

ÉTUDE ANATOMIQUE DES ISOPODES INTERSTITIELS

II. MORPHOLOGIE FONCTIONNELLE ET ÉVOLUTION SAISONNIÈRE DE L'APPAREIL GÉNITAL FEMELLE D'*ANGELIERA PHREATICOLA*

CHAPPUIS ET DELAMARE DEBOUTTEVILLE 1952

par

Nicole COINEAU et Jeanne RENAUD-MORNANT

Laboratoire Arago, Université de Paris VI, 66650 Banyuls-sur-Mer.

Laboratoire de Zoologie (Vers) associé au C.N.R.S.,

Muséum national d'Histoire naturelle, 43, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05.

RÉSUMÉ

L'appareil génital de la femelle d'*Angelieria phreaticola* (Isopode interstitiel) est impair. Il se compose d'un seul ovaire tubulaire dont la zone germinative se réduit à un amas globulaire de quelques cellules, d'un réceptacle séminal et d'un oviducte qui débouche dans la zone ventrolatérale proximale du cinquième péréionite. Le pore génital ne possède une ouverture cuticulaire qu'au moment de la mue parturielle ; il reste béant pendant la durée du développement intramarsupial du jeune puis est à nouveau clos. L'accouplement s'effectuerait au cours d'une intramue ; il intervient dès la période post-embryonnaire de la jeune femelle ; en effet, le réceptacle séminal des femelles des stades post-embryonnaires II, III et IV contient déjà des spermatozoïdes. L'étude de l'évolution saisonnière de l'appareil génital femelle montre qu'un seul ovocyte à la fois poursuit son développement, la ponte se réduisant à un œuf unique ; elle met en évidence le rythme lent de la ponte et le cycle de reproduction annuel et saisonnier. Une telle lenteur du cycle de reproduction caractérise la plupart des organismes interstitiels et souterrains.

SUMMARY

The genital apparatus of the female of the interstitial Isopod *Angeliara phreaticola* is unpaired and consists of a single, tubular ovary with a germinative part restricted to a few cells aggregated into a globular mass, a receptaculum seminis and an oviduct which opens ventrally into the proximal part of the fifth pereionit. The genital pore has no external aperture until the parturial ecdysis takes place. Afterwards the pore remains opened until the young intramarsupial development is completed. Later on, an aperture is lacking again. Copulation is supposed to occur in the course of intramolt during the post embryonal II, III, or IV stage of the young female. It has been observed that these young females possess a receptaculum seminis which appears to be provided with clusters of spermatozoa.

The study of the genital apparatus annual cycle shows that only a single ovocyt is able to undergo development; egg-production is restricted to one at a time. Paucity of egg-production is emphasized together with slowness of annual reproductive cycle. These observations are in close agreement with the life-cycle characteristics previously described among other subterranean and interstitial Crustaceans.

INTRODUCTION

Les Isopodes interstitiels vivent au sein du milieu mésopsammique, dans l'eau du réseau des interstices ménagés entre les grains de sable. Certains sont marins intertidaux, d'autres dulçaquicoles ou saumâtres.

L'étude anatomique de ces animaux a été entreprise dans une double perspective. D'une part, l'anatomie des Isopodes interstitiels est totalement inconnue ; elle est donc intéressante en elle-même, et complète les données de systématique déjà acquises. Les comparaisons des structures anatomiques peuvent fournir des arguments d'ordre phylogénétique et taxonomique de valeur. D'autre part, elle révèle et confirme des adaptations liées au mode de vie interstitielle et aux modalités particulières de la reproduction de ces animaux. En outre, elle contribue à une meilleure compréhension des cycles et de la dynamique des populations *in situ*.

Jusqu'à ce jour, les Isopodes interstitiels ont donné lieu essentiellement à des travaux taxonomiques (KARAMAN, 1934 ; DELAMARE

DEBOUTTEVILLE, 1960; BIRSTEIN et LJOVUSCHKIN, 1965; COINEAU, 1969) et à des recherches d'ordre biologique (COINEAU, 1971). L'étude anatomique n'ayant pas encore été abordée, nous ne possédons que des renseignements fragmentaires, épars dans la littérature. Ainsi LANG, 1961, fournit trois photographies sans commentaire dans le texte, d'une section du péréionite 7, et d'une coupe longitudinale des segments 6 et 7 de *Microcerberus abbotti* LANG 1961 montrant les ganglions nerveux et le canal déférent. COINEAU, 1971 indique que l'appareil génital de *Microcharon marinus* CHAPPUIS et DELAMARE DEBOUTTEVILLE, 1952, se compose de deux gonades conformes au schéma classique des Isopodes en général, aussi bien chez le mâle que chez la femelle.

Si l'on ignore tout de l'anatomie des Isopodes mésopsammiques, en revanche celle de certains Crustacés, également interstitiels, comme le Mystacocaride *Derocheilocaris remanei* DELAMARE DEBOUTTEVILLE et CHAPPUIS, 1951, est maintenant bien connue par les travaux récents de CALS, DELAMARE DEBOUTTEVILLE et RENAUD-MORNANT, 1971; BACCARI et RENAUD-MORNANT, 1974 a et b, et POCHON-MASSON, RENAUD-MORNANT et CALS, 1975. Elle révèle certaines affinités de cette sous-classe considérée comme primitive, et a permis de nuancer ou de modifier les interprétations portées antérieurement sur les caractères phylogénétiques et adaptatifs.

Nous avons envisagé d'étudier en premier lieu l'appareil génital de la femelle d'*Angeliara phreaticola*, genre qui témoigne d'une adaptation très profonde au milieu interstitiel puisque la réduction du nombre d'œufs est ici poussée à l'extrême.

I. MATÉRIEL ET TECHNIQUES

Ces Isopodes sont extraits des plages littorales d'Argelès-sur-Mer par la méthode de sondage KARAMAN-CHAPPUIS à raison d'un ou deux prélèvements mensuels (1). Pendant les périodes de ponte et de mises-bas des jeunes, les récoltes sont plus rapprochées.

(1) Nous remercions F. DURAN qui a effectué régulièrement les prélèvements.

Etant donné la petite taille de l'animal (1,35 à 1,85 mm), nous avons en un premier temps, réalisé de nombreuses colorations topographiques *in toto*. Nous avons adapté à notre matériel les techniques mises au point sur les Mystacocarides par CALS, DELAMARE DEBOUTTEVILLE et RENAUD-MORNANT, 1971.

Colorations *in toto*. Nous avons utilisé le Halmi et le Carnoy à 4 °C pour les fixations, puis procédé aux colorations suivantes : hématoxyline de Delafield ; bleu alcian avec hémalun de Masson ou hématoxyline de Groat ; laque de gallocyanine ; fuchsine-paraldéhyde. Des colorations cuticulaires au noir chlorazol dans le lactophénol (CARAYON, 1969) sur des animaux vidés à la potasse ont donné de bons résultats pour la mise en évidence du pore génital. Des coupes sériees à 5 µm ont été réalisées après fixation au Carnoy ou au Maximow et double inclusion à la gélose-paraffine, puis colorées à l'azan, au bleu de toluidine, au vert de méthyle-pyronine ou soumises à la réaction nucléaire de Feulgen-Rossenbeck (1).

