hypogées) ou vers les zones marines profondes (cas des Aselloidea et des Bathynominae). La présence en Australie de l'Amphisopidé dulçaquicole *Protamphisopus wianamattensis* pourrait indiquer que la transition mer/eau douce des Phréatoïcidés s'est faite au Permo-Trias (Schram, 1974). Les Asellotes, ont un grand développement actuel en mer profonde et de nombreuses hypothèses concernent leur ancêtre mésozoïque (Magniez, 1881; Wägele, 1983). Quelques incertitudes demeurent sur les Flabellifères du Trias inférieur car un de leurs deux représentants, *Anhelkocephalon handlirshi* (forme saumâtre, Alsace) serait proche des Sérolidés (Van Straelen, 1928) ou peut-être des Idotéidés (Schwebel *et al.*, 1983). Récemment Basso *et al.* (1995-1996) leur ajoutent *Triassphaeroma* et *Elioserolis* (Italie).

JURASSIQUE (205 à 135 MA). — Durant le Mésozoïque moyen, les Sphaeromatoïdés (*Cyclosphaeroma*, *Eosphaeroma*, *Protosphaeroma*...) sont nombreux. Les Épicarides parasites des Décapodes supérieurs font leur apparition en même temps que l'Isopode euryhalin *Archaeoniscus brodiei* et la forme marine *Urda rostrata* (mandibules aussi grandes que celles du Flabellifère *Gnatholana mandibularis* actuel, Monod, 1926). Vers la fin du Jurassique, cette forme marine et les *Palaega*, que Racovitza (1912) rapprochait du *Bathynomus* actuel, dominant par leurs diversités spécifique et écologique qui se poursuivent durant le Crétacé.

CRÉTACÉ (144 à 66,4 MA). — *Palaega lamnae* aurait été un parasite de Requin (Bowman, 1971). En dehors de ces diversifications génériques et spécifiques, durant le Mésozoïque supérieur, aucun autre sous-ordre n'est connu, sauf peut-être celui des Anthuridés (Wägele, 1983) dont les restes fossiles n'ont pas encore été trouvés. Par ailleurs, Wägele suggère que l'ancêtre des Asellotes vivait dans les eaux douces de la Pangée.

CÉNOZOÏQUE

La faune « Isopode » du début du Cénozoïque est à peu près identique à la faune mésozoïque. Elle est surtout dominée par les Sphaeromatoïdés, alors que les *Palaega*, devenus lagunaires, sont plus rares (Secrétan, 1976). Quelques familles d'Oniscidea apparaissent vers le début de l'ÉOCÈNE (53 à 34 MA) (Trichoniscidae, Oniscidae et peut-être, Porcellionidae). L'existence de restes d'Oniscidea dès le début de l'Éocène rendrait probable le passage de la vie aquatique à la vie terrestre durant la charnière Paléocène-Eocène.

Durant l'OLIGOCÈNE (34 à 23,5 MA) apparaissent les Valvifères, dont tous les fossiles connus sont marins et dont le plus intéressant reste le *Proidotea haugi* (Roumanie) proche de l'actuel *Saduria entomon*, et peut-être aussi les Microcerbérédés qui auraient évolué dans les eaux douces à partir de leur ancêtre aselloïde (Wägele, 1983).

Certains genres sont très diversifiés (*Eosphaeroma* trouvés en grand nombre, Secrétan, 1977). Les terrains oligocène/miocène livrent déjà *Armadillidium vulgare* bien connu actuellement, et l'ambre haïtien, des *Protosphaeroniscus tertiarus*, *Pseudoarmadillo cristatus* et *P. tuberculatus* bien conservés (Schmalfuss, 1984).

C'est dans des terrains MIOCÈNES (23,5 à 5,3 MA) que Imaizumi (1953) découvre les restes fossiles de *Bathynomus giganteus* (Japon) et il suppose que les *Palaega* crétacés du Bedfordshire (*P. carteri*) et du Texas (*P. guadalupensis*) sont des *Bathynomus*. D'ailleurs Barnard (1924) plaçait la migration de ce genre, depuis l'océan Atlantique vers l'océan Indo-Pacifique pendant le Crétacé ou, au plus tard, pendant l'Éocène. C'est également dans des terrains du Miocène inférieur d'Afrique qu'ont été retrouvés les restes fossiles d'un Eubelidae : *Eubelum rusingaense* (Morris, 1979).

Les Isopodes fossiles sont en majorité marins, mais la faune saumâtre est déjà présente au début du Mésozoïque. Au Permo-Trias, il semblerait que certains Isopodes se soient réfugiés une première fois dans les eaux douces de l'hémisphère Sud (Phréatoïcédés) pour s'y répandre pendant le Mésozoïque, en même temps que d'autres (Asellotes) colonisaient les eaux douces de l'hémisphère Nord (Birstein, 1951). Une seconde colonisation des eaux douces souterraines se serait produite vers la fin du Crétacé jusqu'au Miocène (Chelazzi *et al.*, 1982). Ce serait le cas des Sphaeromatoïdés réfugiés d'abord dans les eaux saumâtres, puis dans les eaux douces souterraines où certains vivent encore.

La spéciation des *Monolistra*, proches de *Sphaeroma hookeri* (forme actuelle d'eau saumâtre), se serait produite dans la deuxième moitié du Pliocène (Sbordoni *et al.*, 1980). Les stations actuelles des Sphaeromiens cavernicoles jalonnent les dépôts lagunaires des mers oligocènes et les contours des mers miocènes. Les Cirolanoïdés cavernicoles mis en place au Crétacé semblent se répartir sur les rivages de la Mésogée secondaire (la Méditerranée rejoignait alors l'Atlantique à travers le Sahara).

Les caractères primitifs persistent dans tous les sous-ordres d'Isopodes et leur combinaison entre eux rendent l'établissement de leur phylogénie très délicate (Racovitza, 1912). Les comparaisons morphologiques ne permettent pas de conclure que les Phréatoïcidea sont primitifs d'autant plus que les travaux embryologiques les font dériver d'un Cirolanide et qu'ils sont actuellement reconnus par plusieurs auteurs comme des formes très spécialisées (Schram, 1982).

L'Isopode primitif hypothétique ressemblerait à un Cirolanide. Les affinités phylogénétiques sont mises en évidence en utilisant entre autres : la morphologie générale ou celle des appendices, la phanérotaxie, etc. Plusieurs sous-ordres montrent une diminution du nombre de pléonites par fusion entre eux ou avec le telson. Céphalon et péreion sont moins affectés par cette loi de l'intégration. Pour Vandiel (1968), les Isopodes subissent une évolution régressive et simplificatrice au cours de leur histoire.

En fait, l'homogénéité même des Isopodes doit être mise en doute, car s'il est vrai que de nombreux caractères communs permettraient de conclure à leur monophylétisme, les caractères originaux présentés par plusieurs sous-ordres (Anthuridea, Gnathiidea, Phréatoïcidea) entérineraient plutôt la thèse polyphylétique. Certains auteurs les apparentent, parmi les Pécararides, aux Tanaïdacés avec lesquels ils furent d'ailleurs longtemps regroupés, ou les font dériver d'un ancêtre à carapace (Dahl, 1976). D'autres donnent un ancêtre Mysidacé aux Isopodes (Siewing, 1963) ou un ancêtre commun aux Mysidoïdes, Gammaroïdes et Mancoïdes (Watling, 1981).

Les partisans de la polyphylie de la carapace pensent que les Isopodes représentent une condition primitive plutôt qu'une condition dérivée parmi les Pécararides et, actuellement, la plupart acceptent de voir dans les Spelaeogrifhacea une forme proche de ce que devait être l'ancêtre Isopode. Il n'est pas impossible que la radiation des Malacostracés durant le Dévonien moyen trouve une explication parmi les Pécararides dont la radiation pourrait remonter au début du Dévonien.

SYSTÉMATIQUE

Les structures sont très diversifiées dans cet ordre polyphylétique. Quelques-uns des meilleurs carcinologistes proposent diverses classifications générales (Richardson, 1905; Calman, 1909; Hansen, 1916; Monod, 1922, 1923; Hurley *et al.*, 1977; Kussakin, 1969, 1973, 1979; Bowman *et al.*, 1982). Généralement, les sous-ordres se distinguent par le nombre des péréionites libres et les appendices correspondants, la structure des plaques coxales, le degré de fusion des pléonites entre eux ou avec le telson, la position du point d'articulation du sympode uropodal sur le pléotelson et la structure des uropodes. Les taxons inférieurs se caractérisent par la structure des *appendix masculina*, des diverses pièces buccales et, pour les espèces, tout au moins par l'ornementation tégumentaire,

À l'heure actuelle, les auteurs s'accorderaient sur huit sous-ordres : ANTHURIDEA Leach, 1814; ASELOTOTA Latreille, 1803; EPICARIDEA Latreille, 1831; FLABELLIFERA Sars, 1882; GNATHIIDEA Leach, 1814; ONISCIDEA Latreille, 1829; PHREATOICIDEA Stebbing, 1893; VALVIFERA Sars, 1882. Celui des CALABOZOIDEA Van Lieshout, 1983 est créé pour *Calabozoa pellucida* (rivière souterraine et puits au Venezuela). Les Microcerberidae sont intégrés aux Asellota (Wägele, 1981). Pour leur présentation nous suivrons l'ordre écologique à connotation évolutive proposé par Hessler *et al.* (1979). Le parasitisme protélien des Gnathiidés représenterait une tentative avortée de parasitisme moins profond que celui des Épicarides et ils s'incluraient dans une première série d'Isopodes. Peu d'espèces de cette série présentent une protection spéciale des pléopodes branchiaux en dehors des Sphæromatoïdés, nombreux à pratiquer la volvation. Quant aux Valvifères, tous aquatiques, ils possèdent une chambre branchiale pléonale grâce à leurs uropodes operculaires.

Parmi les autres sous-ordres, certains se libèrent du milieu marin (Asellotes), d'autres du milieu aquatique (Oniscidés). Leurs pléopodes branchiaux sont souvent protégés soit par des opercules pléopodaux soit par la volvation.

