

Académie & Société Lorraines des Sciences

**ANCIENNE
SOCIÉTÉ DES SCIENCES DE NANCY**

fondée en 1828

**BULLETIN
TRIMESTRIEL**

**SEPTEMBRE 1964
TOME 4 - NUMÉRO 1**

BULLETIN
de l'ACADÉMIE et de la
SOCIÉTÉ LORRAINE DES SCIENCES
(Ancienne Société des Sciences de Nancy)
(Fondée en 1828)

SIÈGE SOCIAL :
INSTITUT DE BIOLOGIE : 28^{bis}, rue Sainte-Catherine, NANCY

S O M M A I R E

M. NOURISSON. — Recherches écologiques et biologiques sur le Crustacé Branchiopode <i>Chirocephalus diaphanus</i> Prév. : étude expérimentale du déterminisme du développement de l'œuf	9
Roland BOURDON. — Notes sur la Biologie de « <i>Dynamene bidentata</i> » Adams (Isopode sphaeromatidæ)	155
Compte rendu de la visite industrielle du 22 juin 1963	163
Compte rendu des Séances	166

**Recherches écologiques et biologiques sur le Crustacé
Branchiopode *Chirocephalus diaphanus* Prév. :
étude expérimentale du déterminisme
du développement de l'œuf**

par

Michel NOURISSON

INTRODUCTION

Depuis la découverte du premier représentant du groupe par PETIVER, en 1709, les Phyllopes ont fait l'objet de nombreuses recherches. Certains aspects particulièrement intéressants de leur biologie, tel leur mode de reproduction et de dissémination, ont retenu très tôt l'attention des zoologistes. Toutefois, malgré le nombre considérable de travaux qui lui ont été consacrés, le problème du développement des œufs n'a pas encore reçu de solution définitive.

La plupart des Phyllopes sont dulçaquicoles et se rencontrent, de préférence, dans les milieux stagnants temporaires. Lorsque survient l'assèchement des mares, contrairement à ce que l'on pourrait croire, les œufs présents dans la vase ne sont pas détruits ; ils y demeurent à l'état de vie latente et éclosent dès que les conditions sont redevenues favorables.

Pendant longtemps, on a cru que cette période de dessiccation était absolument nécessaire au développement de l'œuf, mais, après maintes controverses, la majorité des auteurs ont finalement admis qu'il pouvait s'effectuer sans assèchement préalable. Néanmoins, à la suite des travaux de MATHIAS, il est devenu classique de considérer que les Phyllopes pondent deux sortes d'œufs : des œufs à développement immédiat (*œufs immédiats*) ne supportant pas la dessiccation, des œufs à développement retardé (*œufs durables*) gardant leur faculté germinative, même après un assèchement de longue durée, et assurant la perpétuation de l'espèce.

Cette théorie, apparemment satisfaisante, ne correspond vraisemblablement pas à la réalité puisque j'ai observé que chaque génération de Chirocéphales est séparée de la suivante par une période d'assèchement. Ce fait infirme notamment l'existence des deux catégories d'œufs et, de plus, remet en question le rôle de la dessiccation sur l'embryogenèse. Ce sont les raisons qui m'ont

amené à reconsidérer le problème du déterminisme du développement de l'œuf des Phyllopodes, en particulier de l'espèce *Chirocephalus diaphanus*, et à en faire l'objet essentiel du présent mémoire.

Le plan adopté dans l'exposé de ce travail est le suivant :

Dans la première partie, en l'absence de données précises sur le milieu et les conditions de vie du Chirocéphale, je replace cette espèce dans son contexte écologique. Cette étude me fournit les éléments de base sur lesquels s'appuient toutes mes recherches ultérieures.

Dans la seconde partie, j'établis la chronologie des processus de la formation de l'œuf. J'envisage, de ce fait, un certain aspect de la sexualité du Chirocéphale et passe rapidement en revue les principales étapes de son développement.

La troisième et dernière partie est plus spécialement consacrée à l'étude expérimentale du déterminisme du développement de l'œuf ; j'y analyse notamment l'influence de la dessiccation et de la température sur l'embryogenèse.

GENERALITES

I. — POSITION SYSTEMATIQUE

Selon la dernière classification en date (POISSON, 1961), les Chirocéphales sont des Entomostracés appartenant à l'ordre des Anostracés qui constituent, avec les Notostracés et les Diplostracés, la sous-classe des Branchiopodes. Dans cette classification, l'ordre des Diplostracés groupe les Conchostracés et les Cladocères.

Pour ne pas surcharger une systématique déjà fort complexe et, surtout, pour permettre au lecteur de faire aisément le lien entre les résultats exposés dans ce mémoire et les travaux publiés antérieurement, j'adopte ici l'ancienne terminologie et je conserve la dénomination Phyllopode pour désigner l'ensemble des Anostracés, des Notostracés et les Conchostracés.

II. — A PROPOS D'UNE QUESTION DE NOMENCLATURE

Me référant à l'importante monographie de DADAY (1910) sur la systématique des Phyllopodes Anostracés, j'ai primitivement déterminé les animaux faisant l'objet de ce travail comme étant des *Chirocephalus stagnalis* SHAW. Or, il se trouve qu'actuellement ce nom spécifique n'est pas retenu par la majorité des auteurs ; il est très souvent remplacé, à tort ou à raison, par celui de *Chirocephalus diaphanus* PRÉVOST. Un rapide historique de la question va me permettre d'apporter une solution définitive à ce problème de nomenclature.

Selon BAIRD (1850), le Chirocéphale a été décrit pour la première fois par PETIVER, en 1709, sous le nom de « *squilla*

lacustris minima, dorso natante ». Les premières figurations du Chirocéphale datent de 1767 ; elles illustrent une courte note de KING relatant la découverte d'un « very remarkable aquatic insect » à Norwich, en Angleterre. Néanmoins, on ne peut contester que le Chirocéphale a été décrit, pour la première fois, d'une manière correcte et non équivoque par SHAW, en 1791 ; cependant, cet auteur a cru devoir rapporter cette espèce au *Cancer stagnalis* de LINNÉ et l'a confondu avec l'*Apus pisciformis* de SCHAFFER. Cette confusion se retrouve, d'ailleurs, dans la littérature jusqu'en 1803, date à laquelle PRÉVOST collecte, dans la région de Montauban, de nombreux spécimens de cette espèce qu'il nomme alors Chirocéphale diaphane. L'identité de ce Chirocéphale avec le *Cancer stagnalis*, décrit par SHAW, ne peut être mise en doute et c'est pourquoi DADAY, en 1910, s'appuyant sur le principe d'antériorité, rejette la dénomination *diaphanus* pour retenir celle de *stagnalis*. Cette opinion a été contestée, avec justes raisons, semble-t-il, par GURNEY, en 1920. En effet, selon l'article 49 du code international de nomenclature zoologique (Londres, 1961), « le nom spécifique employé dans une identification erronée ne peut être conservé pour l'espèce à laquelle le nom a été mal appliqué, même si les espèces en question appartiennent à des genres différents ou sont rapportés par la suite à de tels genres ». C'est précisément le cas ici : SHAW a effectivement décrit le Chirocéphale, mais il l'a confondu avec le *Cancer stagnalis* de LINNÉ, espèce se rapportant, selon SIMON (1886), au genre *Tanymastix*. Il n'y a donc aucune raison de conserver la dénomination *stagnalis*. Me conformant aux recommandations formulées sous l'autorité du dernier Congrès international de Zoologie (Londres, 1958), j'adopte définitivement pour cette espèce la dénomination *Chirocephalus diaphanus* PRÉVOST.

III. — DIMORPHISME

Des différences considérables de taille entre les individus d'une même espèce ont été signalées chez de nombreux Phyllopoètes appartenant aux groupes des Anostracés et des Notostracés (réf. in SIMON, 1886 ; DADAY, 1910 ; DESPORTES et ANDRIEUX, 1944 ; KERTESZ, 1955).

En 1924, DESPAX rapporte notamment que les Chirocéphales récoltés dans le laquet d'Oncet (Hautes-Pyrénées) mesurent 27 mm, alors que la taille de ceux collectés à Aumar (Hautes-Pyrénées) ne dépassent pas 13 mm. De même, SELLIER et MORICE (1945),

POISSON, LE CALVEZ et SELLIER (1946) ont constaté que les dimensions corporelles des Chirocéphales de Bretagne pouvaient varier du simple au double. J'ai, pour ma part, noté des différences du même ordre entre les spécimens des mares de la réserve de l'Estibère (Hautes-Pyrénées) et ceux recueillis sur le plateau d'Aumar ou entre les individus peuplant les nombreux petits bassins lacustres du Cirque de Troumouse (Hautes-Pyrénées).

Ces formes géantes et ces formes naines ne cohabitent pas, mais peuvent coexister dans des mares voisines (SIMON, 1886 ; WOLF, 1905 ; GAUTHIER, 1928,). Contrairement à ce que l'on pourrait penser, ce gigantisme ne résulte pas d'un phénomène de polypléidie ; la garniture chromosomique ($n = 12$) de ces individus est identique à celle des formes naines (SELLIER et MORICE, 1945). Certains auteurs (BRAUER, 1873 ; DIEUZEIDE, 1923 ; DEXTER, 1943 b) ont suggéré que ce dimorphisme pourrait être lié à un état particulier du milieu et n'apparaître que sous certaines conditions (composition chimique du milieu, abondance de la nourriture, etc...) ; il n'en est vraisemblablement rien puisque POISSON, LE CALVEZ et SELLIER (1946) ont montré qu'il s'agissait, en fait, d'un caractère héréditaire. Les œufs des individus géants, bien que morphologiquement semblables aux œufs des spécimens nains, donnent toujours naissance à des individus géants.