II. OBSERVATIONS

A. Morphologie fonctionnelle.

Une particularité remarquable s'impose immédiatement : la gonade est impaire chez la femelle. C'est la gonade gauche ou la gonade droite, indifféremment, qui est présente. Cette singularité correspond au fait que chez ce genre, chaque ponte est réduite à un seul œuf. En revanche, chez le mâle, la symétrie bilatérale persiste.

L'appareil génital femelle (fig. 1) se compose, chez l'adulte, de l'ovaire, du réceptacle séminal et de l'oviducte. L'ovaire, tube ténu lorsqu'il ne contient pas d'ovocyte, s'étend entre le second et le septième péréionite, dans la région dorsale de l'animal. On le distingue grâce à ses cellules pariétales au noyau allongé et fusiforme; il longe plus ou moins étroitement le tube digestif. Au niveau du premier tiers du péréio-

(1) Nous remercions Mesdames Marie-Noëlle HELLÉOUET et Marie ALBERT pour leur collaboration technique.

nite 3 se situe la zone germinative de forme subsphérique et de petite taille (15 μm environ); elle est formée de cellules à petits noyaux arrondis (2,5 à 3 μm) et les ovocytes se différencient vers son côté interne. Au-dessus de cette zone germinative s'étend le tractus proximal ou filament suspenseur antérieur qui pénètre jusqu'au quart antérieur du péréionite 2; au-dessous, l'ovaire descend vers l'arrière de l'animal jusqu'au péréionite 6 inclus, constituant ainsi la zone de vitellogenèse, puis se termine par un fin tractus ou filament suspenseur postérieur qui peut pénétrer jusqu'au tiers proximal du dernier segment thoracique à mesure que la taille de l'ovocyte s'accroît.

La gonade d'une femelle fixée à la fin de l'hiver (fig. 1) renferme un ovocyte de petite taille (noyau : 10 μm , à gros nucléole), engagé dans le conduit ovarien. Au niveau des segments 5 et 6, le tube ovarien s'écarte de l'intestin et remonte dorsalement jusqu'au contact du réceptacle séminal, formé d'une vésicule subsphérique de 25 à 30 μm de diamètre, situé dans la région latéro-dorsale du 6^e péréionite. Ce réceptacle séminal contient des écheveaux de spermatozoïdes autour d'une masse centrale de réserve (nourricière) qui se colore vivement au bleu alcian révélant ainsi la présence de mucopolysaccharides acides (pl. I, 1, 2 et 3).

A la jonction entre le conduit ovarien et le réceptacle séminal (fig. 1, B et fig 2, A), on distingue de nombreuses cellules très allongées à noyau fusiforme qui coiffent en quelque sorte la partie rétrécie à la sortie du réceptacle. L'oviducte fait suite au réceptacle séminal. Il se compose d'un long col qui s'évase en entonnoir au niveau du tiers postérieur du péréionite 5. Il s'enfonce dans une direction latéro-ventrale vers la paroi du corps mais reste toutefois localisé en arrière de la cuticule. En effet il n'y a pas de communication avec l'extérieur, la cuticule n'étant pas perforée à ce niveau. Nous avons contrôlé régulièrement aux différentes époques, l'absence d'orifice génital cuticulaire par des colorations appropriées au noir chlorazol ; la cuticule ne comporte aucune perforation en face du débouché de l'oviducte.

Nous avons tout d'abord supposé que l'orifice génital s'ouvrait quelque temps avant la ponte en vue de l'accouplement ; mais il n'en est rien puisque nous avons pu constater qu'il ne s'ouvre que lors de la mue parturielle, c'est-à-dire à la mue pendant laquelle se déploient les oostégites et s'effectue la ponte (fig. 3 et 4). La ponte suit

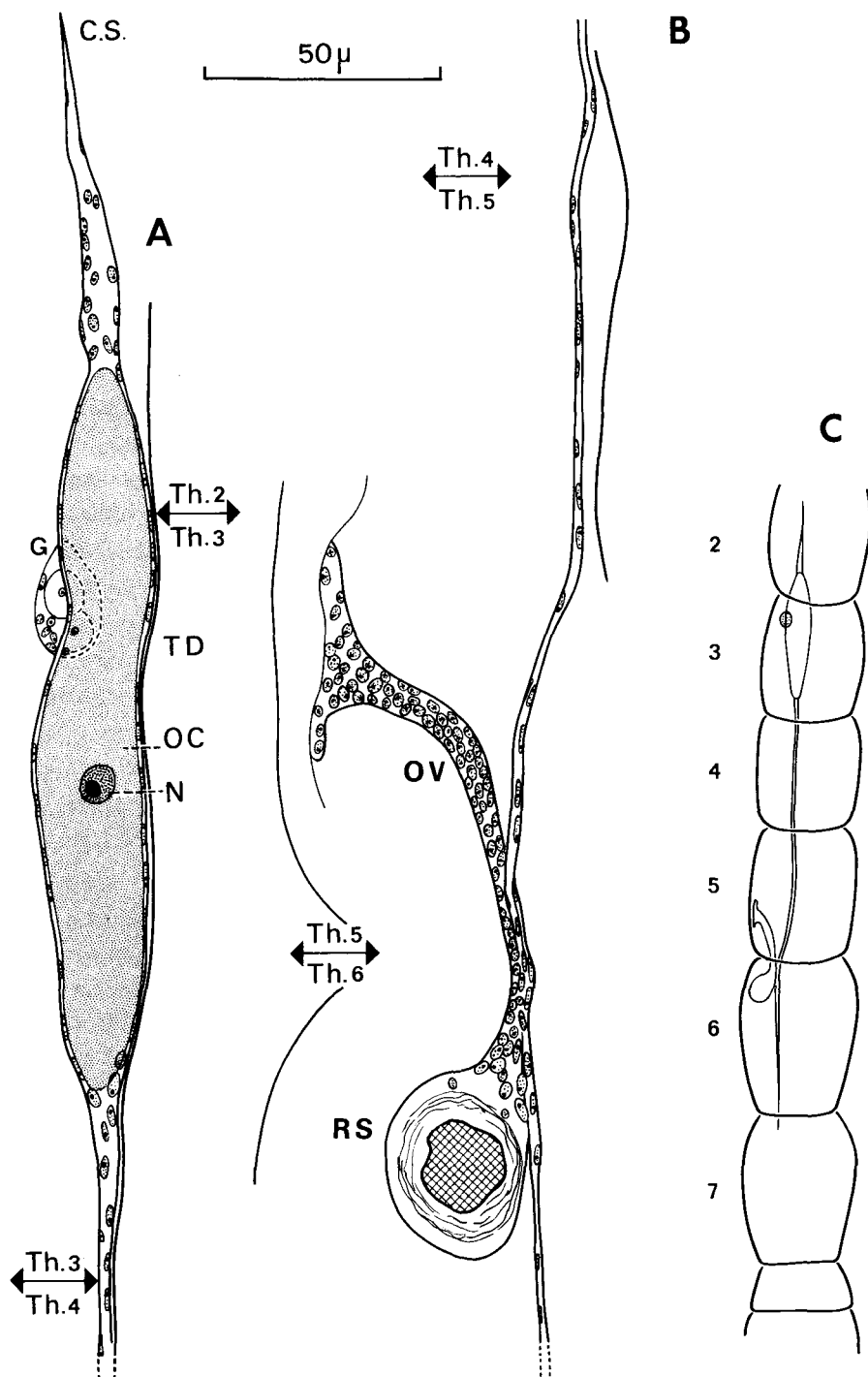


FIG. 1. — Appareil génital d'*Angelieta phreaticola* femelle. A, partie antérieure de l'ovaire ; B, région postérieure de l'ovaire, réceptacle séminal et oviducte, pore génital clos ; C, schéma indiquant la position de la gonade impaire dans l'animal.