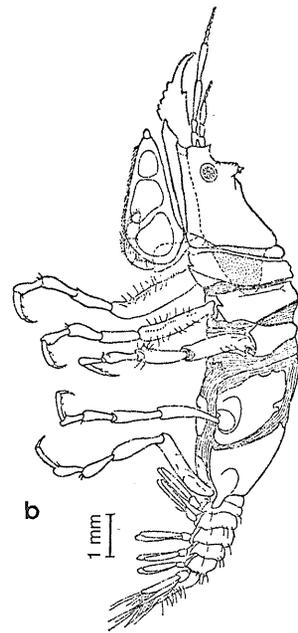
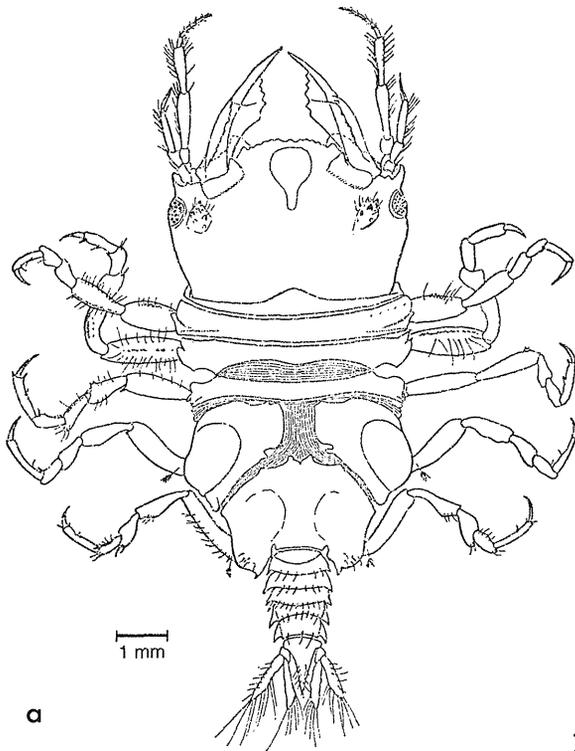
Sur le plan pratique, la clé dichotomique suivante permet de séparer les différents sous-ordres d'Isopodes :

1. Mâles adultes avec 6 péréionites libres et 5 paires de péréiopodes ; mandibules généralement très développées	Gnathiidea
– Adultes généralement avec 7 péréionites libres et 7 péréiopodes	2
2. Uropodes latéraux	3
– Uropodes terminaux ou absents, pléopodes à exopodites lamelliformes	6
3. Uropodes formant, avec le pléotelson, un éventail caudal	4
– Uropodes ne formant pas un éventail caudal avec le pléotelson	5
4. Telson et dernier pléonite fusionnés ou non. Péréionites plus longs que larges. Endopodite uropodal courbé au-dessus du telson (éventail en « calice floral »). Habitus cylindrique	Anthuridea
– Telson et dernier pléonite (au moins) fusionnés. Péréionites plus larges que longs. Uropodes et pléotelson dans un même plan. Compression dorso-ventrale	Flabellifera
5. Uropodes styliformes, locomoteurs ; pléotelson aplati latéralement. Hémisphère Sud	Phreatoicidea
– Uropodes en forme de volets rabattus sur la face ventrale du pléotelson	Valvifera
6. Moins de 5 pléonites libres. Première paire (au moins) de pléopodes operculiforme	Asellota
– 5 pléonites libres	7
7. Pléopodes jamais operculiformes, parfois absents. Formes parasites	Epicaridea
– Pléopodes toujours présents. Formes libres et terrestres	(cf. chap.8) Oniscidea

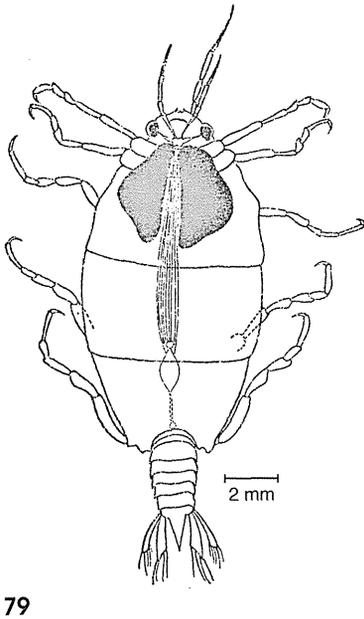
SOUS-ORDRE DES GNATHIIDEA Hansen, 1916

Les Gnathiidés (plus de 100 espèces) forment un groupe homogène dont les espèces sont connues de toutes les mers du globe mais dont les affinités restent encore mal connues. Vers la fin du XIX^e siècle Hesse, Wagner et Dohrn avaient contribué à la compréhension du cycle évolutif très particulier de ces Isopodes aberrants. Mais la magistrale monographie de Monod (1926) sur *Paragnathia formica* reste l'ouvrage de base pour toute étude de la systématique, la morphologie et l'éthologie de ce groupe. Ce sous-ordre ne comprend qu'une seule famille.

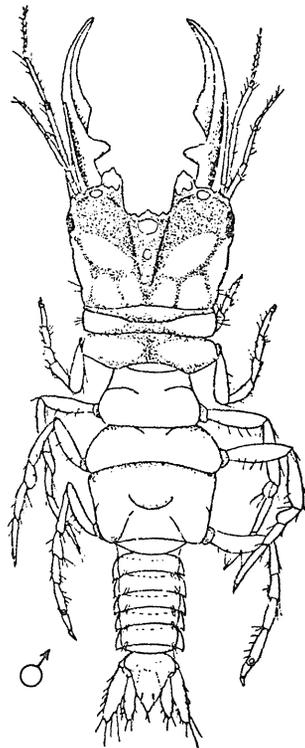
Famille GNATHIIDAE Harger, 1880. — *Akidognathia* Stebbing, 1912, 3 espèces (pour Cohen, 1994 = syn. du suivant); *Bathygnathia* Dolfus, 1901, 5 espèces; *Bythognathia* Camp, 1988; *Elaphognathia* Monod 1926, 11 espèces (fig. 7.80 et 7.81); *Euneognathia* Stebbing, 1893, 1 espèce; *Gnathia* Leach, 1814



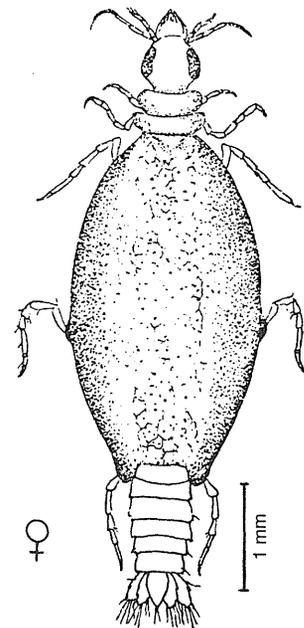
78



79



80



81

Fig. 7.78 et 7.79 — *Gnathia teissieri* mâle en vue dorsale (78a) et en vue latérale (78b), et femelle (79) (d'après CALS, 1972).

Fig. 7.80 et 7.81 — *Elaphognathia bacescui* mâle (80) et femelle (81) (d'après BACESCU, 1960).

(fig. 7.78 et 7.79); *Heterognathia* Amar et Roman, 1973, 1 espèce (pour Wägele, 1986 = syn. *Gnathia*; pour Cohen *et al.*, 1994 = syn. *Caecognathia*); *Paragnathia* Omer-Cooper, 1916, 2 espèces; *Perignathia* Monod, 1922, 2 espèces; *Thaumastognathia* Monod, 1926, 1 espèce. Ces genres se différencient surtout par la morphologie des pylopodes (appendices modifiés du second thoracomère céphalisé). *Thaumastognathia* (1 espèce, circalittorale de Nouvelle-Zélande) à telson arrondi et dépourvu de maxillipède, a des pylopodes tétra-articulés. Les pylopodes de *Paragnathia*, *Bathygnathia*, *Akidognathia* et *Euneognathia* sont penta-articulés, ceux de *Perignathia* triarticulés, ceux de *Gnathia* et *Elaphognathia* bi- ou triarticulés. Les plus primitifs sont ceux d'*Euneognathia* (antarctique, - 180 à - 284 m) : les articles sont presque identiques entre eux.

Gnathia (plus de 70 espèces) se subdivise en deux sections : les Productae (avec ou sans yeux) à ligne frontale développée antérieurement (espèces fréquemment d'eaux profondes et limicoles); les Transversae à ligne frontale plutôt rectiligne (ses espèces sont plutôt infralittorales ou circalittorales et cryptophiles). De nombreuses prospections locales de milieux anfractueux en fournissent un grand nombre (Geldiay *et al.*, 1972; Seed, 1979; Kussakin *et al.*, 1980; Holdich *et al.*, 1980; Nunomura, 1981, 1982...).

Le dimorphisme sexuel est très prononcé et les femelles peuvent être considérées comme des larves progénétiques ayant subi une évolution régressive et simplificatrice. Un Gnathiidé porte seulement cinq paires de péréiopodes d'abord parce que le péréionite I est fusionné au céphalon et se réduit au sclérite tergal (sauf chez *Bathygnathia*). Il portera, chez la larve, une paire d'appendices préhensiles (gnathopodes) et, chez le mâle et la femelle, une paire de pylopodes. Ensuite le péréionite VII étroit, est dépourvu d'appendice et ressemble aux pléonites. Pléon et pléotelson, très étroits, ont une structure flabellifère.

Les pièces buccales de la pranize (Cals, 1978) présentent des pièces impaires et des appendices pairs normaux (fig. 7.6) auxquels s'ajoutent les gnathopodes, péréiopodes modifiés du second thoracomère fusionné au céphalon, mais les maxilles sont atrophiées (comme chez l'adulte) et ont longtemps été confondues avec les paragnathes de l'hypostome. Ces dispositifs stomodéo-appendiculaires participent à la fixation sur l'hôte, à la perforation de ses téguments et à la succion de ses liquides.