Ces différences, je le souligne une fois de plus, portent exclusivement sur la taille ; elles ne me paraissent pas de nature à justifier la création de deux races distinctes comme d'aucuns le préconisent. D'ailleurs, j'ai de bonnes raisons de croire que les différentes tailles attribuées aux représentants de l'espèce ne se groupent pas autour de deux valeurs bien déterminées, mais qu'elles peuvent prendre toutes les valeurs comprises entre les deux dimensions extrêmes, 13 mm et 40 mm. Il va sans dire que, dans le présent travail, je n'ai absolument pas tenu compte de cette variabilité.

PREMIERE PARTIE

Milieu et conditions de vie

**ESQUISSES ECOLOGIQUE
ET BIOGEOGRAPHIQUE**

I. — ECOLOGIE

La plupart des Phyllopoètes Anostracés sont dulçaquicoles. Certains, cependant, vivent dans les eaux saumâtres (*Artemia salina* L., *Branchinectella salina* DAD., *Branchinella spinosa* M. EDW., *Dendrocephalus cervicornis* WELTNER, *Branchinecta salina* DAD., *Chirocephalus stagnalis* SHAW var. *salinus* DAD., *Parartemia zietziana* SAY., quelques-uns se rencontrent dans les eaux fortement alcalines (*Branchinecta ferox* M. EDW., *Branchinecta campestris* LYNCH), mais rares doivent être les spécimens récoltés indifféremment, comme *Artemia jelskii* GRUBE, dans l'un ou l'autre milieu.

La présence de Phyllopoètes Anostracés dans des nappes d'eau permanentes a été signalée par plusieurs observateurs. Ainsi, MATHIAS (1937, p. 7) a constaté la présence d'*Artemia salina*, pendant plusieurs années consécutives, dans des bassins jamais entièrement asséchés des salines de Villeroy, près de Sète (Hérault). De même, les espèces *Branchinecta coloradensis*, *Eubranchipus vernalis*, *Streptocephalus seali*, *Streptocephalus torticornis* ont été récoltées dans des mares persistantes (BEHRE, 1931 ; DEXTER et SHEARY, 1943 ; COOPEY, 1946 ; MONOD, 1950 ; DEXTER et KUEHNLE, 1951 ; DEXTER, 1956). Toutefois, il est bon de préciser que certaines de ces mares, de l'avis même de ceux qui les ont prospectées, n'ont pas un niveau constant et qu'en conséquence elles s'assèchent périodiquement, sinon en totalité, du moins en partie. En France, DESPAX (1913) aurait recueilli *Chirocephalus*

diaphanus dans le laquet d'Oncet ; ce laquet est une petite étendue d'eau permanente, située à 2.200 m. d'altitude, sur le flanc sud du pic du Midi de Bigorre (Hautes-Pyrénées). J'ai visité cette station plusieurs fois de suite, en juillet, août et septembre des années 1959 et 1960, mais c'est en vain que j'y ai cherché ce Crustacé.

D'une manière générale, les mares temporaires peu profondes paraissent être le biotope de prédilection des Phyllopo des Anostracés (ALLEE et SCHMIDT, 1951). Ces mares résultent, le plus souvent, de l'accumulation passagère des eaux de pluie, de ruissellement ou de fonte des neiges dans des dépressions de plus ou moins grande importance ; parfois, elles sont consécutives à un gonflement de la nappe phréatique ; dans tous les cas, leur existence et leur durée sont en relation avec l'abondance des précipitations atmosphériques. A ces biotopes naturels, il convient d'ajouter les milieux artificiels que constituent, par exemple, les rizières (ROSENBERG, 1946 ; SCHACHTER et CONAT, 1951) ou, comme en Camargue, les vignobles inondés, chaque année, pour les protéger du *Phylloxera* (NOURISSON et AGUESSE, 1961).

Enfin, si VUILLAUME (1955) a récolté *Estheria* sp. dans une rivière de Sologne (la Sauldre) et si du RÉAU DE LA GAIGNONNIÈRE (1908) a trouvé *Lepidurus productus* LEACH dans un petit ruisseau, affluent de l'Authion (Maine-et-Loire), aucun Phyllopo de Anostracé n'a, jusqu'à présent, été rencontré dans les eaux courantes.

En résumé, on peut considérer que les Phyllopo des Anostracés en général, et l'espèce *Chirocephalus diaphanus*, en particulier, sont normalement inféodés aux milieux stagnants temporaires.

II. — REPARTITION DE CHIROCEPHALUS DIAPHANUS EN FRANCE

Les Phyllopo des Anostracés présentent une vaste répartition géographique. Il existe, en effet, des représentants de cet ordre sous toutes les latitudes. Cependant, selon DADAY (1910), la plupart des espèces sont attachées à une région zoogéographique déterminée ; quelques-unes seulement appartiennent à plusieurs régions à la fois ; seule, l'espèce *Artemia salina* est quasiment ubiquiste. L'expansion du Chirocéphale semble limitée à la région paléarctique.

La liste ci-après montre qu'en France l'aire de répartition du Chirocéphale ne se limite pas à quelques régions privilégiées, mais qu'elle englobe la totalité du territoire (fig. 1).

A ma connaissance, l'espèce *Chirocephalus diaphanus* a été observée dans les départements suivants :

AIN

1. La Faucille (GRAETER, 1915 ; JENNI, 1953).
2. Le Reculet (VOGT, 1872 ; GRAETER, 1915 ; JENNI, 1953).

ALLIER

3. Brout-Vernet (DADAY, 1910).
4. Le Vernet (DADAY, 1910).

ALPES-MARITIMES

5. Les Ferres (BONADONA et CONDÉ, inédit).

BOUCHES-DU-RHONE

6. Camargue (SCHACHTER, 1950 ; AGUESSE, 1957 ; NOURRISSON et AGUESSE, 1961).

CALVADOS

7. Villers-sur-Mer (DADAY, 1910).

COTES-DU-NORD

8. Saint-Quay-Portrieux (DADAY, 1910 ; SELLIER, 1945).

DORDOGNE

9. Lanouaille (RICHARD, 1894 ; DADAY, 1910).

EURE

10. Evreux (SIMON, 1886 ; DADAY, 1910).

EURE-ET-LOIRE

11. Chartres (DE VILLIERS, d'après SIMON, 1886).

HAUTE-GARONNE

12. Toulouse (PRÉVOST, d'après JOURDAIN, 1877 ; ARNOULT, 1951).

GIRONDE

13. Civrac-en-Médoc (DIEUZEIDE, 1923).

HERAULT

14. Baillargues (MATHIAS, 1936).
15. Montpellier (PRÉVOST, d'après JOURDAIN, 1877).

ILLE-ET-VILAINE

16. Saint-Thurial (SELLIER, 1945).
17. Rennes (SELLIER, 1945).

INDRE

18. Domaine des Etangs, par Arthon (PACAUD, 1936 a).
19. Le Blanc (DADAY, 1910).
20. Neuvy-Saint-Sépulchre (PACAUD, 1935 a).

LOIRE - ATLANTIQUE

21. Le Croisic (CHEVREUX, d'après DADAY, 1910).

LOIRET

22. Guilly, près Orléans (DESORTES et ANDRIEUX, 1944).

MAINE - ET - LOIRE

23. Angers (DADAY, 1910).

MARNE

24. Broussy-le-Petit (BAUDOIN et coll., 1937).

MEURTHE - ET - MOSELLE

25. Blénod - lès - Pont - à - Mousson (MOUGEL, 1928, d'après
TETRY, 1938 ;
NOURISSON. 1961 a, b.)

26. Environs de Nancy (BRUNTZ, 1905 ; TETRY, 1938).

27. Pulnoy, près de Nancy (JOURDAIN, 1877).

MEUSE

28. Vigneulles (NOURISSON, inédit).



FIG. 1

Répartition de l'espèce *Chirocephalus diaphanus* en France

MOSELLE

29. Metz - Queuleu (DELAFOSSÉ, 1937).

NORD

30. Douai (SIMON, 1886 ; DADAY, 1910).

HAUTES - PYRENEES

31. Pic du Midi de Bigorre (laquet d'Oncet) (DESPAX, 1913).

32. Vallée du Bastan (NOURISSON, inédit).

33. Région de Néouvielle (DESPAX, 1924 ; PACAUD, 1935 a ;
NOURISSON, 1959).

34. Cirque de Troumouse (VEILLET et NOURISSON, inédit).

TARN - ET - GARONNE

35. Montauban (PRÉVOST, 1803).

SAONE - ET - LOIRE

36. Chagny (DADAY, 1910).

SEINE - ET - OISE

37. Argenteuil (SIMON, 1886).

38. Forêt de Fontainebleau (PACAUD, 1936 a).

39. Malabry, plateau de Villacoublay (BAUDOIN et coll., 1937).

40. Mantes (DADAY, 1910).

41. Meudon - Bellevue (SIMON, 1886).

42. Sucy-en-Brie (MATHIAS, 1926).

SOMME

43. Amiens (DADAY, 1910).

VENDEE

44. Noirmoutier (DADAY, 1910).

Il est bien évident que certaines stations mentionnées dans la liste précédente n'existent plus à l'heure actuelle. C'est le cas, par exemple, de la mare de Blénod-lès-Pont-à-Mousson (Meurthe-et-Moselle) qui, pour des raisons d'urbanisme, a été définitivement comblée en 1962. Il est vraisemblable de penser qu'il en est de même de toutes celles qui ont été signalées aux abords immédiats des grandes villes.