C.S., cordon suspenseur antérieur ; G, zone germinative de l'ovaire ; N, noyau (avec gros nucléole) ; OC, ovocyte ; OV, oviducte ; RS, réceptacle séminal ; les numéros 2, 3... et Th 2, Th 3... indiquent le numéro des périonites.

immédiatement l'épanouissement des lamelles marsupiales (cf. la femelle fixée au moment précis de la ponte, COINEAU, 1971, fig. 66, B). Pendant la période précédant cette mue, l'oviducte se développe pour atteindre la partie proximale du péréionite 5. Après la ponte, l'orifice génital reste béant et se présente sous forme d'entonnoir dont la cuticule est finement plissée, preuve d'une grande élasticité (fig. 2, B ; pl. I, 2). Cet orifice, perpendiculaire à l'axe de l'animal, se situe juste en dessous de la dernière lamelle marsupiale. Il reste ouvert durant tout le développement intramarsupial (= développement embryonnaire), c'est-à-dire pendant deux mois approximativement. Lors de la mue suivante qui se produit au moment de la sortie du jeune hors du marsupium, et qui marque le début du développement post-embryonnaire, l'oviducte se trouve à nouveau fermé sur l'extérieur par la nouvelle cuticule, jusqu'à la ponte suivante.

Le problème de l'accouplement reste posé. L'ouverture génitale étant close, comment et quand peut s'effectuer l'accouplement ? Il est évident que celui-ci est impossible avant le début de la mue parturienne. En revanche il est possible qu'il se produise au cours de l'intramue parturienne puisque la mue des Isopodes interstitiels, comme celle des autres Isopodes, s'effectue en deux temps : exuviation postérieure (péréionites 5, 6, 7 et pléotelson) puis exuviation antérieure, séparées par un laps de temps relativement court. L'accouplement n'a malheureusement pas pu être observé en élevage, ces animaux fragiles s'élevant très difficilement.

Cherchant à déterminer le moment de l'accouplement, nous avons observé que le réceptacle séminal des femelles prêtes à pondre contenait déjà des spermatozoïdes. Nous avons alors suivi le cycle des femelles tout au long de l'année et constaté que les plus jeunes femelles d'hiver possédaient déjà un réceptacle séminal pourvu de spermatozoïdes, et s'étaient donc déjà accouplées. L'examen des stades post-embryonnaires (il en existe quatre chez *Angeliëra phreaticola*) montre qu'un réceptacle séminal est présent chez les jeunes des stades II, III et IV, et qu'il contient des spermatozoïdes. Si les sexes ne sont pas différenciés au stade II du point de vue de la morphologie externe, ils le sont du moins sur le plan anatomique. En effet, c'est à ce stade qu'apparaît le réceptacle séminal chez la femelle ; il est d'emblée impair, ainsi que le serait la gonade. Chez le mâle, au contraire, les

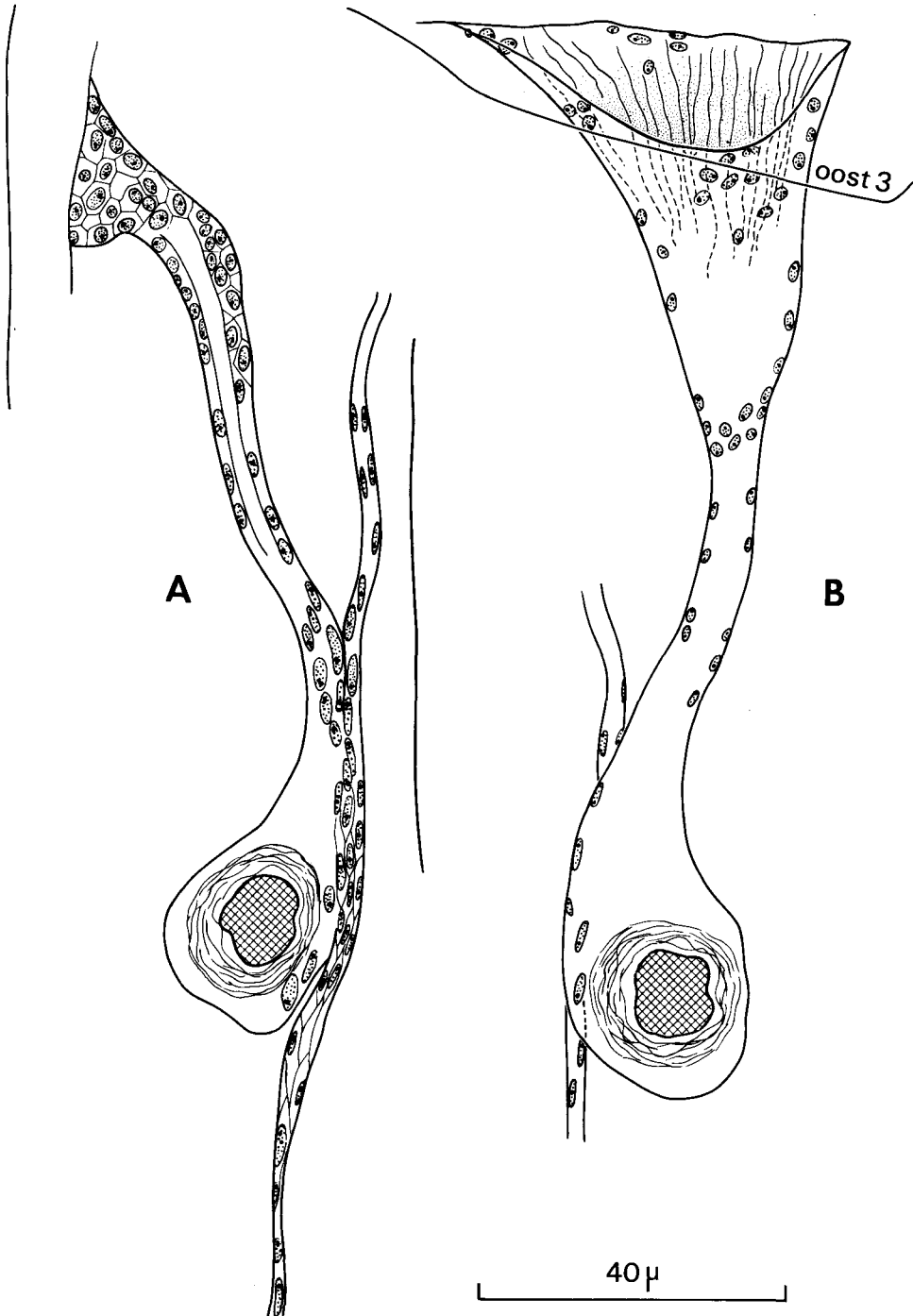


FIG. 2. — Appareil génital d'*Angelieta phreaticola* femelle. A, réceptacle séminal contenant des spermatozoïdes, à droite ovaire ; l'orifice génital est clos avant la ponte : la cuticule est continue en face. B, réceptacle séminal, oviducte et orifice génital ouvert après la ponte, sous la région postérieure du troisième oostégite.