Les adultes ne se nourrissent pas. Les adultes mâles n'ont pas de maxillules et leurs mandibules, leurs maxillipèdes (fig. 7.29) et leurs pylopodes (fig. 7.30) (homologues des gnathopodes praniziens) présentent un fort dimorphisme sexuel : les mandibules de la femelle sont vestigiales (parfois absentes), celles du mâle ressemblent à des forceps frontaux dont les téguments sont très sclérotinisés. Le développement parallèle des muscles mandibulaires induit l'hypertélie céphalique qui confère aux mâles une analogie indéniable avec certains Insectes (soldats du Terme *Eutermes*; mâle du Coléoptère *Lucanus*) mais dont la signification est obscure (Monod, 1922). Les adultes possèdent une paire de maxillipèdes à volumineux basipodite musculéux et palpe tétra-articulé : le plus primitif serait celui de *Paragnathia* qui possède un petit coxopodite libre. Leurs fonctions sont variées (alimentation, respiration...). Chez la majorité des femelles (celles de *Paragnathia* en sont dépourvues) ils sont considérés comme homologues d'un oostégite à cause de leur grande lame coxale. Les pylopodes sont operculiformes et protègent les appendices inclus dans la fosse infracéphalique. Le dimorphisme sexuel les marque fortement : ceux des femelles conservent généralement la forme d'un appendice articulé et portent un oostégite basal (absent chez la femelle de *Paragnathia*).

Au cours de leur cycle biologique, qui correspond à une « hypermétamorphose accompagnée de parasitisme protélien » (Monod, 1926), les Gnathiidés passent par plusieurs étapes éthologiquement et morphologiquement différentes. Pendant la période de dissémination (août-septembre) les larves primaires, libres et semblables à de jeunes Isopodes, se dispersent à la recherche d'un poisson-hôte, dont l'espèce leur importe peu. Grutter (1996) observe que l'intervention du « poisson nettoyeur » est indispensable pour sauvegarder le poisson-hôte de ces abondantes pranizes qui se fixent dans les régions où les vaisseaux sanguins sont très accessibles. Cela explique leur intervention dans le cycle des Protozoaires Hémogrégarines infestant les poissons (Davies, 1982). Quand les réserves de la pranize sont suffisantes, intervient la période de reproduction débutant par la vie benthique de la larve détachée de son hôte et par la seule mue postembryonnaire de son cycle, mue qui la transforme en adulte au printemps (sex ratio favorable aux femelles : Amanieu, 1963). Les pranizes sont souvent colorées, grâce aux substances ingérées et sont soit du « type jaune » (sang ingéré totalement) soit du « type vert » (si le plasma seul est ingéré avec une partie des tissus colorés de l'hôte) (Mouchet, 1928).

SOUS-ORDRE DES FLABELLIFERA Sars, 1882

Ce sous-ordre, très vaste, est très homogène. Les coxopodites des péréiopodes sont développés et totalement ou partiellement fusionnés aux péréionites. Leur corps est fusiforme ou ovoïde et plus ou moins aplati. Les pédoncules antennaires ont 5 ou 6 articles. Les processus molaires sont réduits ou modifiés. Trois groupes s'opposent par leur pléotelson et leurs uropodes (tab. 7.I).

Tableau 7.1 — Les super-familles de FLABELLIFERA.

Caractères	CIROLANOIDEA	SPHAEROMATOIDEA	SEROLOIDEA
Péréionites	7 visibles		6 visibles
Pléon	5 pléonites libres	2 à 5 pléonites fusionnés	3 à 5 pléonites libres
Pléotelson	1 pléonite (6 ^e) fusionné au telson	grand pléotelson	

Super-famille des CIROLANOIDEA Dana, 1853

Les espèces actuelles offrent de nombreux caractères paléogéniques (Racovitza, 1912). À l'origine carnassiers, marins et benthiques, ils envahissent secondairement d'autres domaines grâce à des acquisitions éthologiques, physiologiques puis morphologiques. Ils sont pélagiques, benthiques littoraux ou bathyaux, vivent dans les eaux douces ou saumâtres, parfois dans les eaux souterraines. Les psammophiles sont aussi nombreux que les cryptophiles. Ils sont connus pour résister au jeûne, ce que confirment Wong *et al.* (1995) sur *Natatolana borealis*, et s'orientent vers des formes aux habitudes prédatrices puis parasitaires de plus en plus marquées. Leurs téguments sont exceptionnellement ornés de développements cuticulaires ou de soies. Quelques rares cas sont signalés de céphalon fusionné avec le péréionite I (*Ceratolana*) ou de pléopodes operculiformes (*Calyptolana*, *Conilera*, *Oncilorpheus*). Cette grande uniformité morphologique est complétée par un très faible dimorphisme sexuel. Les Cirolanoïdés se divisent au moins en 7 familles : AEGIDAE Leach, 1815 ; ANUROPODIDAE Stebbing, 1893 ; CIROLANIDAE Dana, 1853 ; CORALLANIDAE Hansen, 1890 ; CYMOTHOIDAE Dana, 1852 ; LIMNORIIDAE Dana, 1853 ; PHORATOPODIDAE Hale, 1925 auxquelles s'ajoutent des familles dont la validité est discutée (comme celle des EXCORALLANIDAE Stebbing, 1904) ou récemment créées (KEUPHYLIIDAE Bruce, 1980 ; PROTOGNATHIIDAE Wägele et Brandt 1988 pour *Cirolana bathypelagica* et TRIDENTELLIDAE Bruce, 1984 qui isole *Tridentella*). Ces diverses familles se distinguent entre autres par leurs uropodes, leurs maxillipèdes, leurs mandibules et, au moins, par leur éthologie. Les Limnoriidés à uropodites externes plus ou moins rudimentaires s'opposent aux autres groupes à uropodites normalement développés : ces uropodites sont identiques aux pléopodes chez les Anuropodidés. Parmi ceux dont le régime carnivore est très prononcé (Ægidés) ou qui sont parasites de Poissons (Cymothoïdés), les palpes des maxillipèdes entourent le cône buccal et sont armés de crochets courbes ce qui les oppose à ceux des Corallanidés et des Cirolanidés à palpe maxillipédial, libre, sétifère.

Famille AEGIDAE. — Longtemps intégrée à celle des Cymothoïdés parce que les espèces étaient fixées à des Poissons (Requins, Raies...) pris dans des filets, elle s'en distingue au moins par les hampes et les flagelles de leurs antennes et antennules. Corps toujours symétrique à uropodites larges et plats. Armés pour un régime carnivore, ces animaux massifs (20 à 40 mm), dont les mâles sont plus petits que les femelles, ont généralement de grands yeux ventraux et de grands yeux dorsaux (soit séparés, soit confluant largement)¹. Cette famille compte au moins 4 genres (*Aega* Leach, 1815 ; *Alitropus* H. Milne Edwards, 1840 ; *Rocinela* Leach, 1818 ; *Syscenus* Harger, 1880) mais elle pose encore de nombreux problèmes de nomenclature (Bruce, 1983 ; Brusca *et al.*, 1985).

Famille ANUROPIDAE. — Monogénérique. *Anuropus* Beddard, 1886 (8 espèces), aveugle, se répartit essentiellement autour de l'océan Pacifique. Il figure parmi les grands Isopodes (*A. sanguineus*, Japon, 112 mm). Pléopodes vésiculeux asétifères, de même que les uropodes. Benthiques d'eau relativement profonde, fréquemment trouvés dans les contenus stomacaux de divers oiseaux de mer, les *Anuropus* pourraient être bathypélagiques (Menziés *et al.*, 1958 ; Barham *et al.*, 1969 ; Lincoln *et al.*, 1973 ; Nuno-mura *et al.*, 1983).

Famille CIROLANIDAE. — Numériquement importante (35 genres). Dans la distinction des groupes (Racovitza, 1912) (Bathynominae, Cirolaninae, Colopisthinae, Eurydicinae, Faucheriinae, Gnatholaninae, Hansenolaninae) (Monod, 1930, 1972) interviennent la segmentation du pléotelson, l'articulation des pléopodites et de leurs soies marginales.

Les Bathynominiés (4 genres, 14 espèces), célèbres par la taille de *Bathynomus giganteus* (150 à 360 mm) (fig. 7.82) regroupent des animaux à modes de vie très différents : *Bathynomus* A. Milne-Edwards, 1879 et *Parabathynomus* Barnard, 1924, marins et bathyaux ; *Sphaeromides* Dollfus, 1898 et