Etant donné le petit nombre de localités où l'on a pu récolter le Chirocéphale, on pourrait être tenté de considérer cette espèce comme particulièrement rare. En fait, l'étendue de son aire de répartition montre qu'on peut la trouver à peu près partout en France, dans des mares temporaires situées aussi bien à basse qu'à haute altitude. Je suis persuadé que des recherches rationnelles et systématiques démontreraient que ce Crustacé est bien plus commun qu'on ne le pense.

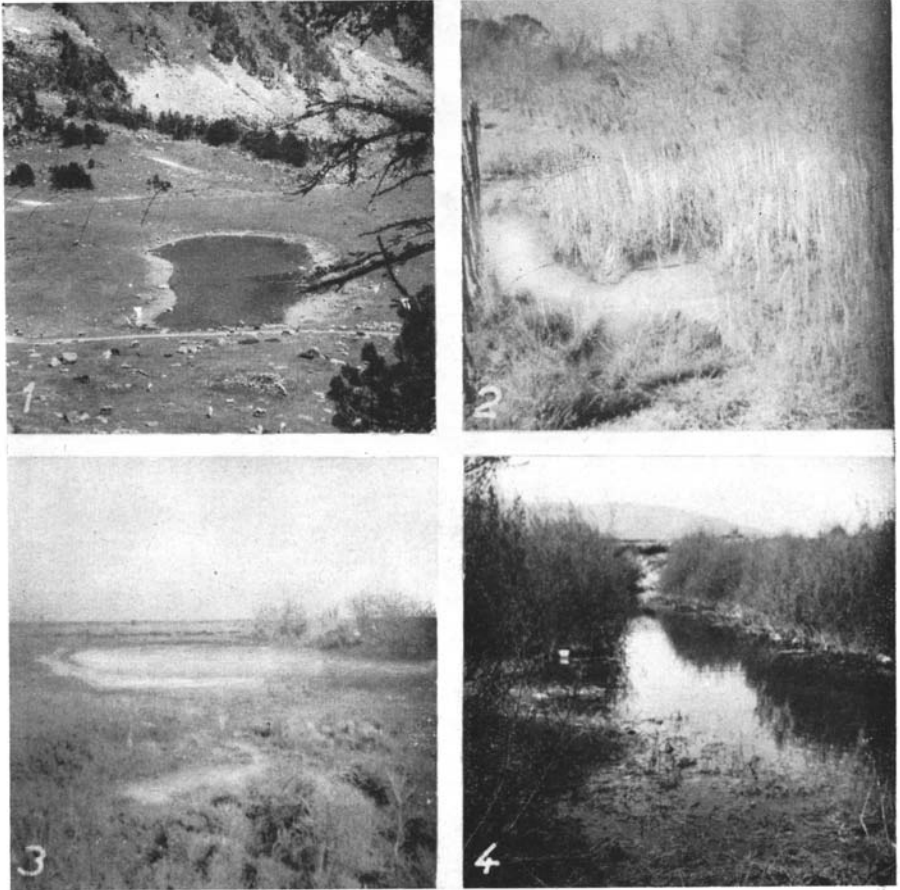


PLANCHE I

1. - Station A_1 du Plateau d'Aumar. — 2. - Station O_1 du Domaine de la Tour du Valat. — 3. - La « petite Cerisière » du Domaine de la Tour du Valat. — 4. - Mare de Blénod-lès-Pont-à-Mousson.

CHAPITRE II

LE MILIEU

On sait fort peu de choses sur les conditions écologiques des mares à Phyllopoies. Les observations qui ont été faites à ce propos sont trop isolées pour être d'un grand intérêt ou trop superficielles pour aboutir à des conclusions valables. Il est donc nécessaire, avant d'aller plus avant dans la connaissance de la biologie du Chirocéphale, de suivre l'évolution du milieu où il vit, d'en définir les caractéristiques et d'essayer de déterminer la nature des facteurs externes pouvant influencer le cycle vital de ce Crustacé.

Une telle étude ne peut se concevoir autrement qu'à l'aide d'observations répétées ; il est donc dans l'intérêt du chercheur de résider le plus près possible de son champ d'action, afin de se trouver à pied-d'œuvre aussi rapidement et aussi souvent qu'il est nécessaire. C'est une des raisons pour lesquelles j'ai choisi comme domaines d'observations et d'expérimentations, entre autres régions, le massif du Néouvielle (Hautes-Pyrénées) et la Tour du Valat (Camargue). Outre l'avantage appréciable de pouvoir bénéficier de l'hospitalité des Laboratoires locaux, ces deux régions offraient des conditions particulièrement propices à un travail d'écologie sur les Phyllopoies. En effet, d'une part, il existe dans chacune de ces régions un nombre important de mares groupées dans des espaces relativement restreints et, d'autre part, l'une étant réserve naturelle, l'autre propriété privée, j'avais toute latitude pour y placer à demeure des appareils de mesure.

Je n'envisagerai, dans ce chapitre, que l'aspect physico-chimique du milieu, me réservant d'étudier, par la suite, le cycle biologique du Chirocéphale.

I. — LES METHODES D'ANALYSE

De tous les facteurs du milieu susceptibles d'avoir quelque incidence sur le cycle vital du Chirocéphale, je n'ai retenu que les plus caractéristiques, du moins ceux qui me semblaient tels. Je les passe rapidement en revue en indiquant succinctement, pour chacun d'eux, la méthode d'analyse utilisée (*).

A. — Le pH.

Les pH ont été mesurés, soit par colorimétrie à l'aide du néocomparateur HELLIGE, soit par électrométrie au moyen d'un pH-mètre portatif à lecture directe du type HEITO. Quoique assez approximative, la méthode par colorimétrie satisfait amplement l'écologiste qui ne recherche pas spécialement la précision.

Dans la mesure du possible, les pH ont été mesurés sur place, sinon dès le retour au laboratoire.

B. — L'alcalinité totale.

L'alcalinité totale, ou titre alcalinométrique complet, est due aux carbonates alcalins et alcalino-terreux en solution dans l'eau. La titration se fait par SO_4H_2 N/10, en présence d'hélianthine. Les résultats sont exprimés en mg/l de CaO.

C. — La dureté totale ou titre hydrotimétrique.

La dureté totale ou titre hydrotimétrique est la somme des concentrations calcique et magnésienne. Elle s'exprime en degrés français ; un degré français équivaut à 10 mg de CO_3Ca par litre.

La détermination de la dureté totale se fait à l'aide du « complexon III ». Les alcalino-terreux présents dans l'eau sont amenés à former un complexe du type chélate avec le sel disodique de l'acide étylène-diamine tétracétique (= complexon III). La

(*) En ce qui concerne l'analyse physico-chimique des eaux, on consultera avec profit les ouvrages suivants :

— *Analyse physico-chimique des eaux de consommation*, par G. SIRJEAN, 1951, Librairie Le François, Paris.

— *Analyse chimique et physico-chimique de l'eau*, par J. RODIER, 1960, Dunod, Paris.

disparition des dernières traces d'éléments à doser est décelée par le virage d'un indicateur coloré spécifique, le noir ériochrome T.

D. — Le calcium.

Le calcium est dosé par la méthode au complexon III. L'indicateur coloré spécifique est la murexide. Les résultats sont exprimés en mg de CaO par litre.

E. — Le magnésium.

La teneur des eaux en magnésium est obtenue par différence entre la dureté totale et la dureté calcique. Elle est exprimée en mg de MgO par litre.

F. — La chlorinité.

Les chlorures sont dosés, en milieu neutre, par une solution titrée de AgNO_3 , en présence de chromate de potassium. Les résultats sont donnés en gr de NaCl par litre.