deux gonades sont présentes au stade II. Le réceptacle séminal des stades post-embryonnaires offre le même aspect que celui de la femelle adulte ; il est proportionnellement de taille plus élevée (pl. II, 1 et 2). Quant à l'oviducte il ne débouche pas vers l'extérieur, n'ayant pas d'ouverture au niveau cuticulaire. Il semble donc raisonnable d'admettre que l'accouplement se réalise pendant une intramue. Le premier accouplement a lieu à un stade très jeune, mais il n'est pas impossible que se produisent plusieurs accouplements chez une même femelle.

Quelques remarques peuvent être formulées au sujet du processus de la ponte. Peu avant celle-ci, l'ovocyte mûr peut atteindre le sixième péréionite et dépasser le niveau du réceptacle séminal. Il lui faut donc une très grande fluidité pour pouvoir s'engager dans l'étroit passage constitué par le réceptacle et remonter dans l'oviducte. Le développement important de la musculature de cette région du corps permet de supposer le rôle des muscles dans le mécanisme d'expulsion de l'œuf en direction de la cavité incubatrice.

B. Evolution saisonnière (fig. 3 et 4)

Le cycle d'une année complète a pu être analysé, en partant du mois d'octobre. A cette époque, une jeune femelle adulte, née en juillet, possède au niveau du péréion 3, une zone germinative homogène formée de gonies de taille semblable. L'oviducte ne s'ouvre pas à l'extérieur puisque la cuticule ne présente aucune perforation à son niveau. En novembre, un petit ovocyte se détache de la zone germinative et s'engage dans la partie tubulaire de l'ovaire qui correspond à la zone de vitellogenèse. L'accroissement de cet ovocyte se poursuit lentement pendant les mois d'hiver. Il commence à se charger en vitellus en février. A partir de mars, l'accroissement de l'ovocyte s'accélère et en avril celui-ci devient énorme (600 μ m), riche en réserves vitellines, et occupe presque toute la longueur du conduit ovarien. Sa partie distale s'étend jusqu'au point de liaison entre le réceptacle séminal et l'ovaire, alors que sa partie proximale atteint presque la région antérieure du second péréionite.

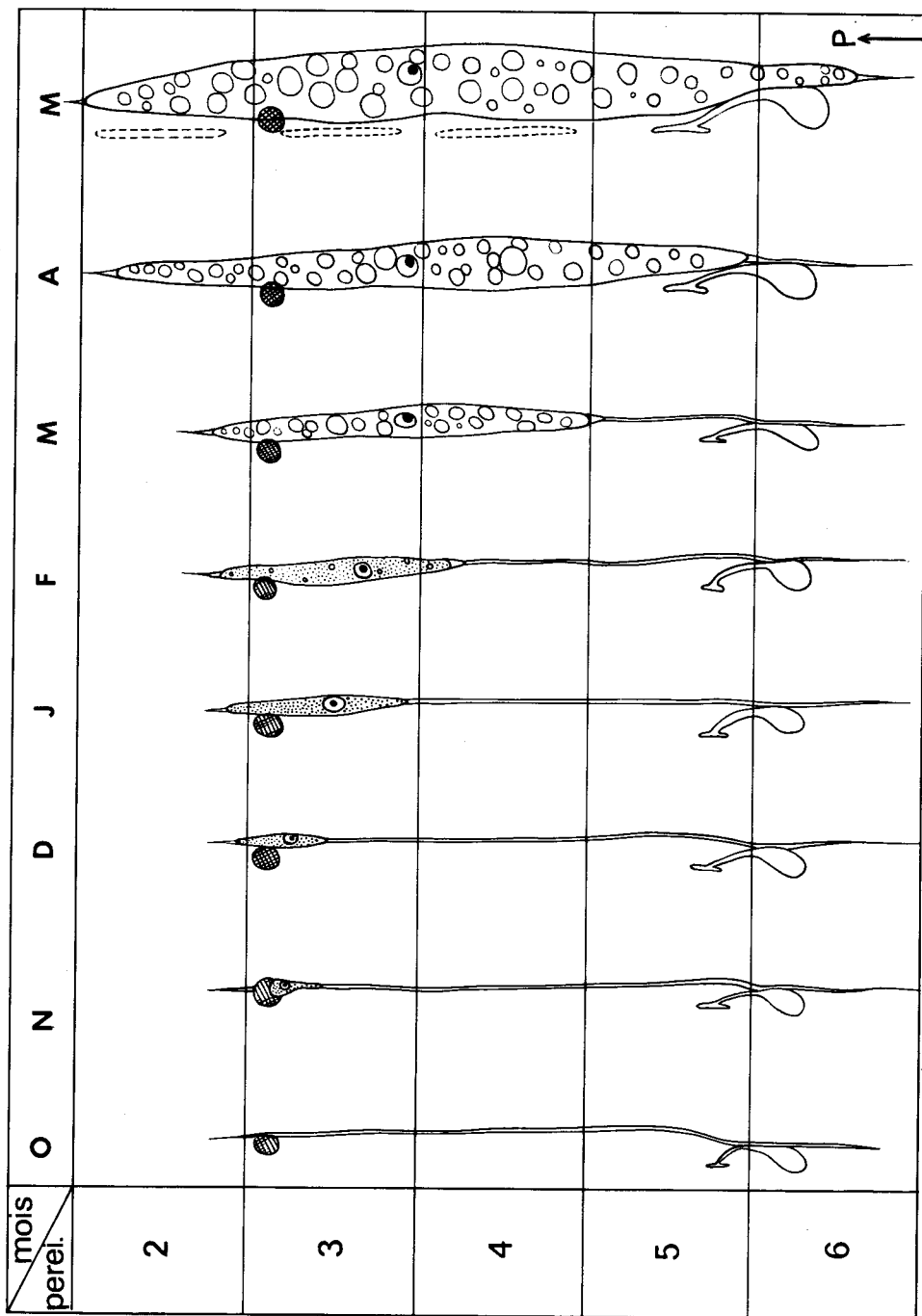


Fig. 3. — Evolution saisonnière de l'appareil génital femelle d'*Anguilla phreaticola* d'octobre à mai. Les traits pointillés verticaux parallèles à l'ovocyte dans les péronites 2, 3 et 4 représentent les futurs oostégites encore internes avant la ponte. L'orifice génital est clos. P. ponte ; partie hachurée, zone germinative de l'ovaire.