1. Hale signale que la « lucky stone » des pêcheurs est le contenu stomacal d'*Aega psora*.

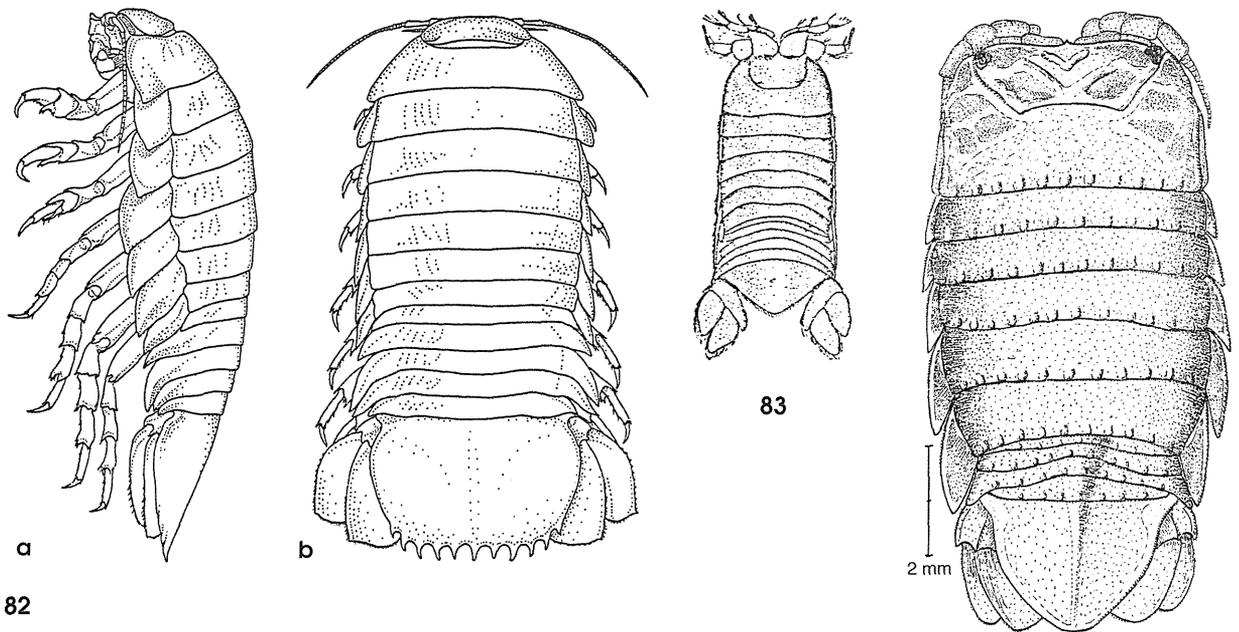
Skotobaena Ferrara et Monod, 1972, cavernicoles. Les *Bathynomus* (6 espèces, Monod, 1973) se différencient entre eux par le nombre et la disposition des indentations pléotelsoniques postérieures et ont des branchies localisées sur l'endopodite des pléopodes contrairement à celles de *Parabathynomus natalensis* fixées à la base des exopodites et sur le bord externe du sympode. *B. giganteus* est un excellent animal de démonstration et d'études anatomiques (Lloyd, 1908; Shih, 1972; Holdich *et al.*, 1972). *Skotobaena morteni* (rivière souterraine d'Ethiopie méridionale) au corps tomenteux et éruciforme, peut se rouler en boule. Il ne nage pas ou peu. Comme *Sphaeromides raymondi* (affluent souterrain de l'Ardèche), ses uropodes sont peu minéralisés et leurs exopodites très courts. Chez *Sphaeromides*, le dimorphisme sexuel ne se traduit que par une différence de taille (femelle 24 mm, mâle 18 mm) et par un maxillipède porteur de 3 expansions lamelleuses sympodales (chez la femelle ovigère), comme chez *Bathynomus*.

Les Cirolaninés sont un groupe important par leur diversité spécifique et leurs divers modes de vie. Le dimorphisme sexuel est faible. Carnivores ou charognards, leur grande voracité rend leur capture facile (Wong *et al.*, 1996). Certains genres regroupent des espèces d'eaux marines et d'eaux douces ou saumâtres (*Arubolana* Botoseanu et Stock, 1979; *Bahalana* Carpenter, 1981; *Bermudalana* Bowman et Iliffe, 1983; *Calyptolana* Bruce, 1985; *Cirolana* Leach, 1818; *Conilera* Leach, 1818; *Eurylana* Jansen, 1978; *Haitilana* Notenboom, 1981; *Natatlana* Bruce, 1981; *Neocirolana* Hale, 1925; *Orpheolana* Bruce, 1981; *Politolana* Bruce, 1981; *Pseudolana* Bruce, 1979; *Pseudaega* Thomson, 1883). La plupart des *Cirolana* (40 espèces, 10 à 20 mm) se distinguent entre eux par leur frontal lamina large ou étroit (Hansen, 1905; Monod, 1930; Nierstrasz, 1931; Bruce, 1981). Ils habitent généralement des sédiments sableux plus ou moins vaseux (*Limicola* Bruce, 1986), s'observent parmi les tentacules de Polychètes (*C. latistylis*), sont tubicoles (*C. incisicauda*) ou vivent parmi les coraux morts (*C. pleonastica*), tous lieux d'alimentation. Leur grande mobilité est attestée par les espèces dont les collectes ont été suffisamment nombreuses pour les signaler de -3 m à -35 m (*C. canaliculata*) ou même de -3 m à -180 m (*C. pleonastica*). Les *Natatlana* (30 espèces, 8 mm à 45 mm) sont rarement signalés dans la zone littorale (*N. natalensis*); le plus grand nombre vit dans l'étage circalittoral et ses alentours : *N. borealis* caractérise, en Méditerranée, la biocénose des «sables grossiers et des fins graviers sous l'influence des courants de fonds» (SGCF) (Picard, 1963) mais est connue de -55 m à -1 478 m. *Conilera cylindracea* (première paire de pléopodes operculiformes et sympode uropodal long) caractérise les fonds détritiques côtiers (-60 m à -300 m). Pour ce genre, Kensley (1989) crée les Conilerinae. *Eurylana*, proche de *Pseudolana* (Bruce, 1979; Jansen, 1980) vit près des estuaires du Queensland sur des plages de mode battu (*E. robusta*, 27 mm). *Orpheolana* (côtes chiliennes) loge dans du sable très grossier à -25 m. *Pseudaega* (6 mm en moyenne) (antenne plus grande que l'antenne) possède de longs appendix masculina. Près des estuaires néo-zélandais, il remplace *Eurydice* des plages de l'hémisphère Nord. *Neocirolana* combine des caractères de *Conilorpheus* et d'*Hansenolana*; dépourvues d'appendix genitalia, les 4 espèces sont d'Australie, de Nouvelle-Zélande et des Philippines (-11 m et -50 m) (Holdich *et al.*, 1981).

D'autres Cirolaninés sont troglobies et se nourrissent naturellement de Poissons, d'Arthropodes ou d'Annélides. Ils sont dépigmentés et aveugles : *Anopsilana* Paulian et Delamare-Deboutteville, 1956; *Antrolana* Bowman, 1964; *Cirolanides* Bénédicte, 1896; *Haptolana* Bowman, 1966; *Mexilana* Bowman, 1975; *Speocirolana* Bolivar et Pieltain, 1950; *Troglocirolana* Rioja, 1957; *Turcolana* Argano et Pesce 1980; *Typhlocirolana* Racovitza, 1905. *Haptolana* (13 mm, Cuba, corps lourd et telson linguiforme) a tous ses périopodes préhensiles alors que chez *Troglocirolana* (7 mm, Cuba), seule la première paire l'est; chez *Speocirolana* (25-30 mm, Mexique), ce sont les trois premières paires. Ce dernier genre compte 3 espèces (dont *S. stygia*), toutes de grande taille (25-30 mm) et toutes issus d'ancêtres marins (Bowman, 1971). *Typhlocirolana* (10 espèces), (circum-méditerranéen des eaux douces continentales, Strouhal, 1961), à corps long et étroit (Racovitza, 1912), est incapable de volvation, enroulement que pratique *Turcolana* (5 mm) (Argano *et al.*, 1980). À ces genres s'ajoute le fossile *Creasierella* (Rioja, 1953) (18 mm) qui devait vivre dans des eaux communiquant avec la mer pendant l'Ère Cénozoïque.

Le seul genre de Colopisthiné, *Colopisthus* (Richardson, 1905; Racovitza, 1912; Monod, 1912), a un pléon non métamérisé et un large pléotelson caréné. *C. parvus*, jaune vif à taches brunes, vit aux Bermudes parmi les algues Corallinacées.

Les Eurydicinés comptent 6 genres (40 espèces) : *Eurydice* Leach 1815; *Pelagonice* Soika, 1955; *Pontogeloides* Barnard, 1914; *Pontogelos* Stebbing 1910, et sans doute *Annina* Budde-Lund 1908 (Jones, 1983), seul genre d'Eurydiciné à dimorphisme sexuel très marqué : les mâles des 3 espèces d'*Annina*, toutes euryhalines (fig. 7.86) (océan Indien), portent des cornes plus ou moins grandes sur le premier ou les deux premiers périopodes (Ahmed, 1971; Monod, 1968). Il y aurait ovoviviparité (Bowman, 1971) et Messana (1984) propose d'intégrer à ce groupe les *Exciorolana*, genre voisin, ovovivipares. Par ailleurs, Bruce (1980) joindrait les genres *Pseudolana* et *Pseudaega* à cette sous-famille. Plusieurs Eurydicinés se distinguent entre eux par le nombre et la disposition des soies plumeuses et des

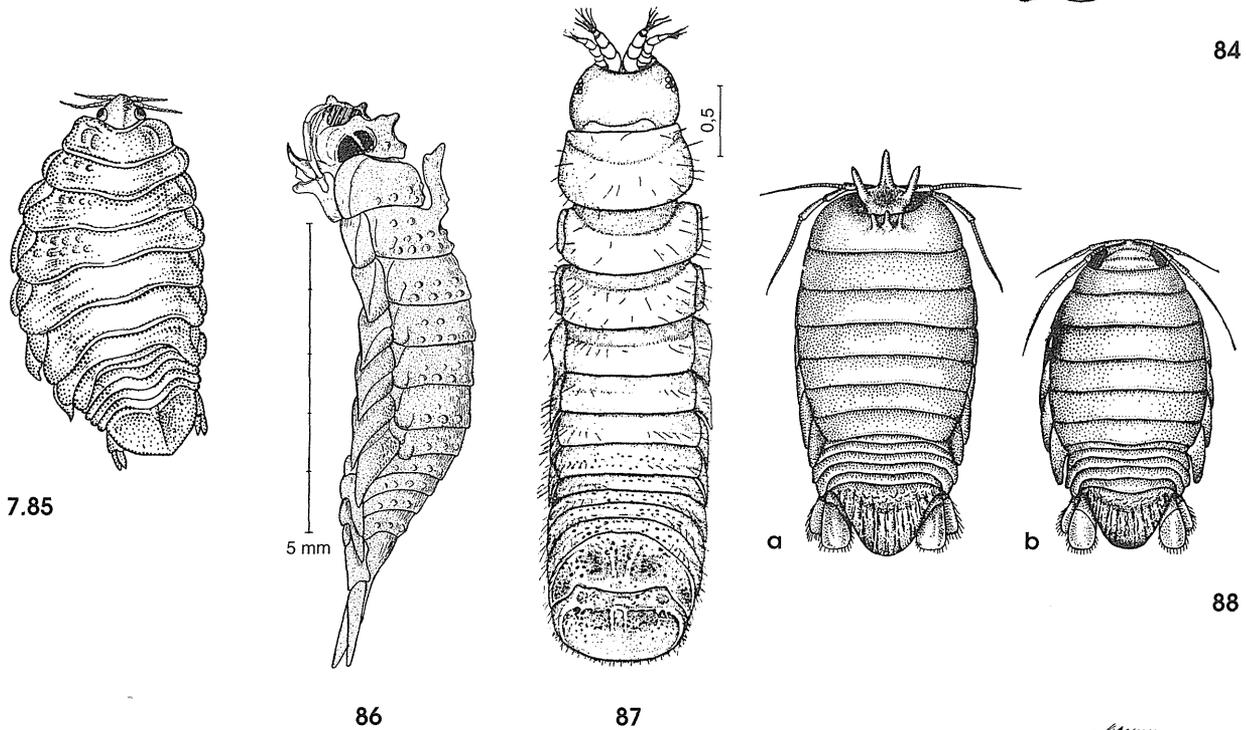


82

83

2 mm

84



7.85

5 mm

0.5

a

b

88

86

87

Fig. 7.82 — *Bathynomus giganteus* en vue latérale (a) et en vue dorsale (b) montrant les yeux ventraux (d'après HESSLER, 1969).