G. — Les sulfates.

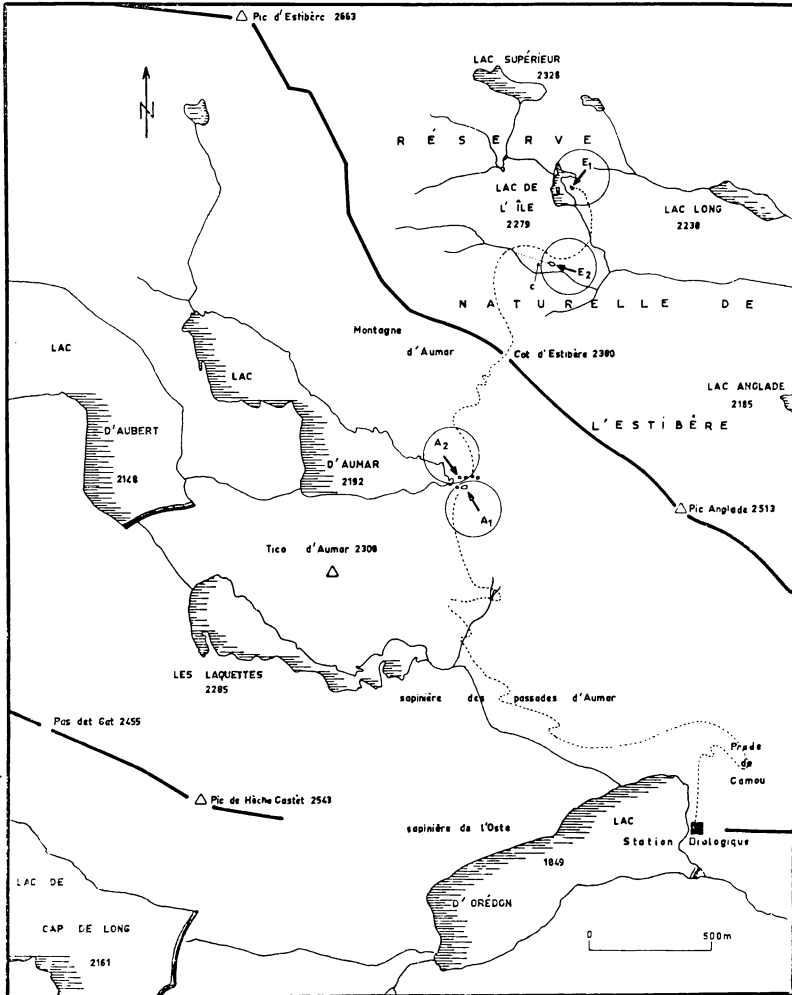
La recherche des sulfates n'a été faite que dans quelques stations et n'a pas donné lieu à des dosages. La méthode employée consiste à précipiter les ions SO_4^{--} à l'état de sulfate de baryum.

H. — L'oxygène dissous.

L'oxygène dissous dans l'eau est dosé selon la méthode de WINKLER. Les résultats sont exprimés en mg de O_2 par litre.

I. — Les matières organiques.

Le taux des matières organiques en solution dans l'eau se mesure par la quantité de permanganate de potassium que ces substances sont susceptibles de réduire, soit en milieu acide pour les matières organiques d'origine végétale, soit en milieu alcalin pour celles d'origine animale. Cette teneur s'exprime en mg de O_2 emprunté au permanganate par litre.



PLAN I

Région de Néouvielle

c : canal de mise en eau de la station E₂

J. — La température.

Les températures ont été mesurées, le plus souvent possible, à l'aide d'une thermosonde enregistreuse. Lorsque j'étais dans l'impossibilité d'utiliser un tel appareil, j'ai employé un simple thermomètre à maxima-minima gradué au 1/10 de degré.

K. — Le niveau des eaux.

Parallèlement aux mesures physico-chimiques, j'ai noté régulièrement les variations du niveau des eaux des mares. Ces mesures de niveau ont été effectuées à l'aide d'un repère gradué, placé à l'endroit le plus profond de la mare ou, lorsque celui-ci n'était pas accessible, au moyen de plusieurs repères déplacés au fur et à mesure du retrait des eaux.

II. — ETUDE DE DEUX MILIEUX NATURELS

A. — Le Massif du Néouvielle : Plateau d'Aumar et Réserve Naturelle de l'Estibère.

1°) SITUATION GÉOGRAPHIQUE ET NATURE DU SUBSTRAT.

Le Plateau d'Aumar et la Réserve Naturelle de l'Estibère font partie du Massif du Néouvielle, axe montagneux situé au sud du Pays de Bigorre, perpendiculaire aux Chaînes frontières et comprenant les plus hauts sommets pyrénéens entièrement français. Ce massif, essentiellement granitique, a subi l'action abrasive des glaciers (ROUBAULT, 1930) ; les nombreux lacs et les innombrables cuvettes de cette région lacustre sont presque tous placés sur le granite et en rapport avec le modelé glaciaire (CHOUARD, 1931).

2°) ASPECT, MISE EN EAU ET DURÉE DE LA STATION A₁ DU PLATEAU D'AUMAR.

La mare, qui fait l'objet principal de cette étude, est la plus grande (environ 150 m²) et la plus profonde (1,60 m) des dépressions creusées dans la moraine frontale derrière laquelle s'est formé le Lac d'Aumar (voir Plan I, p. 26). A son niveau maximum, c'est une vaste nappe d'eau limpide totalement dépourvue de végétation.

La mise en eau de cette mare est assurée par la fonte des neiges qui s'accumulent sur toute la région durant l'hiver.

Le réchauffement qui prélude au dégel se produit évidemment à des dates variables suivant les années, mais d'une manière générale, on peut considérer que ce petit bassin lacustre atteint son niveau maximum dans les derniers jours de mai ou au cours de la première quinzaine de juin.

Les dernières traces de neige à peine disparues, on assiste à une baisse rapide du niveau des eaux (fig. 2, p. 29). Cela tient essentiellement à la nature détritique du sous-sol favorisant l'infiltration des eaux en profondeur. A cette infiltration, qui se ralentit à mesure que les zones profondes se gorgent d'eau, s'ajoute l'intensité de l'évaporation qui croît en même temps que l'insolation et la sécheresse. CASSAGNAU (1961) a calculé que, le 1^{er} août 1956, l'évaporation moyenne d'un plan d'eau à l'air libre atteignait :

0,05 mm	par heure	entre	20	et	8 heures,
0,12 mm		»	8	et	12 heures,
0,24 mm		»	12	et	20 heures.

D'après ce même auteur, il faut compter une évaporation moyenne de 3 mm par jour de beau temps.

Les précipitations estivales, parfois importantes, peuvent prolonger la durée de cette mare, mais elles ne provoquent jamais de remise en eau spectaculaire. Si l'on excepte certaines années particulièrement pluvieuses, dans la plupart des cas l'assèchement est total et définitif dans le courant du mois d'août.

3°) CARACTÉRISTIQUES CHIMIQUES.

Une des caractéristiques principales de ce milieu, déjà notée par PACAUD en 1936 (b) est son extrême pauvreté en substances dissoutes. L'absence quasiment totale des alcalino-terreux, calcium et magnésium, est en relation avec la nature acide de la roche qui recueille les eaux de fonte des neiges ; cela explique également les oscillations du pH autour d'une valeur moyenne de 5,5 (fig. 2, p. 29).

La mare étant dépourvue de végétation macroscopique, le taux des matières organiques d'origine végétale en solution dans l'eau est très faible. Certes, il augmente progressivement au fur et à mesure que le niveau de la mare s'abaisse, mais il n'atteint jamais

des valeurs très élevées. Ainsi, en 1959, j'ai noté un taux maximal d'oxydabilité de 5 mg de O₂ par litre. La concentration des matières organiques d'origine animale n'est d'ailleurs pas plus importante. Nulle ou à peu près, lors de la mise en eau de la mare, elle augmente légèrement avec l'arrivée des troupeaux qui séjournent sur le plateau durant tout l'été. En 1959, quelques jours avant l'assèchement complet de la station, j'ai pu mesurer un taux d'oxydabilité égal à 4 mg de O₂ par litre. Dans ces conditions, il n'est pas étonnant de ne pas trouver trace des termes ultimes de la destruction de ces substances, à savoir : les sulfates, les chlorures, les nitrates, etc...

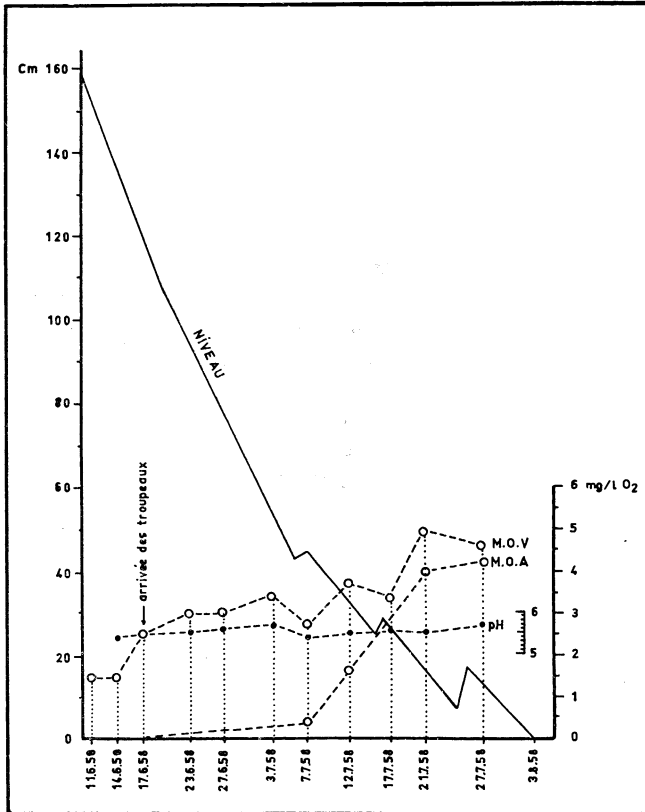


FIG. 2

Evolution de la composition chimique
de la station A₁ du plateau d'Aumar
M. O. V. : matières organiques d'origine végétale
M. O. A. : matières organiques d'origine animale

4°) LES CARACTÉRISTIQUES PHYSIQUES.

CHOUARD (1949 a), dans son mémoire sur les caractères généraux des Pyrénées centrales donne les caractéristiques essentielles des conditions climatiques dans le Massif du Néouvielle. Ainsi, il note pour le Plateau d'Aumar :

Températures sous abri :

En été : max. 15 à 26° C ;
min. 0 à 12° C ;
amplitude diurne la plus fréquente : 8 à 20° C.