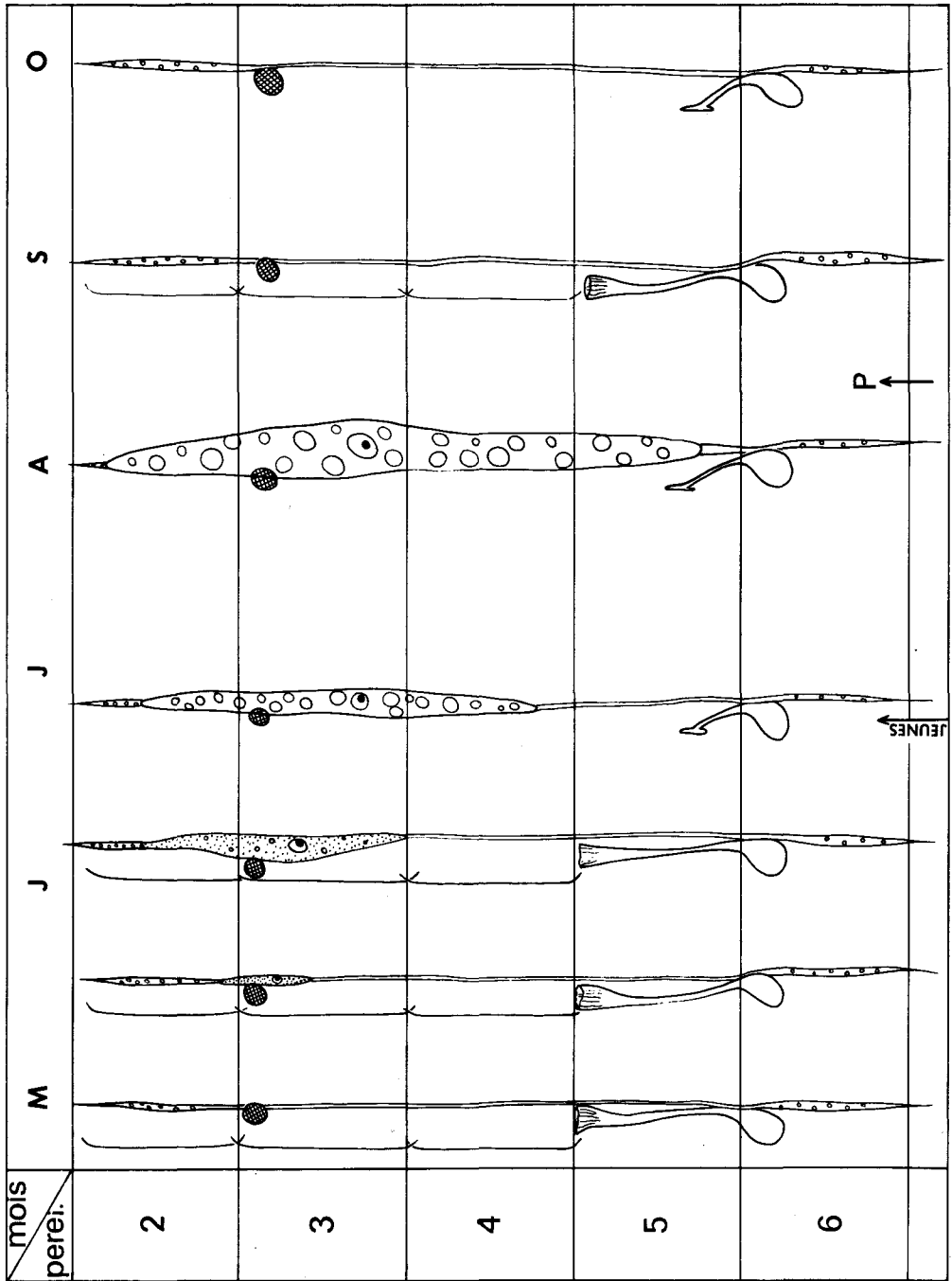


FIG. 4. — Evolution saisonnière de l'appareil génital femelle d'*Angeliera phreaticola* de mai à octobre. Traits pleins verticaux des périonites 2, 3 et 4, parallèles à l'ovaire : oostégites ; P, ponte.

Fin avril, début mai, l'oviducte s'allonge vers l'avant et son extrémité se situe alors à la limite proximale du cinquième péréionite. Le débouché de l'oviducte encore clos, se présente comme un entonnoir riche en noyaux qui en dessinent le contour ventralement. Parallèlement on peut observer les futurs oostégites en cours de développement de chaque côté de l'animal, sous la cuticule le long des péréionites 2, 3 et 4.

Juste avant la ponte, début mai, l'ovocyte à maturité s'étend entre le bord antérieur du second péréionite et la moitié du sixième péréionite. Il mesure alors 700 μm environ, c'est-à-dire entre les $3/5^{\circ}$ et la moitié de la longueur de la femelle dont le tube digestif se trouve d'ailleurs dévié de son trajet rectiligne normal en raison du volume même de l'ovocyte.

La ponte a lieu dans les premiers jours de mai. A la suite de la mue parturienne, l'orifice génital reste béant pendant toute la durée du développement intramarsupial du jeune, c'est-à-dire jusqu'à fin juin, début juillet (pl. II, 2). On peut aussi constater qu'une remontée de la partie vésiculaire du réceptacle séminal vers l'avant de l'animal a eu lieu, sans doute en raison de la suppression due au passage de l'œuf et à la poussée des muscles lors de l'expulsion. Des muscles puissants sont en effet présents dans cette région du péréion (pl. I, 2, 4).

Immédiatement après la ponte, un nouvel ovocyte croît dans la zone germinative puis s'engage dans le conduit ovarien. Dès juin on peut observer des femelles ovigères avec un ovocyte atteignant l'extrémité postérieure du troisième péréionite. Après la mise bas du jeune, l'orifice génital se referme ; l'ovocyte poursuit son accroissement assez rapide dans la zone de vitellogenèse et atteint son volume maximum en août. La seconde ponte s'effectue alors, le pore génital laissant passage à l'œuf et restant à nouveau ouvert pendant le développement embryonnaire du jeune. En octobre, l'appareil génital présente une morphologie analogue à celle observée en octobre de l'année précédente, mise à part la présence des cordons suspenseurs antérieur et postérieur épaissis et remplis de cellules à noyaux arrondis.