Fig. 7.83 — *Phoratopus remex* (d'après HALE, 1925).

Fig. 7.84 — *Hansenolana anisopous* (d'après MONOD, 1971).

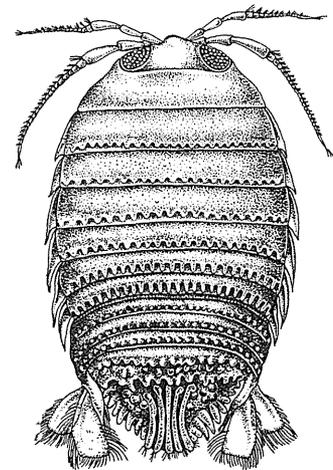
Fig. 7.85 — *Lironeca sinuata* (d'après KUSSAKIN, 1979).

Fig. 7.86 — *Annina lacustris* mâle (d'après MONOD, 1968).

Fig. 7.87 — *Phycolimmoria algarum* (d'après MENZIES, 1957).

Fig. 7.88 — *Tridentella cornuta* mâle (a) et femelle (b) (d'après KUSSAKIN, 1979).

Fig. 7.89 — *Tridentella sculpturata* (d'après KUSSAKIN, 1979).



89

épines pléotelsoniques. Chez certains, ces épines sont mobiles (*Eurydice*) et immobiles chez d'autres (*Pelagonice*) (Soika, 1955). D'une façon générale, les *Pelagonice* sont pélagiques mais les *Eurydice*, généralement benthiques intertidales sont extrêmement mobiles et migrent aisément (Bellan-Santini *et al.*, 1984) et leurs populations sont parfois très abondantes. Certaines mangent des Polychètes et d'autres peut-être (*E. barnardi*) des Nématodes (Bruce *et al.*, 1996). *Pontogelos aselgokeros* (7 mm), à pléon aussi long que le péréion, pêché au large de l'île Maurice, a des antennules beaucoup plus longues (90 articles) que les antennes.

Le seul Fauchériiné, *Faucheria faucheri*, capable de volvation, a un pléon totalement soudé au pléotelson, (vestiges latéro-ventraux des pléonites 1 à 4) : aveugle et de petite taille (3 à 4 mm), il n'a ni organe céphalique dorsal, ni organe propodial, mais l'organe dactylien de ses péréiopodes 1 à 3 est très développé (Racovitza, 1912). Sans dimorphisme sexuel, marchant plutôt que nageant, il vit à faible profondeur (- 3 à - 5 m) dans les eaux souterraines du Gard (Bertrand, 1974; Bouet *et al.*, 1992; Botoseanu *et al.*, 1993).

Gnatholana mandibularis Barnard, 1920, à l'origine seul représentant des Gnatholaninés avec d'énormes mandibules développées en forceps (Barnard, 1958), vit parmi les algues circalittorales (côtes sud-africaines). D'après Bruce (1981), le genre *Cartetolana* créé pour *Cirolana lineata* Hale, 1925 ferait partie de cette sous-famille.

Les Hansélonaninés (20 espèces) manquent d'homogénéité car leurs genres actuels (*Conilorpheus*, *Hansenolana*, *Metacirolana*, *Saharolana*) ont des affinités entre eux comme avec d'autres Cirolanidés. *Hansenolana anisopous* (fig. 7.84), seule espèce du genre, trapue (10 mm sur 5 mm) et colorée, vit en Nouvelle-Calédonie, (Monod, 1971), réfugiée sous les galets supralittoraux. *Conilorpheus* (6 à 10 mm) combine des caractères de *Conilera* et d'*Eurydice*. Corps cylindrique à pléon très court. Au Sri Lanka ou sur les côtes sud-africaines, ils vivent à plusieurs mètres de profondeur mais ne vont pas au-delà de l'étage circalittoral. *Metacirolana* (15 espèces), à frontal lamina dilatée antérieurement et clypéus triangulaire projeté en relief, a des espèces d'assez petite taille (2 à 5 mm), qui font l'objet de discussions (*M. japonica*, *M. hanseni*, *M. sphaeromiformis*) (Racovitza, 1912; Monod, 1930; Nierstrasz, 1931). Elles sont souvent cryptophiles (récifs) ou commensales de Mollusques (Menzies *et al.*, 1968) grâce à leur corps squamiforme (*M. japonica* pélagique et benthique, nord de la Nouvelle-Zélande). À ces Hansélonaninés marins s'oppose *Saharolana seurati* Monod, 1930, vivant sous les pierres d'un ruisseau tunisien peu profond.

Famille CORALLANIDAE. — Ils se différencient entre eux par leurs mandibules (à moitiés distales étroites plus ou moins cachées par la lèvre supérieure et tournées vers l'intérieur) et leurs maxillules. Maxillipèdes falciformes à palpe libre et sans crochets terminaux, dépourvus d'endites. Aux genres *Alcirona* Hansen, 1890; *Argathona* Stebbing, 1905; *Austroargathona* Riek, 1953; *Corallana* Dana, 1852; *Lanocira* Hansen, 1890; *Tachaea* Schioedte et Meinert, 1879; s'ajoute *Excorallana* Stebbing, 1904 dont le statut systématique de la famille a longtemps été discuté (Monod, 1969; Bruce *et al.*, 1982).

Famille CYMOTHOIDAE. — Hampes et flagelles des antennes et antennules mal définis. Corps souvent déformé, à uropodites aigus. Taille parfois importante (10 à 60 mm). Tous parasites, dépendant davantage de leurs hôtes que les Ægidés. Quelques-uns ont une grande importance économique car ils parasitent des poissons consommés par l'homme et entravent leur développement pondéral (Siervers *et al.*, 1996). Les sous-familles (40 genres) sont : Anilocrinae Schioedte et Meinert, 1881; Ceratothoinae Schioedte et Meinert, 1883; Cymothoinae Schioedte et Meinert, 1884; Lironecinae Schioedte et Meinert, 1884; Saophrinae Schioedte et Meinert, 1883. Les espèces (près de 300) manifestent toutes une plus ou moins grande spécificité parasitaire envers leurs hôtes marins ou dulçaquicoles (Trilles, 1976; Brusca, 1981; Thatcher, 1995). Ectoparasites fixés sur le corps ou dans les cavités buccales (langue ou plafond buccal) ou branchiales des poissons. Certains (*Ourozeuktes*, *Ichtyoxenus*...) sont « pseudo-encapsulés », à l'abri d'une sorte de kyste fibreux dont la femelle ne peut plus se libérer (Trilles, 1968). Hématophages, ils sécrètent un facteur anticoagulant fabriqué par leurs glandes latéro-œsophagiennes (Romestand *et al.*, 1976). Leurs pièces buccales effilées et jointives (« cône buccal » perforateur et aspirateur) sont étroitement appliquées à la peau de l'hôte grâce à leur céphalon très plat et leurs trois premières paires de péréiopodes courts et crochus. Le reste de leur corps est solidement amarré par les mêmes ongles aigus, semi-circulaires, des péréiopodes postérieurs. Durant leur cycle biologique ils passent par un stade de vie libre puis se fixent définitivement. Leurs pléopodes deviennent généralement asétifères. Leur corps grandit et se déforme chez les parasites buccaux (*Meinertia*) alors que les parasites branchiaux deviennent asymétriques (fig. 7.85). L'hermaphroditisme protandre se substitue au gonochorisme et l'inversion sexuelle intervient par l'intermédiaire d'un stade de transition ou au cours d'une mue ordinaire (Trilles, 1969). Ils induisent, chez leurs hôtes, diverses conséquences : anémie, splénomégalie, dégénérescence de la langue, arrêt de la croissance... (Romestand, 1979).

Famille KEUPHYLIIDAE. — Monogénérique et monospécifique (mer de Corail). *Keuphyllia nodosa* (2,8 mm) a un corps squamiforme orné d'uropodites unguiformes rappelant ceux des Limnoriidés.

Famille LIMNORIIDAE. — Elle compte 4 genres (tab. 7.II) : *Limnoria* Leach, 1813; *Lynseia* Poore, 1987; *Paralimnoria* Menzies, 1957; *Phycolimnoria* Menzies, 1957. Les *Limnoria* (15 espèces) et l'unique *Paralimnoria* (*P. andrewsi*), cosmopolite pantropicale (2,7 mm), creusent des galeries dans les bois immergés. *Limnoria lignorum* préoccupe l'homme depuis longtemps (Zachary *et al.*, 1983) par ses dégâts. Les *Phycolimnoria* (11 espèces) de 2 à 8 mm (fig. 7.87) creusent les tissus âgés des crampons d'algues. Les *Lynseia* creusent les feuilles de *Posidonia* au-dessous de l'épiderme (Brearley *et al.* (1995).