En octobre : max. 5 à 9° C ;
min. — 4 à + 3° C ;
amplitude diurne la plus fréquente : 8 à 10° C.

Des variations thermiques de cet ordre sont également enregistrées quotidiennement dans les petits bassins lacustres de faible profondeur. Si, pendant la phase de déneigement, la température de l'eau des mares se maintient à peu près constante du fait de l'apport continu d'eau froide, l'amplitude des variations journalières augmente et s'exagère à mesure que l'assèchement se précise (fig. 3 et 4, p. 31). Au contraire, les différences existant entre les températures relevées en surface et celles mesurées sur le fond s'estompent avec le retrait progressif des eaux.

Si la faune disparaît avec le retrait total des eaux, il ne faut perdre de vue qu'il subsiste des formes de résistance (œufs durables, par exemple) qui continuent à être soumises aux rigueurs du climat.

Après l'assèchement, le sol qui constitue le fond de la mare est soumis, en été, à l'action directe du rayonnement solaire. Les écarts journaliers de températures deviennent alors considérables. CASSAGNAU (1961), effectuant des enregistrements de températures en prairie subalpine, au bord du Lac d'Orédon, a noté qu'en surface, sur un sol nu et terreux, le 29 juin 1957, l'amplitude des variations journalières était de l'ordre de 40° C. En revanche, l'hiver, l'épaisse couche de neige qui recouvre le plateau entretient, au niveau du sol, une température constante voisine de 1° C (*).

(*) Communication orale de M. ANGELIER.

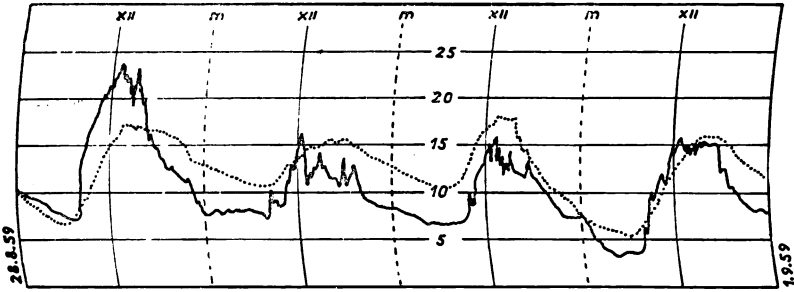


FIG. 3

Températures relevées dans la station E_2 à son niveau maximum
—— : température de l'air ambiant
- - - - : température de l'eau

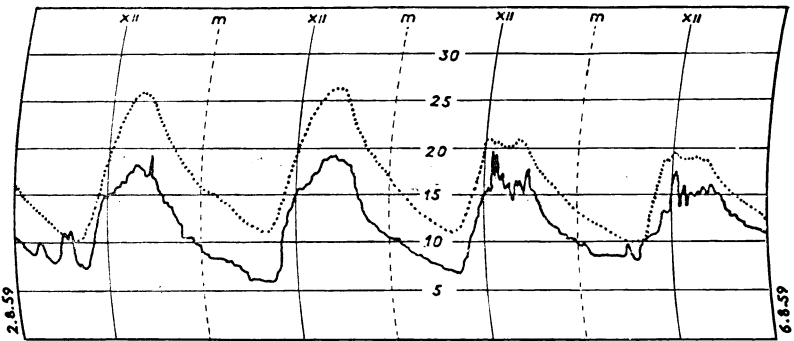


FIG. 4

Températures relevées dans la station E_1 en voie d'assèchement
—— : température de l'air ambiant
- - - - : température de l'eau

B. — La Camargue : le Domaine de la Tour du Valat.

1°) ASPECT DU BIOTOPE.

En Camargue, les Phyllopo­des se rencontrent dans des biotopes variés. Les plus fréquemment cités sont : les mares temporaires, les anciens canaux d'apport d'eau douce mis en eau lors des fortes pluies, les flaques d'eau importantes qui subsistent après les précipitations abondantes, les rizières et, enfin, les vignobles inondés chaque année pour les préserver du *Phylloxera*.

La station que j'ai choisie pour représenter un type de mare à Phyllopoïes est une dépression peu profonde (environ 30 cm), située sur le Domaine de la Tour du Valat et connue sous le nom de « petite cerisière » (plan II, p. 33). Sa superficie n'excède pas une vingtaine d'ares (BIGOT, 1955). On y rencontre successivement ou simultanément cinq des six genres de Phyllopoïes connus de Camargue (NOURISSON et AGUESSE, 1961), à savoir : *Tanymastix lacunae* GUÉRIN, *Triops cancriformis* BOSCH, *Branchipus stagnalis* L., *Chirocephalus diaphanus* PRÉVOST, *Imnadia yeyetta* HERTZOG.

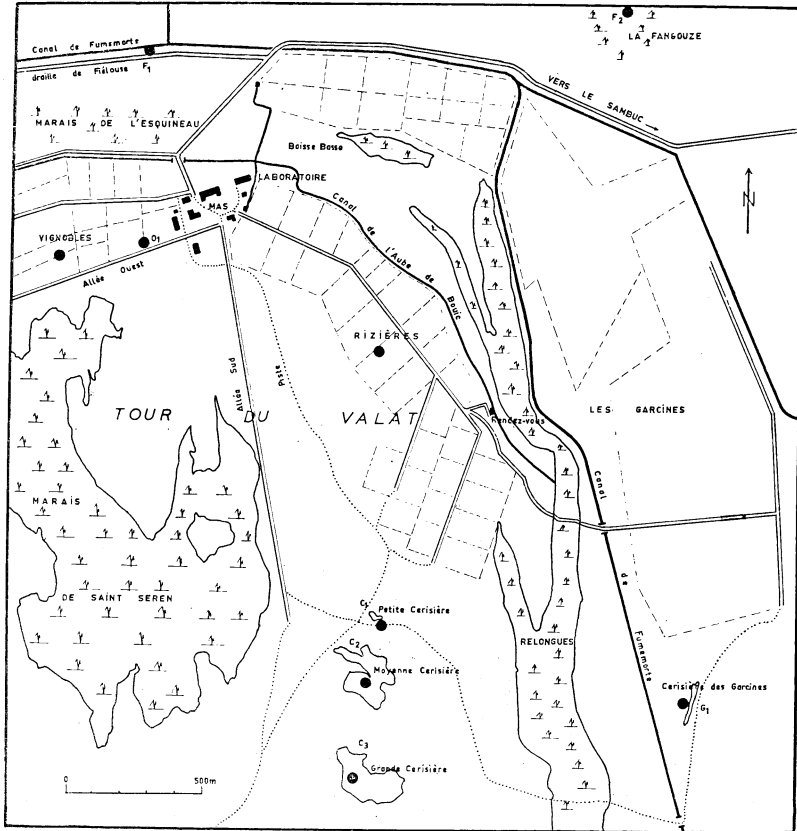
La végétation de la Cerisière est, avant tout, terrestre : les mises en eau sont, dans leur ensemble, de trop courte durée pour que de véritables plantes aquatiques puissent y prospérer. Après les pluies, cette mare présente l'aspect d'un milieu terrestre inondé. En été principalement, il est fréquent de voir les *Statice limonium* et les *Aster tripolium* en fleurs émerger de l'eau où nagent les nauplius nouvellement éclos. En automne, en revanche, cette végétation est réduite à quelques débris complètement desséchés.

2°) MISE EN EAU ET DURÉE DE LA PETITE CERISIÈRE.

En comparant les données pluviométriques enregistrées à la Station météorologique de Salin de Badon (*) et les dates de mise en eau de la petite Cerisière pour l'année 1959, on constate que ces dernières correspondent aux périodes de forte pluviosité (fig. 5, p. 34). Cependant, l'existence et la durée de ce petit bassin lacustre ne sont pas uniquement déterminées par la quantité d'eau reçue, mais elles sont aussi étroitement liées aux variations de la nappe phréatique. HEURTEAUX (1962, p. 20) écrit à ce sujet : « Pendant la saison pluvieuse, la stagnation quasi-permanente d'eau en surface n'est pas uniquement due à la faible perméabilité des limons superficiels, mais aussi et surtout à l'affleurement de la nappe. Les averses d'été n'ont pas d'effet mesurable sur la nappe phréatique. Il y a tout lieu de penser que les eaux de pluies imprègnent seulement les couches supérieures du sol desséché et sont, soit immédiatement évaporées, soit utilisées par les végétaux. Par contre, les gros orages influent sur le niveau de la nappe dont la remontée est sensible jusqu'au ressuyage complet ».

La faible porosité des limons (selon HEURTEAUX, 1962, p. 18, leur perméabilité est de l'ordre du 1 000^e voire du 10 000^e de cm

(*) La station météorologique de Salin de Badon est située à 5 kilomètres environ de la Tour du Valat.