L'étude de l'évolution saisonnière de l'appareil génital de la femelle d'*Angeliara phreaticola* met en évidence plusieurs aspects de

la biologie de cet Isopode mésopsammique, impressionnés par le mode de vie interstitielle :

— un seul ovocyte à la fois poursuit son développement, dans une gonade impaire, aboutissant à une ponte réduite à un seul œuf ; la réduction du nombre d'œufs est donc extrême, et corrélative à une augmentation de taille considérable (492 à 552 μm de longueur sur 160 à 190 μm de largeur, COINEAU, 1971). Le rythme des pontes est lent et bien inférieur à celui des formes voisines épigées ; la période d'activité reproductrice ne comporte que deux pontes, l'une début mai, l'autre fin août. Un laps de temps de trois semaines sépare deux pontes successives chez *Jaera* (BOCQUET, 1953). Ces deux cadences de pontes marquent donc un contraste frappant.

— le cycle de reproduction d'*Angeliara phreaticola* est annuel, saisonnier et lent, lenteur qui représente une tendance connue chez d'autres formes interstitielles et chez les animaux souterrains (DELAMARE DEBOUTTEVILLE, 1960 ; VANDEL, 1964 ; ROUCH, 1968 ; COINEAU, 1971 ; MAGNIEZ, 1974).

III. DISCUSSION

L'appareil génital de la femelle d'*Angeliara phreaticola* manifeste une originalité incontestable au sein des Isopodes Asellotes : la gonade est impaire, alors qu'elle est normalement paire dans ce groupe de Crustacés. La présence de cette gonade unique ainsi que son fonctionnement expliquent le fait que les femelles de ce genre n'émettent jamais qu'un seul œuf, énorme, par ponte. A la réduction maximale du nombre d'œufs correspond une réduction de l'appareil génital femelle simplifié en un ensemble d'organes impairs. Cette double réduction représente sans nul doute un trait adaptatif caractérisant les animaux interstitiels et souterrains (SWEDMARK, 1964 ; VANDEL, 1964 ; CALS, DELAMARE DEBOUTTEVILLE et RENAUD-MORNANT, 1971).

Du point de vue topographique, le schéma général de l'unique gonade d'*A. phreaticola* reste classique. Cependant, un seul tractus antérieur persiste pour servir de filament suspenseur antérieur ; on en distingue généralement trois chez les autres Isopodes femelles

(LEGRAND et VANDEL, 1948). Il faut noter l'aspect de la zone germinative qui ne se présente pas sous forme de bande latérale externe mais qui prend ici l'aspect d'un amas plus ou moins globuleux de quelques cellules.

FORSMAN (1944) décrit deux ovaires pour *Jaera albifrons* Leach. Ceux-ci en forme « d'outre », sont pourvus chacun d'un oviducte qui débouche latéralement du côté ventral du cinquième péréionite ; une partie élargie des deux oviductes sert de réceptacle séminal. De la paroi médiane de chaque réceptacle part un canal. Ces canaux dorsaux se dirigent chacun antérieurement vers un « corps particulier » qui est fixé au tergite du cinquième segment. SYE (1887) avait déjà remarqué ces deux corps et les avait décrits comme des « corps chitineux ». McMURRICH (1895) interprétait ces deux formations comme des spermatophores, qui après avoir pénétré entre les quatrième et cinquième péréionites, se seraient déplacés vers l'arrière et la région ventrale, c'est-à-dire vers l'oviducte, près de l'ovaire. Selon FORSMAN, le « corps chitineux », plus ou moins piriforme, qu'il interprète comme une formation de soutien pour le réceptacle séminal, se compose de couches concentriques d'enveloppes de chitine ; un fin canal y débouche vers l'extérieur ; il existe chez les jeunes femelles.

A. phreaticola ne possède pas de « corps chitineux » comme *Jaera albifrons* ou *Jaera marina* (Fabr.). La relation entre le réceptacle séminal et l'ovaire d'*A. phreaticola* n'est pas aussi nette que le représente FORSMAN pour *Jaera*. La jonction, difficile à observer, s'effectue au niveau de la partie rétrécie de la région vésiculaire du réceptacle. Cette dernière se situe comme chez *Jaera*, à la limite entre le sixième et le cinquième péréionite, avant l'expulsion de l'œuf (fig. 2, A). Après la ponte, le réceptacle se trouve déplacé en direction du quatrième segment ; vraisemblablement en raison de la forte poussée musculaire qui chasse l'œuf à l'extérieur.

L'orifice génital ne devient fonctionnel qu'après la perte de l'exuvie postérieure, au cours des intramues, et reste béant après la ponte pendant la durée du développement post-embryonnaire de la portée chez *Angeliara*. L'accouplement est donc lié soit à la mue parturienne, soit à l'une des intramues ; en effet, le réceptacle séminal de jeunes femelles de stades post-embryonnaires II, III et IV contient déjà des spermatozoïdes ; le rapprochement des sexes ne précède donc

pas uniquement la ponte mais se produit très tôt dans la vie de la femelle jeune. Il se pourrait d'ailleurs qu'une même femelle subisse plusieurs accouplements. Ni SYE, ni FORSMAN n'évoquent la question de l'ouverture ou de l'obturation des orifices génitaux chez *Jaera*. Mais MAGNIEZ (1975) et HENRY (1976) ont observé que l'accouplement précède la ponte et qu'il se produit au cours de l'intramue parturienne qui dure plusieurs jours chez *Stenasellus* et chez *Proasellus*, Isopodes souterrains. Toutefois, FORSMAN (1944) déduit qu'un premier accouplement peut avoir lieu avant la maturité sexuelle de la femelle du fait que de jeunes femelles isolées au stade II du développement post-embryonnaire ont pondu des œufs après la mue parturienne. La réserve de spermatozoïdes accumulés dans le réceptacle séminal d'une femelle venant de s'accoupler serait alors suffisante pour permettre une série de fécondations et de pontes sans qu'un nouvel accouplement soit nécessaire pendant la période de reproduction ; mais en général, un nouvel accouplement précède la ponte.

Chez *Angeliëra* nous avons tout lieu de penser que la fécondation intervient au moment du passage de l'ovocyte mûr dans le réceptacle séminal, n'ayant pas observé le passage de spermatozoïdes du réceptacle dans l'ovaire, comme cela se produit chez quelques Isopodes (Isopodes terrestres chez lesquels la fécondation a lieu dans l'ovaire, VANDEL, 1925).

IV. CONCLUSIONS

L'existence d'une seule gonade représente un trait adaptatif extrême au milieu interstitiel. L'étude du fonctionnement de cette gonade et de son évolution saisonnière confirme la réduction limite atteinte par le nombre d'œufs, restreint ici à un seul, mais de taille considérable. Elle montre aussi que le phénomène de ralentissement du cycle reproducteur (deux pontes annuelles) est remarquable.

Ces caractéristiques s'insèrent parmi les grandes tendances adaptatives constatées chez les Crustacés interstitiels et souterrains.

Aux données anatomiques nouvelles apportées ici s'ajouteront d'autres éléments de la morphologie interne. La comparaison avec des

genres considérés comme voisins permettra une meilleure compréhension de la position systématique et phylogénique des Microparasellides au sein des Parasellidea.