Tableau 7.II — Les genres de LIMNORIIDAE.

Caractères	<i>Limnoria</i>	<i>Paralimnoria</i>	<i>Phycolimnoria</i>
Écaille réduite sur l'antennule	Présente	Présente	Présente ou absente
Mandibules (différences entre droite et gauche)	Avec processus inciseur Râpe et sillons		Pas de processus inciseur pas de râpe
Uropodes : Exopodites	courts, avec griffe apicale (g. a.)	longs, avec g. a.	courts, avec g. a.
Endopodites	longs et tronqués		longs et tronqués

Famille PHORATOPODIDAE. — Ils se distinguent des Cirolanidés (Hale, 1925) par leurs péréiopodes 1 préhensiles et leurs 4 dernières paires de péréiopodes aplatis en forme de rame : *Phoratosus remex* psammophile (20 mm) (fig. 7.83), seule espèce de l'unique genre, draguée par – 79 m de fond, est aveugle et a de courtes antennes. Bruce (1981) la rapprocherait des Valvifera Macrochiridoteinae.

Famille TRIDENTELLIDAE. — Intermédiaire entre les Corallanidés et les Ægidés (Bruce, 1984), monogénérique (*Tridentella* Richardson, 1905, 8 espèces) (fig. 7.88 et 7.89). Espèces infralittorales pour la plupart (océan Pacifique).

Super-famille des SPHAEROMATOIDEA H. Milne Edwards, 1840

Actuellement, le groupe des Sphaeromatoïdés (tab. 7.III) (que Wägele, 1989 élève au rang de sous-ordre) ne devrait compter que la famille Sphaeromatidae (H. Milne Edwards, 1840) car les Plakarthriidae Richardson, 1904, dont les caractères ont été mis en évidence par Hansen (1905) et Tattersall (1921), n'auraient été inclus dans les Sphaeromatoidea que sur la base de convergences morphologiques et ils auraient un ancêtre Séroloïdé (Wilson *et al.*, 1976). Bruce (1995) explique l'homoplasie de certains de leurs caractères pour mieux expliciter leur phylogénie.

Tableau 7.III — Les familles de SPHAEROMATOIDEA.

Caractères	PLAKARTHRIIDAE	SPHAEROMATIDAE
Pléonites et pléotelson	Fusion totale en un seul pléotelson à échancrure terminale (2 à 3 paires de sutures vestigiales)	5 pléonites plus ou moins fusionnés (sutures vestigiales) et 1 pléotelson avec ou sans échancrure terminale (exception : <i>Caecosphaeroma</i> fusion totale)
Endopodite uropodal	Non fusionné au sympode	Fusionné au sympode (ou absent)
Coxopodite des péréiopodes 1 et péréionite I	Non fusionnés	Fusionnés en plaques coxales (sutures visibles sur les péréionites II à VII)
Rétinacles sur l'endite maxillipédial	Aucun	1 ou plusieurs paires

Famille PLAKARTHRIIDAE. — Monogénérique, elle ne compte que deux espèces marines au corps squamiforme discoïdal : *Plakarthrium typicum*, (cap nord de la Nouvelle-Zélande) et *P. punctatissimum*

(fig. 7.92) littoral (ouest de la péninsule Antarctique), qui vivent parmi les algues infralittorales. L'élargissement de leur corps est dû aux articles antennulaires aplatis 1 et 2, à l'article 4 antennaire, aux coxopodites des périopodes 1 à 5 et aux bords postérieurs des uropodites, développés horizontalement.

Famille SPHAEROMATIDAE. — Morphologiquement, les Sphaeromatidés sont les plus nombreux et les plus variés des Flabellifères. Au début du XIX^e siècle Latreille leur attribue le nom de « *Sphaeroma* » du nom de l'animal découvert, enroulé sur lui-même, ce dont la majorité des Sphaeromatidés sont capables. Le dimorphisme sexuel est souvent présent et souvent spectaculaire et la distinction des espèces ne devrait se faire que sur les mâles. Leurs mandibules, larges (au moins à la base) ou étroites, portent (ou non) un palpe triarticulé; leur processus molaire normalement développé, peut être absent (*Ancinus*); les pièces buccales des femelles ovigères sont souvent modifiées; les appendix masculina pas toujours fixés au milieu du bord interne de l'endopodite du pléopode 2. L'incubation de la ponte peut se faire soit dans un marsupium soit dans des poches internes.

Comme Hansen (1905), les auteurs actuels considèrent que cette famille se subdivise en au moins trois sous-familles. Cependant, ils remplacent les termes Hémibranchiatés, Eubranchiatés et Platybranchiatés respectivement par *CASSIDININAE* Iverson, 1982; *DYNAMENINAE* Bowman, 1981 et *SPHAEROMATINAE* H. Milne Edwards, 1840, auxquelles s'ajoutent les *ANCININAE* Tattersall, 1905 et les *TECTICIPITINAE* Iverson, 1982, que d'ailleurs Bruce (1993) élève au rang de familles. Elles se différencient par la structure de leurs pléopodes (tab. 7.IV) : de la première à la quatrième paire, au plus, ils sont natatoires et les quatrième et cinquième paire, au plus, sont respiratoires.

Tableau 7.IV — Les caractéristiques des 5 paires de pléopodes dans les sous-familles de SPHAEROMATIDAE.

Caractères	ANCININAE		TECTICIPITINAE		CASSIDININAE		DYNAMENINAE		SPHAEROMATINAE	
	Exopodite	Endopodite	Exopodite	Endopodite	Exopodite	Endopodite	Exopodite	Endopodite	Exopodite	Endopodite
Pléopode 1		 absent chez <i>Ancinus</i>		 large		étroit		large		 large
Pléopode 2		 Operculé chez <i>Ancinus</i>				non operculé				
Pléopode 3		 biarticulé ou indivis								
Pléopode 4										
Pléopode 5							 ou segmentation incomplète			
<p>↑ axe de symétrie ○ faible protubérance ● forte protubérance écaillée</p> <p> pléopodite indivis biarticulation complète segmentation incomplète</p> <p> épaissements plissés soies apicales denses et longues</p>										

Les mâles des Ancininés, comme ceux des Tecticipitinés, ont deux premières paires de péréiopodes préhensiles (première paire chez les femelles). Les deux genres d'Ancininés (*Ancinus* : H. Milne Edwards, 1840 et *Bathycopea* : Tattersall, 1905) (fig. 7.90), dont les uropodes sont uniramés, s'opposent en de nombreux points : seul *Ancinus* présente une fusion médiane, donc partielle, du péréionite I avec le céphalon, deux lobes maxillaires, des épimères orientés ventralement, une suture latérale sur le premier pléonite, pas d'endopodite sur le pléopode 1, un exopodite indivis sur le pléopode 3 et, enfin, un sympode uropodal étroit (Kussakin, 1979; Menzies *et al.*, 1959). Glynn *et al.*, 1974, profitant d'un abondant matériel, estime qu'*Ancinus* regroupe au moins 4 espèces. Elles présentent un polymorphisme chromatique intéressant (couleur dominante homochrome du sable grossier dans lequel elles vivent : *A. brasiliensis* présente 10 types de coloration). Toutes infralittorales : la plus profonde, *A. granulatus* (côtes californiennes sud), ne va pas au-delà de - 10 m.

Les Cassidininiés (22 genres, 5 espèces) sont de taille petite ou moyenne (*Gnorimosphaeroma noblei*, 2,9 mm, intertidal californien) (Menzies, 1954). Parmi les plus grands figure *Chitonopsis spatulifrons* (13 mm, circalittorale néo-zélandaise). Une moitié des genres (les Cassidinini Hansen, 1905, à péréio-