PLAN II

Domaine de la Tour du Valat
Ronds noirs : Stations à PhyllopoDES

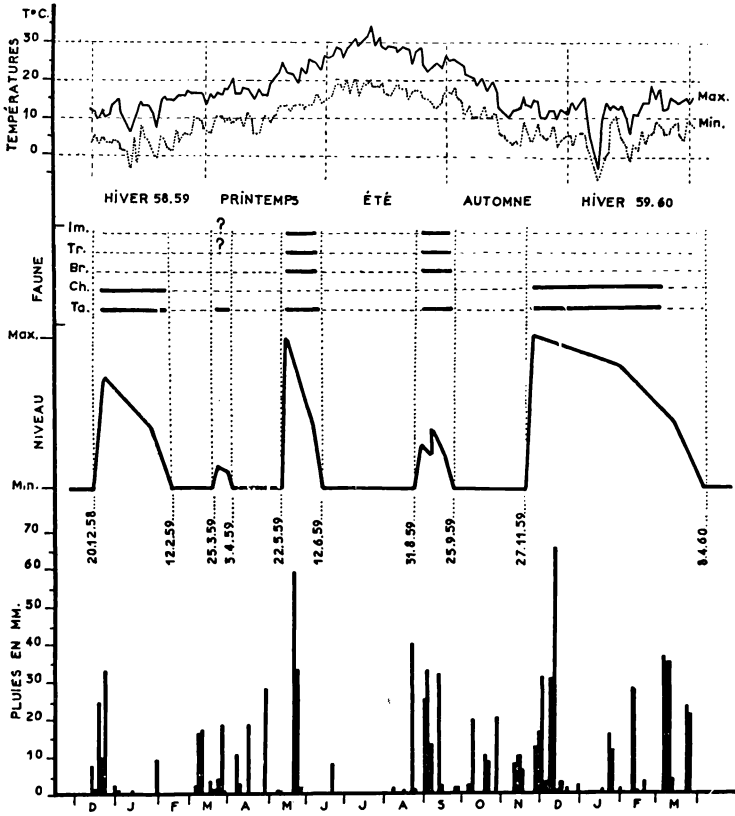


FIG. 5

Schéma résumant l'évolution annuelle de la petite Cerisière et de sa faune (uniquement les Phyllopodes) en relation avec les conditions climatiques.

Im : *Imnadia yeyetta*. — Tr : *Triops cancriformis*

Br : *Branchipus stagnalis*. — Ch : *Chirocephalus diaphamus*

Ta : *Tanymastix lacunæ*

par minute) est compensée par une intense évaporation favorisée non seulement par les fortes chaleurs estivales, mais également par la fréquence et la violence des vents secs du Nord-Ouest (soixante-dix jours de mistral dont la vitesse peut atteindre 120 km/h, MARRES, 1958, p. 474). D'après TALLON (1958), l'évaporation est en Camargue de 1,50 m par an, contre 0,50 m seulement de pluie. C'est donc, en définitive, l'intensité de l'évaporation qui règle la durée de la mare.

L'existence de la petite Cerisière est intimement liée aux conditions météorologiques. Les dates de mise en eau de cette station et sa durée varient en même temps que les conditions climatiques. D'une manière générale, les pluies d'automne provoquent un important gonflement de la nappe favorisant la remise en eau de la Cerisière, laquelle, alimentée par les abondantes précipitations d'hiver, demeure en eau pendant plusieurs mois consécutifs. En revanche, les remises en eau dues aux averses orageuses du printemps et de l'été sont toujours de brève durée.

3°) NATURE DU SUBSTRAT ET COMPOSITION CHIMIQUE DU MILIEU.

Les sols camarguais sont constitués par des limons argileux d'origine rhodanienne, riches en calcium et plus ou moins imprégnés des sels de la mer (TALLON, 1958). La teneur des sols en NaCl, en particulier, est excessivement variable d'un point à un autre ; cette hétérogénéité se manifeste d'ailleurs en surface dans la répartition des groupements végétaux plus ou moins halophiles.

Au niveau de la Cerisière, la charge du substrat en NaCl n'est pas importante et les eaux accumulées dans cette dépression accusent une chlorinité généralement inférieure à 1 gr/l de NaCl. La concentration en ions Ca^{++} et Mg^{++} est également faible : le degré hydrotimétrique le plus élevé atteint seulement 30° F. Il s'en suit que le pH est légèrement alcalin et oscille entre les valeurs extrêmes 7,5 et 8.

Malgré une couverture végétale de fond relativement importante (BIGOT, 1955), le taux des matières organiques d'origine végétale en solution dans l'eau est faible (19,2 mg/l de O_2) ; la concentration des matières organiques d'origine animale est encore plus faible (13,8 mg/l de O_2 , au plus).

Ces quelques résultats (fig. 6, p. 36) montrent que les eaux de la petite Cerisière sont faiblement minéralisées. Les diverses

concentrations des substances en solution dans l'eau augmentent progressivement au fur et à mesure de l'assèchement de la mare, mais elles n'atteignent jamais des valeurs élevées.

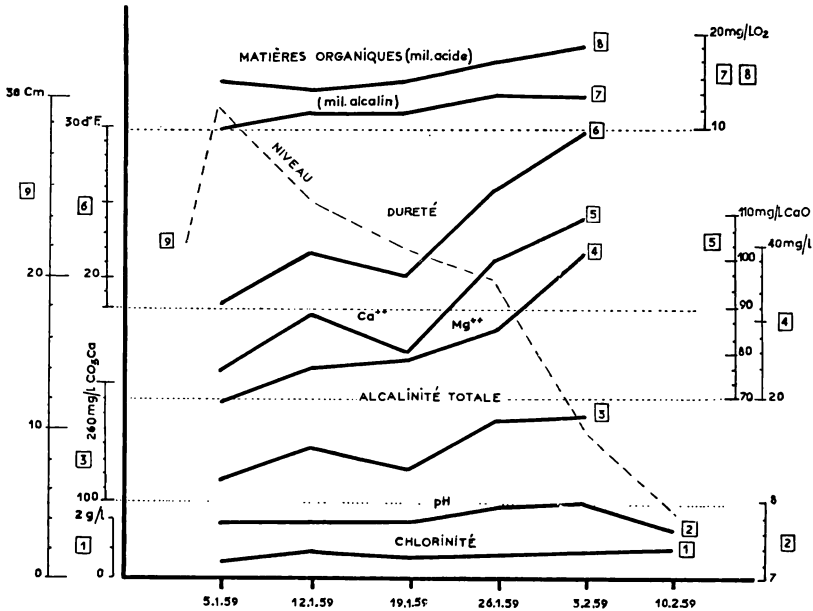


FIG. 6

Evolution de la composition chimique de l'eau de la petite Cerisière

4°) CARACTÉRISTIQUES PHYSIQUES.

Le cycle annuel de la température de l'air ambiant peut être divisé en deux périodes distinctes : une période froide s'étendant de novembre à avril et pendant laquelle la température varie de -5°C à $+15^{\circ} \text{C}$, une période chaude de mai à octobre durant laquelle les écarts de température sont compris entre $+15^{\circ}$ et $+30^{\circ} \text{C}$ (fig. 5, p. 36). Quoique d'amplitude légèrement plus faible, les variations enregistrées dans les nappes d'eau peu profondes correspondent à celles relevées dans l'air ambiant (fig. 7 et 8, p. 37). Ainsi, lors des remises en eau automnales et hivernales, les fluctuations de la température de l'eau se situent en dessous d'une valeur limite de $+15^{\circ} \text{C}$, tandis qu'en été, elles se placent nettement au-dessus.

A quelques exceptions près, en Camargue, l'amplitude des variations journalières de la température de l'eau des mares n'est pas importante. La petite Cerisière constitue un milieu aquatique où règne une certaine stabilité thermique.

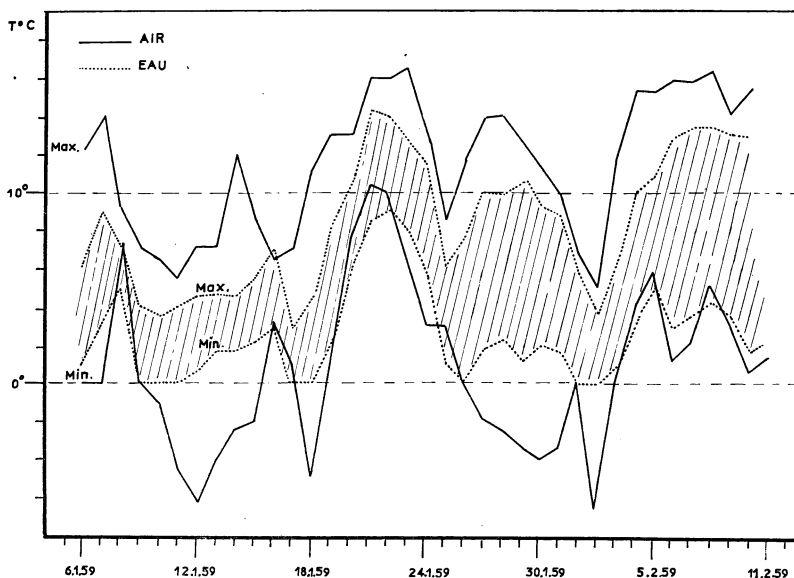


FIG. 7
Amplitude des variations journalières de la température

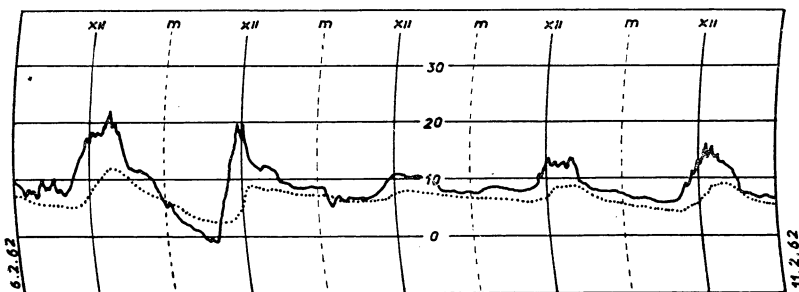


FIG. 8
Températures relevées dans la petite Cerisière
— : température de l'air ambiant
- - - : température de l'eau

C. — CONCLUSION

Après avoir passé rapidement en revue les principales caractéristiques physico-chimiques de deux milieux naturels, il convient maintenant de les comparer afin de mettre en évidence, s'il y a lieu, ressemblances et dissemblances.