BIBLIOGRAPHIE

1974. a. BACCARI (S.) et RENAUD-MORNANT (J.). — Etude du système nerveux de *Derocheilocaris remanei* Delamare et Chappuis 1951 (Crustacea, Mystacocarida). *Cah. Biol. Mar.*, 15, 589-604.
1974. b. BACCARI (S.) et RENAUD-MORNANT (J.). — Anatomie du tube digestif de *Derocheilocaris remanei* Delamare et Chappuis 1951 (Crustacea, Mystacocarida). *Arch. Zool. exp. gén.*, 115 (4), 607-620.
1965. BIRSTEIN (J.A.) et LJOVUSCHKIN (S.I.). — Subterranean Paraselloidea (Crustacea, Isopoda) in U.S.S.R. *Russk. Zool. Zh.*, 46 (10), 1509-1534.
1953. BOCQUET (C.). — Recherches sur le polymorphisme naturel des *Jaera marina* (Fabr.) (Isopodes Asellotes). *Arch. Zool. exp. gén.*, 90 (4), 187-450.
1971. CALS (P.), DELAMARE DEBOUTTEVILLE (C.) et RENAUD-MORNANT (J.). — Caractères anatomiques des Mystacocarides (Crustacea). Etude de *Derocheilocaris remanei* Delamare Deboutteville et Chappuis 1951. *C.R. Acad. Sci.*, Paris, 272, 3154-3157.
1969. CARAYON (J.). — Emploi du noir chlorazol en anatomie microscopique des Insectes. *Ann. Soc. Entom. Fr.*, n.s., 5, 176-193.
1969. COINEAU (N.). — Contribution à l'étude de la faune interstitielle. Isopodes et Amphipodes. *Mém. Mus. nat. Hist. nat.*, Paris, n.s., sér. A, Zoologie, 55 (3), 1-71.
1971. COINEAU (N.). — Les Isopodes interstitiels. Documents sur leur Ecologie et leur Biologie. *Mém. Mus. nat. Hist. nat.*, Paris n.s., sér. A., 64, 1-170.
1960. DELAMARE DEBOUTTEVILLE (C.). — Biologie des eaux souterraines littorales et continentales. Hermann, Paris, 740 p.
1944. FORSMAN (B.). — Beobachtungen über *Jaera albifrons* Leach an der schwedischen Westküste. *Arkiv för Zoologi*, 35 A (11), 1-33.
1976. HENRY (J.P.). — Recherches sur les Asellidae hypogés de la lignée *cavaticus* (Crustacea, Isopoda, Asellota). Thèse Univ. Dijon, 270 p.
1966. JUCHAULT (P.). — Contribution à l'étude de la différenciation sexuelle mâle chez les Crustacés Isopodes. Thèse Fac. Sci. Poitiers, 111 p.
1934. KARAMAN (St.). — Beiträge zur Kenntnis der Isopoden Familie Microparasellidae. *Mitt. Höl.-u. Karstforsch.*, 42-44.
1961. LANG (K.). — Contribution to the knowledge of the genus *Microcerberus* (Crustacea-Isopoda) with a description of a new species from the central California coast. *Arkiv. för Zoologi*, 13 (22), 493-510.

1948. LEGRAND (J.J.) et VANDEL (A.). — Le développement post-embryonnaire de la gonade chez les Isopodes terrestres normaux et intersexués. Evolution morphologique de la gonade. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, **82** (4), 79-95.
1895. MAC MURRICH (J.P.). — Embryology of the Isopod Crustacea. *J. Morph.*, **11**, 63-146.
1974. MAGNIEZ (G.). — Observations sur *Stenasellus virei* dans ses biotopes naturels (Crustacea Isopoda Asellota des eaux souterraines). *Int. J. Speleol.*, **6**, 115-171.
1975. MAGNIEZ (G.). — Observations sur la Biologie de *Stenasellus virei* (Crustacea Isopoda Asellota des eaux souterraines). *Int. J. Speleol.*, **7**, 79-228.
1975. POCHON-MASSON (J.), RENAUD-MORNANT (J.) et CALS (P.). — Contribution à la connaissance des glandes tégumentaires métamériques d'un Crustacé méiobenthique interstitiel (Crustacea Mystacocarida). Cytologie structurale et infrastructurale. *Arch. Zool. exp. gén.*, **116** (1), 123-146.
1977. RENAUD-MORNANT (J.) et COINEAU (N.). — Etude anatomique des Isopodes interstitiels. I. *Angeliara phreaticola* Chap. et Del. 1952. Données générales. *C.R. Acad. Sci.*, Paris.
1968. ROUCH (R.). — Contribution à la connaissance des Harpacticides hypogés (Crustacés, Copépodes). *Annls. Spéléol.*, **23** (1), 1-167.
1887. SYE (C.G.). — Beiträge zur Anatomie und Histologie von *Jaera marina*. Inaug.-Dissert. Univ. Kiel., 37 p.
1964. SWEDMARK (B.). — The interstitial fauna of marine sand. *Biol. Rev.*, **39** (1), 1-42.
1925. VANDEL (A.). — Recherches sur la sexualité des Isopodes. Les conditions naturelles de la reproduction chez les Isopodes terrestres. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, **59**, 317-371.
1964. VANDEL (A.). — Biospéologie. La Biologie des Animaux cavernicoles. *Gauthier-Villars*, Paris, 1-619.

PLANCHES I et II

Appareil génital femelle d'*Angellera phreaticola*.

Abréviations utilisées :

C : caecum ; In : Intestin ; Oc : ovocyte ; Ov : oviducte ; P : orifice génital ;
 RS : réceptacle séminal ; St : partie postérieure du troisième oostégite droit.

PLANCHE I

Appareil génital d'*Angellera phreaticola* femelle, péréionite 5.

FIG. 1. — Femelle adulte (Avril) : l'ovocyte descend vers le réceptacle séminal ; l'orifice génital est obturé. Même échelle que Fig. 2.

FIG. 2. — Femelle ayant pondu, l'orifice génital est béant, juste au-dessous de la limite ventrale du péréionite 4.