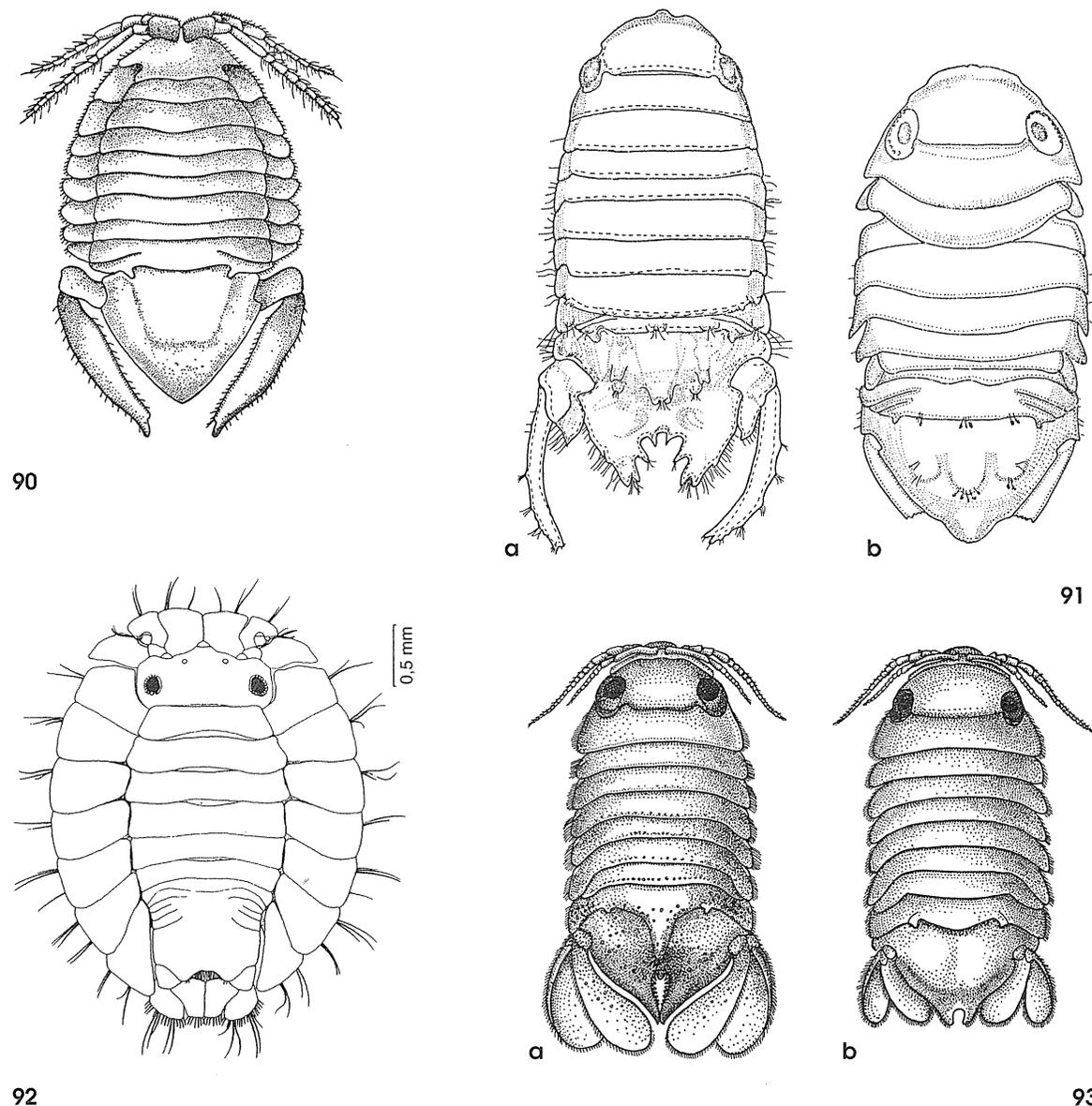


Fig. 7.90 — *Bathycopea typhlops* (d'après OMER-COOPER, RAWSON, 1934).

Fig. 7.91 — *Paracerceis caudata* mâle (a) et femelle (b) (d'après MENZIES *et al.*, 1968).

Fig. 7.92 — *Plakarthrium punctatissimum* mâle (d'après WILSON *et al.*, 1976).

Fig. 7.93 — *Dynoides dentisinus* mâle (a) et femelle (b) (d'après KUSSAKIN, 1979).

podes non préhensiles : *Cassidina* H. Milne Edwards, 1840, *Cassinidea* Hansen, 1905, *Chitonopsis* Whitelegge, 1902, *Dies* Barnard, 1951 qui serait un *Cassinidea* pour Bruce, 1994, *Leptosphaeroma* Hilgendorf, 1885, *Paracassidina* Baker, 1911, *Paraleptosphaeroma* Buss et Iverson, 1981, *Platysphaera* Holdich et Harrison, 1981 (fig. 7.94), *Stathmos* Barnard, 1940, *Syncassidina* Baker, 1928...) a un corps squamiforme, frangé de courtes soies plus ou moins denses, élargi par aplatissement des articles antennulaires 1 et 2, des plaques coxales des péréiopodes 1 à 4, des bords latéraux du pléon et des uropodites. Dimorphisme sexuel très faible. Femelle ovigère (pièces buccales non modifiées) avec parfois des lamelles marsupiales (*Chitonopsis*). Sinon, ou si ces lamelles sont très réduites, les œufs se développent dans des poches (Holdich *et al.*, 1981). Ces genres se différencient par leur épistome qui peut être très court (*Paraleptosphaeroma*), élargi en plateau (*Cassinidea*) ou très prolongé antérieurement (*Chitonopsis*) par les articles proximaux antennulaires, par la forme de l'article 5 du palpe maxillipédial et par l'indivision ou non de l'exopodite du pléopode 3. L'autre moitié des genres (les Monolistrini, à tergites plus ou moins voûtés) peut s'enrouler plus ou moins parfaitement. Les cavernicoles, dépigmentés et aveugles ont une seule paire de péréiopodes (P2) préhensile chez le mâle. Les œufs se développent dans un marsupium fermé par de grands oostégites. Uropodite normal (*Monolistra* Gerstaecker, 1956, *Caecosphaeroma* Dollfus, 1896). Les genres épigés, à yeux développés et péréiopodes ambulatoires (*Anoplocopea* Racovitza, 1908; *Campecopea* Leach, 1814; *Cymodetta* Bowman et Kuhne, 1974; *Dynameniscus* Richardson, 1905; *Exosphaeroides* Holdich et Harrison, 1983; *Gnorimosphaeroma* Menzies, 1954; *Parasphaeroma* Stebbing, 1910) ont un pléotelson échancré. Femelles ovigères avec larges oostégites et, parfois, poches internes. Certaines, comme *Gnorimosphaeroma naktongense*, ont un hermaphrodisme protogyne (Abe *et al.*, 1996). Dimorphisme sexuel quelquefois accentué (corne sur le péréionite VII de *Campecopea* mâle) ou réduit aux caractères sexuels secondaires (*Parasphaeroma*). Kussakin *et al.* (1994) créent *Chitonosphaera* pour *Gnorimosphaeroma lata*. Trois genres au moins (*Striella* Glynn, 1966; *Tholozodium* Elefthériou, Holdich et Harrison 1980; *Waiteolana* Baker, 1926) se distinguent de tous les autres genres de Cassidinés (Kussakin, 1967); le dernier est déplacé vers les Sphaeromatés (Harrison, 1984). Les nombreuses espèces intertidales, se volent dans des enclaves médiolittorales comme *Campecopea hirsuta* (Monod, 1931; Harvey *et al.*, 1968) ou de l'horizon supérieur de l'étage infralittoral (*Striella balani*), des rochers (fissures, Lichens, Algues calcaires, byssus de Mytilidés, tests de Cirripèdes morts...) ou des édifices coralliens (*Platysphaera*...).

Les Dynaméninés (30 genres, 130 espèces) présentent une très grande variété morphologique. Certains genres sont monospécifiques (*Artopoles* Barnard, 1920; *Amphoroidella* H. Milne Edwards, 1840; *Botryias* Richardson, 1910; *Caecocassidias* Kussakin, 1967; *Dynamenoides* Hurley et Jansen, 1977; *Exocerceis* Baker, 1926; *Geocerceis* Menzies et Glynn, 1968; *Holotelson* Richardson, 1908; *Naesicopea* Stebbing, 1893; *Neocassidina* Roman, 1973, qui serait un *Paracassidinopsis* pour Muller, 1991, *Paracassidinopsis* Nobili, 1906; *Paradella* Harrison et Holdich, 1982; *Paradynamenopsis* Menzies, 1962; *Platycerceis* Hansen, 1905, fig. 7.95; *Ptyosphaera* Holdich et Harrison, 1983; *Scutuloidea* Chilton, 1883; *Sphaeromopsis* Holdich et Jones, 1973), ou ne comptent que 2 à 4 espèces

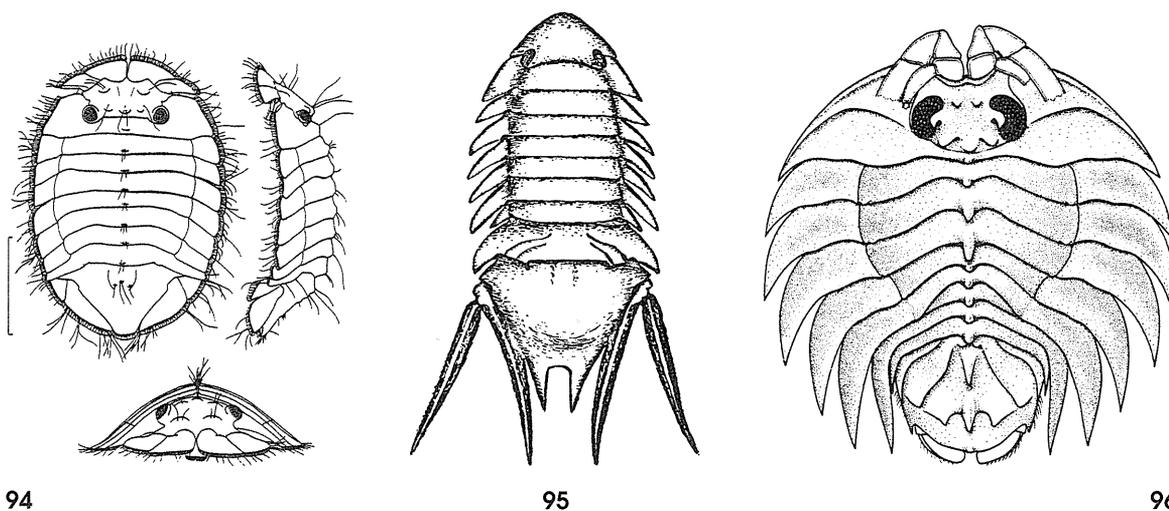


Fig. 7.94 — *Platysphaera membranata* en vues dorsale, latérale et frontale (d'après HOLDICH *et al.*).

Fig. 7.95 — *Platycerceis hyalina* mâle (d'après BAKER, 1926).

Fig. 7.96 — *Acanthoserolis polaris* mâle (d'après MOREIRA, 1971).