Qu'il s'agisse des Pyrénées ou de la Camargue, l'alimentation des mares à Phyllopodes est essentiellement d'origine atmosphérique. C'est dire que l'existence de ces mares, ainsi que leur durée, sont étroitement liées aux conditions climatiques.

Bien que de composition chimique différente, les eaux de ces deux milieux se caractérisent par leur faible minéralisation et, surtout, par le fait que les concentrations des substances en solution augmentent progressivement au fur et à mesure que l'assèchement des mares se précise sans jamais subir de variations de grande amplitude, ni atteindre des valeurs très élevées.

Du point de vue de l'évolution de leur composition chimique, ces deux milieux ne présentent pas de dissemblances très accusées ; en revanche, ils s'opposent nettement par leurs caractéristiques physiques. En effet, alors que l'on enregistre journallement dans les mares de hautes montagnes des variations très importantes de la température de l'eau, les mares de Camargue montrent une certaine stabilité thermique. Dans cette dernière région, les variations journalières sont remplacées par des *variations saisonnières*, lesquelles permettent de distinguer nettement deux catégories de mares : les mares d'hiver, froides et de longue durée, les mares d'été, chaudes et de courte durée.

CHAPITRE III

CYCLE BIOLOGIQUE DE *CHIROCEPHALUS DIAPHANUS*

I. — CHRONOLOGIE DU DEVELOPPEMENT

Sans entrer dans les détails des diverses étapes de la croissance, sujet sur lequel j'aurai l'occasion de revenir par la suite (p. 88), on peut diviser l'existence d'un Phyllopode en trois phases distinctes (REYNIER, 1959 ; NOURISSON, 1959 a) :

- une période larvaire de courte durée se caractérisant essentiellement par l'acquisition et la différenciation des métamères thoraciques et abdominaux ;
- une période juvénile ou de prépuberté à la fin de laquelle est réalisée la forme adulte ;
- une période adulte comportant l'accouplement, l'incubation et la ponte.

Le but de ce chapitre est d'essayer de chiffrer la durée de ces grandes étapes biologiques par l'observation des animaux dans leur domaine naturel. Les informations ainsi recueillies serviront de base de comparaison pour étudier l'influence de l'environnement sur le cycle vital du Chirocéphale.

La méthode d'étude consiste à prélever régulièrement, le plus tôt possible après la mise en eau des mares et jusqu'à leur assèchement complet, des échantillons de faune, afin d'en extraire et d'en identifier les différents stades de Phyllopodes. Ces prises d'échan-

tillons sont faites à l'aide d'un simple filet à plancton dont les mailles sont suffisamment fines pour retenir les plus jeunes stades.

La répartition de la faune, même dans un espace restreint, n'est pas homogène ; elle est liée à des facteurs externes tels que la luminosité (le phototropisme des nauplius est un phénomène connu depuis longtemps), la température, le vent, etc... Aussi, pour réduire d'autant les erreurs d'échantillonnage, chaque prélèvement comporte plusieurs « coups de filet », donnés à des niveaux et à des emplacements divers. Enfin, le nombre des prélèvements est volontairement limité afin de ne pas modifier, d'une manière trop importante, la composition de la population ; cela devient impératif en Camargue où l'effectif des populations est généralement réduit.

Les résultats ainsi obtenus, bien que je n'entende pas leur accorder une valeur rigoureuse, sont satisfaisants et donnent une image fidèle de l'évolution de la population.

A. — L'éclosion.

Il ressort des nombreuses observations faites en Camargue et dans les Pyrénées que, dans une mare, toutes les éclosions de nauplius ne se produisent pas simultanément, mais s'échelonnent sur une période de plus ou moins longue durée.

En 1958, par exemple, en ce qui concerne la station A₁ du Plateau d'Aumar (plan I, p. 26), j'ai récolté des nauplius et des stades un peu plus avancés (I et II) du 20 mai, date du premier prélèvement, au 5 juin. En outre, étant donné que le dégel s'est amorcé, cette année-là, dès les premiers jours de mai (ANGELIER, *in litt.*), on est en droit de penser que les toutes premières éclosions se sont produites beaucoup plus tôt. D'ailleurs, en 1959, dans une mare voisine de la précédente (A₂), j'ai recueilli de très jeunes stades huit jours environ après le commencement de la fonte des neiges et moins de trois jours après avoir remis artificiellement en eau une mare de la réserve naturelle de l'Estibère (E₂). J'ai obtenu des résultats identiques en Camargue, où l'apparition des premières larves suit de près l'immersion des « gîtes » à Phyllopes (NOURISSON et AGUESSE, 1961).

On peut donc considérer, en accord avec les auteurs (MATHIAS, 1937, p. 6 ; HALL, 1961, p. 212), que les premiers nauplius apparaissent tout au début de la mise en eau des mares et que les éclosions se succèdent pendant une quinzaine de jours au minimum.

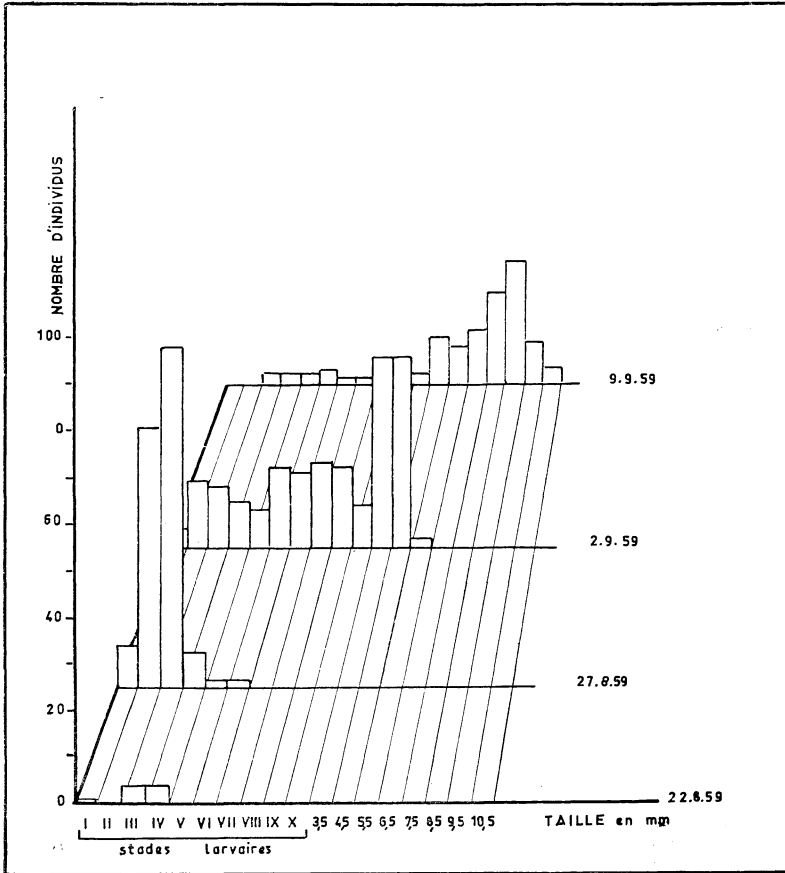


FIG. 9

Evolution de la seconde génération de Chirocéphales
lors de la remise en eau de la station E₂

De plus, il est logique d'admettre que l'étalement de la période d'éclosion est d'autant plus long que la mise en eau du milieu est progressive ; c'est le cas, en particulier, des mares alimentées par la fonte des neiges.

B. — Durée de la période larvaire.

Le stéréogramme ci-avant (fig. 9, p. 41) illustre l'évolution d'une génération de Chirocéphales d'une mare de l'Estibère (E₂, plan I, p. 26) remise artificiellement en eau.

Le premier prélèvement, effectué quatre jours après l'immersion totale de la station, révèle l'existence de quelques stades IV, c'est-à-dire que les premiers nauplius, comme je l'ai souligné dans le paragraphe précédent, apparaissent tout au début de la remise en eau.

Si l'on admet arbitrairement que la période larvaire s'achève au stade X comme je le justifierai dans la seconde partie de ce mémoire, on constate que sa durée est inférieure à quinze jours puisque, deux semaines exactement après l'apparition des premières éclosions, les individus les plus âgés ne présentent plus les caractères propres à la larve.