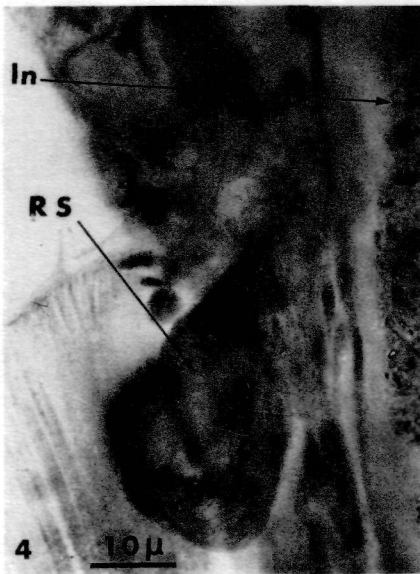
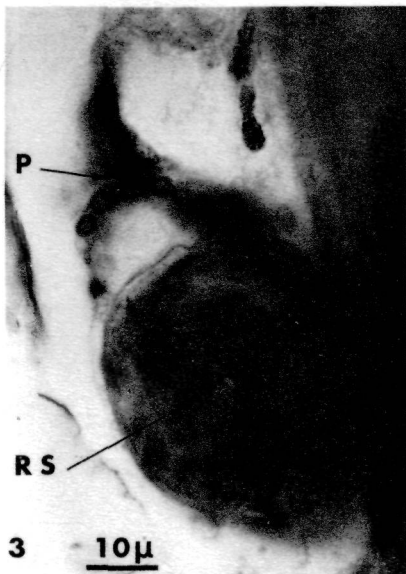
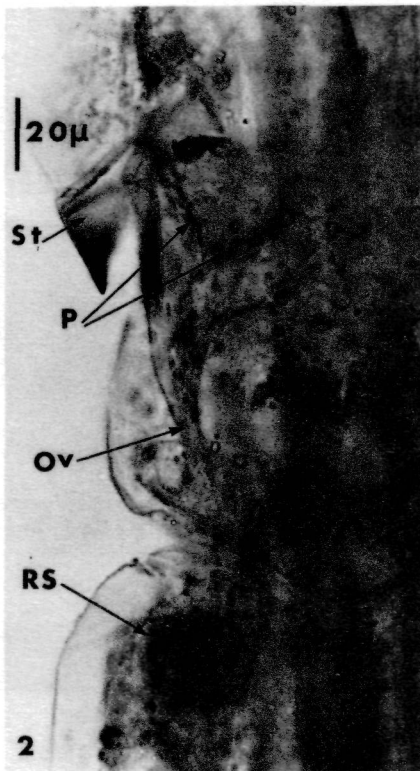
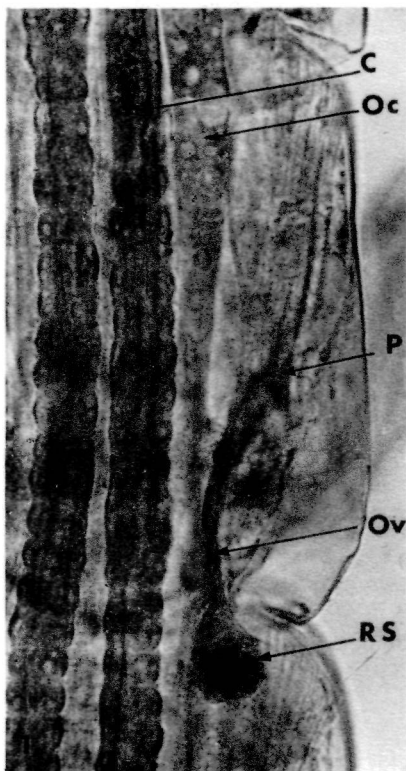
FIG. 3. — Femelle âgée, après la ponte (novembre) : l'oviducte est replié le long du réceptacle séminal.

FIG. 4. — Réceptacle séminal contenant des spermatozoïdes.
 1, 2, 3, Bleu alcian-Hématoxyline de Groat, *in toto*.
 4, Hématoxyline de Delafield, *in toto*.

PLANCHE II

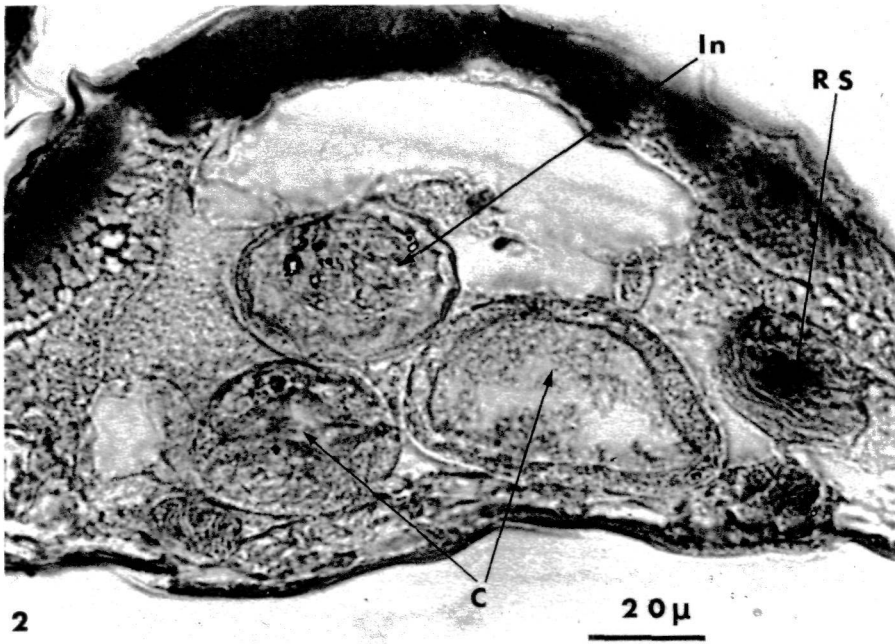
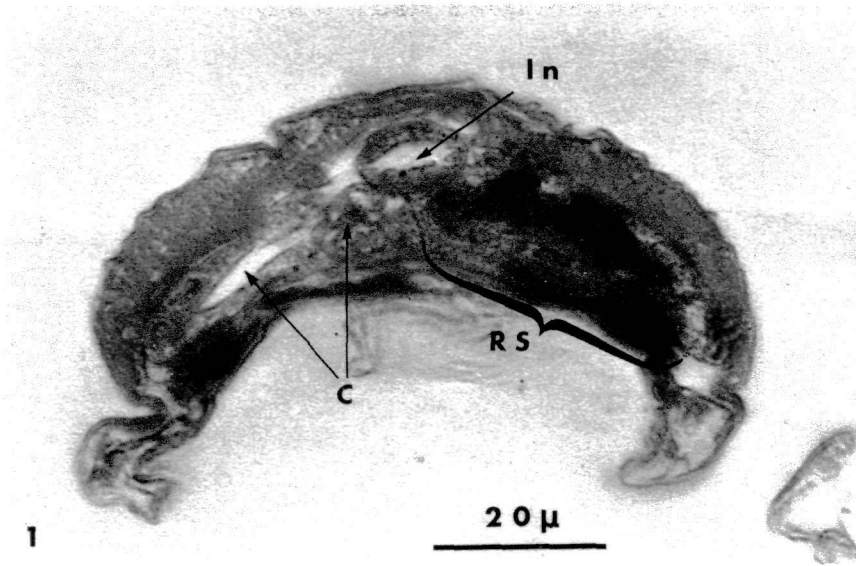
FIG. 1. — Coupe transversale d'un stade post-embryonnaire II au niveau du péréionite 6 : noter le grand développement du réceptacle séminal.

FIG. 2. — Coupe transversale d'une femelle adulte au niveau du péréionite 6 : le réceptacle séminal, visible à droite, contient des écheveaux de spermatozoïdes.
 1 et 2, azan.



Phot. N. Coineau et J. Renaud-Mornant

Planche I
Appareil génital d'*Angeliere phreaticola*



Phot. N. Coineau et J. Renaud-Mornant

Planche II
Appareil génital d'*Angeliere phreaticola*