(*Amphoroidea* H. Milne Edwards, 1840; *Cassidias* Richardson, 1906; *Cassidinopsis* Hansen, 1905; *Cerceis* H. Milne Edwards, 1840; *Discerceis* Richardson, 1905; *Dynamenopsis* Baker, 1908; *Ischyromene* Racovitza, 1908; *Moruloida* Baker, 1908; *Paradynamene* Richardson, 1905). Quelques-uns seulement ont une plus grande diversité spécifique : *Cymodocella* Pfeffer, 1887; *Dynamene* Leach, 1814; *Haswellia* Miers, 1884; *Paracerceis* Hansen, 1905, fig. 7.91; *Thermosphaeroma* Cole et Bane, 1978). Le plus diversifié est *Dynamenella* Hansen, 1905 (40 espèces), certaines espèces entraînant la création de genre (*Cliamenella* Kussakin *et al.*, 1990 pour *Dynamenella fraudatrix*). Le plus souvent de petite taille (*Sphaeromopsis amathitis* : 1,4 à 3,2 mm) et dépassant rarement 20 mm (*Amphoroidea typa*), ils se différencient entre eux par les exopodites des pléopodes 3 (indivis ou biarticulés), la présence (ou non) d'une excroissance tégumentaire (aiguë ou en plateau horizontal) sur l'article basal de l'antennule, des uropodes uniramés ou biramés (dans ce dernier cas, exopodites uropodaux très longs ou égaux aux endopodites, styloformes ou lamelliformes), un telson sans ou avec échancrure (faible ou semi-circulaire ou en fente), ou bien tubulaire. Ils ont très rarement des téguments sétifères (*Dynamenella ramuscula*, sud de l'Australie). Le dimorphisme sexuel peut être extrêmement marqué (*Paracerceis latreillei* et *Caecocassidias patagonica*) ou faible, en particulier chez les espèces à corps squamiforme, et dans ce cas il ne se traduit que par des caractères sexuels secondaires (*Scutuloida*, *Amphoroidella*, *Platycerceis*,...). Nombreux sont ceux qui vivent parmi les algues infralittorales ou en association avec d'autres organismes (*Dynamenella edwardsi* avec *Sabellaria*, Roscoff et Corse; *D. ramuscula* et *Haswellia glauerti*, avec des éponges; *D. diana* avec des Chitons, Mexico) ou dans des tests de Cirripèdes morts. Beaucoup occupent les multiples micro-habitats des édifices coralliens (*Neocassidina perlata*, *Geocerceis barbarae*, plusieurs *Paracerceis*) ou des algues corallinacées (*P. caudata*, fig. 7.91).

Parmi les Sphaeromatins (20 genres, 250 espèces) certains genres comptent environ 50 espèces (*Cymodoce* Leach, 1814; *Exosphaeroma* Stebbing, 1900; *Sphaeroma* Latreille, 1802) et d'autres environ 10 espèces (*Cilicæa* Leach, 1818; *Cilicæopsis* Hansen, 1905; *Isocladus* Miers, 1876; *Paracilicæa* Stebbing, 1910; *Cymodopsis* Baker, 1926; *Zuzara* Leach, 1818). Certains ne sont que pentaspécifiques (*Clianelia* Boone, 1923; *Dynoides* Barnard, 1914, fig. 7.93; *Neosphaeroma* Baker, 1926; *Parisocladus* Barnard, 1914; *Sorrentosphaeroma* Verhoeff, 1944; *Sphaeramene* Barnard, 1914). Peu sont monospécifiques (*Cassidinella* Whitelegge, 1901; *Ceratocephalus* Woodward, 1877; *Hemisphaeroma* Hansen, 1905). La majorité des Sphaeromatins présentent une large échelle des tailles : 3 mm pour *Exosphaeroma rhombarum* (littoral américain) et 39 mm pour un mâle de *Cymodoce aculeata* (Nouvelle-Galles du Sud). Tous les Sphaeromatins ont des tergites voûtés et sont capables de s'enrouler sur eux-mêmes plus ou moins parfaitement. La volvation est parfaite pour certains comme *Sphaeroma serratum* ou *Exosphaeroma bicolor*. Hansen (1905) les avait répartis en une section Sphaeromini (espèces à telson sans encoche, rond ou aigu, chez les femelles, alors que les mâles ont un telson échancré; pièces buccales identiques dans les deux sexes) et en une section Cymodocini (échancrure du telson divisée par un lobe médian plus ou moins grand; pièces buccales très modifiées chez les femelles). Leur dimorphisme sexuel présente des degrés variables. Il est parfois spectaculaire pour les genres *Ceratocephalus*, *Isocladus*, *Paracilicæa*... Le polychromatisme sexuel est répandu (Arcangeli, 1942; Argano, 1967). Les Sphaeromatins, généralement intertidaux, se trouvent en particulier près des zones estuariennes : ils sont euryhalins et eurythermes. Dans les régions tropicales, ils provoquent des dégâts matériels importants, en particulier sur les appontements portuaires et les constructions navales en bois. Ils occupent les fonds vaseux et les rochers tendres dans les mangroves toujours riches en algues et en bois morts immergés (*Sphaeroma terebrans*). Leur répartition géographique est parfois endémique (océan Indien : *Cilicæopsis*; côtes australiennes : *Cassidinella*, *Neosphaeroma*...), cosmopolite (*Cymodoce*, *Sphaeroma*...), pantropicale (*Sphaeroma walkeri*), ou circumpolaire antarctique (*Exosphaeroma gigas*).

Les Tecticipitins (1 genre, 10 espèces) ont le corps assez plat : uropodes biramés à rames égales (*Tecticeps convexus*) ou à long exopodite (*T. glaber*); dimorphisme sexuel faible. Leurs yeux offrent de grandes variations : réniformes (*T. renoculis*) ou ronds et centraux (*T. pugettensis*), parfois absents (*T. anophthalmus*). Richardson (1905) signale que *T. convexus* est capable de volvation quand il est inquiet. Ils se localisent au nord-ouest de l'océan Pacifique (Kussakin, 1979) (sables vaseux, purs ou non de débris coquilliers).

Super-famille des SEROLOIDEA Dana, 1853

Les Séroloïdés ont récemment subi de sérieuses révisions (Cals, 1985; Poore, 1985; Bruce, 1985; Brandt, 1989, 1992; Wägele, 1993) et sont actuellement référés au sous-ordre des Sphaeromatidea de Wägele (1989-1990). Les Séroloïdés se répartissent en deux familles (tab. 7.V) : SEROLIDAE Dana, 1853 (près de 75 espèces) et BATHYNATALIIDAE Kensley, 1978 (3 espèces).

Tableau 7.V — Les familles des SEROLOIDEA.

Caractères	SEROLIDAE	BATHYNA
Processus molaires (Md)	À peu près normaux	Spiniformes
Lacinia mobilis	Absente	Grande
Endites des maxillipèdes	Sans crochets	Avec crochets
Sutures épimérales	Visibles sur les péréionites III à V	Visibles sur les péréionites II à VI
Péréionite VII	Sans tergite ni plaque coxale	Avec tergite plaques coxales développées
Pléonites	3 ou 4 libres	5 libres
Néopleurons	Peu développés	Très développés (surtout sur les pléomères 2 et 3)
Opercule pléonal formé par	Exopodites des pléopodes 4	Podites des pléopodes 1 (+ natatoires)
Pléopodes branchiaux	Endopodites des pléopodes 4 + podites des pléopodes 5	Podites des pléopodes 2 à 5
Uropodes	Latéraux et biramés	Subterminaux et uniramés
		Sympodes développés podites réduits

Famille BATHYNATALIIDAE. — Connue d'Afrique du Sud (*Bathynatalia* Barnard, 1957 et *Naudea* Kensley, 1979, dont les premiers pléopodes sont lamelliformes) et de l'Est australien (*Biremia* Bruce, 1985, dont les premiers pléopodes sont très minéralisés), ses espèces sont d'eaux relativement profondes (– 150 à – 900 m).

Famille SEROLIDAE. — Les genres (près de 20) se différencient au moins selon la plus ou moins grande fusion des péréionites V, VI, VII : *Acanthoserolis* Brandt, 1989; *Acutiserolis* Brandt, 1989; *Atlantoserolis* Cals, 1982 (*nomen nudum* pour Wägele, 1993); *Basserolis* Poore, 1985; *Brazilserolis* Wägele, 1993; *Caecoserolis* Wägele, 1993; *Ceratoserolis* Cals, 1977; *Cristaserolis* Brandt, 1989; *Cuspidoserolis* Brandt, 1989; *Frontoserolis* Brandt, 1992; *Glabroserolis* Menzies, 1962; *Heteroserolis* Nordenstam, 1933; *Homoserolis* Nordenstam, 1933; *Serolis* Leach, 1818; *Spinoserolis* Nordenstam, 1933.

Ils sont surtout connus des eaux côtières de diverses régions froides de l'hémisphère Sud, certaines espèces remontant vers la côte californienne ou la côte géorgienne de l'Amérique du Nord (Bastida *et al.*, 1970; Harrison *et al.*, 1984). Large corps squamiforme, élargi essentiellement par les plaques coxales I à VI (3,5 mm à 44 mm). Céphalon (à yeux uniquement dorsaux) déjà fusionné au premier thoracomère comme chez tous les Isopodes, mais aussi au second dans la région dorsale médio-postérieure; tergite du péréionite VII généralement absent. Cette fusion peut s'étendre jusqu'au péréionite V (*Brazilserolis foresti*) ou bien ce péréionite est complet et libre (*Acanthoserolis polaris*) (fig. 7.96); il peut aussi être vestigial (*S. latifrons*). Plaques coxales développées en lames latérales (*Ceratoserolis gaudichaudi*) ou en longs processus latéraux (*Acutiserolis neerae*) (Holdich *et al.*, 1980). Dimorphisme sexuel généralement faible. Péréiopodes 2 préhensiles dans les deux sexes et péréiopodes 3 uniquement chez le mâle; les trois paires suivantes ambulatoires et la septième, fréquemment réduite; appendix masculina, fili-formes et longs, insérés généralement à l'extrémité digitiforme de l'endopode du pléopode 2; pédoncules antennulaires (4 articles) et antennaires (5 articles) bien distincts des flagelles, parfois d'une taille spectaculaire (*Leptoserolis bonaerensis*); article distal maxillipédial réduit. Il faut remarquer que des uropodes uniramés caractérisent les *Glabroserolis* et que plusieurs Sérolidés possèdent des uropodes uniramés à long sympode dépourvu d'endopodite ou fusionné à l'endopodite (Sheppard, 1933; Hessler, 1970; Moreira, 1976...).

Ils sont homochromes du substrat meuble (sable ou vase) dans lequel ils s'enfouissent généralement à peine (Moreira, 1974) ou pas du tout (Wägele, 1986) et s'associent à des Bryozoaires (Moyano, 1990).