C. — Durée de la période juvénile.

Par définition, je considère que la période de prépuberté se termine au moment où l'individu devient apte à se reproduire. Chez la femelle de *Chirocephalus diaphanus*, la présence d'œufs dans le sac ovigère, d'ovocytes bien développés dans les oviductes ou même dans les ovaires sont des signes certains de maturité sexuelle ; ces caractères morphologiques sont d'autant plus faciles à mettre en évidence qu'ils sont visibles extérieurement, par transparence. En revanche, il n'existe pas, chez le mâle de cette espèce, de critères aussi bien définis permettant de reconnaître, à coup sûr, les individus pubères de ceux qui ne le sont point encore. Néanmoins, étant donné que l'accouplement, ainsi que je le démontrerai par la suite (p. 80), est indispensable au passage des ovocytes de l'oviducte dans l'utérus, on peut admettre que, dans la nature, la présence de femelles ovigères sous-entend celle des mâles adultes.

En ce qui concerne la station A₁ du Plateau d'Aumar, en 1958, les premières femelles ovigères ont été récoltées à partir du 17 juin,

c'est-à-dire environ un mois et demi après le début de la mise en eau de la mare. En considérant que les premières éclosions se produisent dans les huit jours qui suivent le commencement de la fonte des neiges, que l'étape larvaire n'excède guère une dizaine de jours, on peut estimer que la période juvénile a une durée approximative de trois semaines. C'est également ce que l'on observe en Camargue, où les Chirocéphales n'acquièrent généralement la maturité génitale qu'au bout d'une trentaine de jours.

D. — Durée de la période adulte - Longévité.

MATHIAS (1937), dans son mémoire sur la biologie des Crustacés Phyllopoïdes, considère avec justes raisons que les observations concernant la durée de vie de ces animaux sont difficiles à faire dans la nature. Bien souvent, en effet, l'assèchement prématuré des mares vient mettre un terme plus ou moins précoce à leur existence. C'est le cas de la plupart des mares pyrénéennes, lesquelles sont généralement de courte durée, mais en Camargue, à la faveur d'un automne et d'un hiver particulièrement pluvieux, il arrive que certaines mares à Phyllopoïdes demeurent en eau pendant de longs mois.

En 1959, la petite Cerisière, alimentée par les pluies abondantes de fin novembre et de début décembre, ne s'est totalement asséchée que dans le courant du mois d'avril. Or, cette année-là, *Tanymastix* et *Chirocephalus* disparurent de la station dès le mois de mars, c'est-à-dire environ trois mois après les premières éclosions. La durée de vie maximale de ces Crustacés n'excéderait donc pas un trimestre. C'est, remarquons-le, la longévité moyenne admise par les auteurs pour de nombreux Anostracés, à savoir : deux à trois mois pour *Chirocephalus diaphanus* (HALL, 1961), quarante-cinq à quatre vingt-dix jours pour *Chirocephalus* (*Chirocephalopsis*) *grubei* (KALLINOWSKY, 1955), cinq mois au plus pour *Eubbranchipus vernalis* (DEXTER et KUEHNLE, 1951), neuf semaines pour *Eubbranchipus serratus* (DEXTER et FERGUSON, 1943), deux mois et demi pour *Eubbranchipus holmani* (MOORE, 1963), quatre mois pour *Tanymastix lacunae* (MULLER, 1918), quatre mois également pour *Artemia salina* (LOCHHEAD, 1941),

En résumé, bien que FERGUSON (1939) et COOPEY (1950) citent des exemples d'espèces (*Eubbranchipus vernalis*, *Eubbranchipus oregonus*) ayant vécu près de six mois, on peut estimer avec MATHIAS (1937, p. 68), en faisant évidemment abstraction des

causes fortuites qui viennent interrompre brutalement la vie de ces animaux, que la durée de vie normale des Phyllopoques ne doit généralement pas dépasser quatre mois.

Chez *Chirocephalus diaphanus*, on sait que l'accouplement est indispensable au passage des ovocytes dans l'utérus (p. 42). Etant donné que, chez ce Crustacé, les œufs sont incubés pendant quarante-huit heures et que la femelle est susceptible de s'accoupler à nouveau très peu de temps après avoir pondu, les chances de récolter dans la nature des femelles adultes « sans œufs » sont assez réduites. Pourtant, en 1960, dans la cerisière des Garcines (G₁, plan II, p. 33), trois mois environ après la mise en eau de cette station, après avoir collecté des mâles et des femelles en nombre sensiblement égal, je n'ai plus récolté que des femelles ayant la poche incubatrice entièrement vide, les oviductes bourrés d'ovocytes. Cela ne peut s'expliquer que par la disparition prématurée des mâles puisque c'est l'accouplement qui détermine le passage des ovocytes dans l'utérus. Cette observation corrobore celles de CREASER (1937), de BAUDOIN et coll. (1937), de COOPEY (1950), de MASSAL (1951) et semble indiquer que la longévité des mâles est moindre que celle des femelles. Pour CREASER : « This is the probable explanation of the statement so often found in the literature on various species of Phyllopoques : the male of this species is unknown ». Sans être aussi catégorique — la reproduction parthénogénétique est effectivement connue chez les Phyllopoques (VANDEL, 1924 ; ARTOM, 1931, ...) — il importe de souligner, une fois de plus, que le sex-ratio d'une espèce ne peut être déterminé avec certitude qu'à la suite d'observations répétées.

II. — CYCLE ANNUEL :

EXISTENCE D'UNE GENERATION UNIQUE

On sait déjà (p. 27) qu'à son niveau le plus haut, la mare A₁ du Massif du Néouvielle s'étale sur une surface approximative de 150 m² et accuse une profondeur maximale de 1,60 m. A ce stade, la prospection faunistique du milieu est rendue difficile du fait que tous les points de ce plan d'eau ne sont pas également accessibles ; elle devient plus aisée avec le retrait progressif des eaux. C'est pourquoi, en 1958, bien que la mise en eau de cette station ait eu lieu courant mai, je n'ai pu tenir compte des

résultats des prélèvements de faune effectués antérieurement au 14 juin ; de toute évidence, ils ne traduisaient pas l'état véritable de la population. Par la suite, onze prélèvements successifs m'ont permis de tracer les séries d'histogrammes ci-après (fig. 10 et 11, p. 47 et 48). Chaque histogramme représente, pour un échantillon donné, la distribution des fréquences des tailles observées. Les mesures, faites à l'aide de la chambre claire, intéressent la longueur totale du corps de l'animal.

L'allure caractéristique de tous les histogrammes de fréquences, courbes en cloche unimodales, illustre bien l'évolution d'une génération unique. Le calcul de l'écart moyen de chaque distribution montre d'ailleurs que les étendues des dispersions diminuent au fur et à mesure que les valeurs successives des moyennes arithmétiques se déplacent vers les hautes tailles (tableau I).

TABLEAU I

Evolution d'une population de *Chirocephalus diaphanus*

Date des prélèvements (1958)	Nombre d'individus		Moyenne arithmétique de la longueur		Classe modale		Ecart moyen	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
14 juin	48	40	6,6	7,5	5	7,5	1,58	1,55
17 juin	18	19	6,8	7,3	7	7,5	1,38	1,50
20 juin	31	32	8	8,3	6,5	8	1,42	1,47
28 juin	109	116	8,8	9,7	9	9,5	1	1,26
3 juillet	96	133	9,4	9,5	9,5	10,5	0,93	1,06
6 juillet	119	103	9,3	10,2	9,5	10,5	0,84	1,12
9 juillet	92	132	9,5	10,1	9,5	11	0,91	1,15
11 juillet	108	116	10,4	10,6	10,5	10,5	0,78	1,03
19 juillet	63	102	10,5	10,4	10,5	10,5	1,02	0,71
22 juillet	114	107	11,1	10,6	11	11	0,47	0,65
28 juillet	98	124	11,3	11,2	11,5	11	0,49	0,67

En d'autres termes, cela signifie que l'ensemble de la population tend vers l'état adulte et que les œufs fraîchement pondus ne se développent pas immédiatement. C'est ce qui me permettait d'écrire en 1959 : « Dans la nature, chaque génération est séparée de la précédente par une période d'assèchement ». Ce résultat venait confirmer ce que d'autres auteurs avant moi (BOND, 1934 ; DEXTER, 1946 ; COOPEY, 1946, 1950 ; MOORE, 1951) avaient

pressenti, voire démontré pour des espèces voisines. MOORE (1951), notamment, résumant ses observations sur la biologie de *Streptocephalus seali*, écrit : « Measurements of a large series of individuals from each collection show a normal and gradually increasing, body length distribution curve indicating that probably a single generation was involved ». Plus tard, LINDER H. (1959), RZOSKA (1961), DE LEPINEY (1961), ont formulé des conclusions analogues pour *Chirocephalopsis bundyi*, *Triops granarius* et *Streptocephalus torvicornis* var. *bucheti*.

Si HALL (1961), après DEXTER et KUEHNLE (1951), signale l'existence de deux générations successives de Phyllopoïdes dans une mare n'ayant jamais été asséchée, il insiste sur le fait que les variations du niveau des eaux, lors des fortes pluies par exemple, provoquent l'immersion de zones susceptibles de contenir des œufs secs ; cet auteur se demande alors si, en définitive, ce ne sont pas ces œufs qui donnent naissance à la seconde génération. J'ai également de bonnes raisons de le croire. En effet, en 1959, bien que la station A₁ du Plateau d'Aumar ne se soit pas entièrement asséchée, le 2 août, environ deux mois après le début de la mise en eau, les Chirocéphales disparaissent totalement. Dans la flaque d'eau qui subsiste alors, je ne récolte aucun jeune stade jusqu'au jour où une période de forte pluviosité provoque l'inondation des zones périphériques émergées. En supposant que cet apport d'eau douce ait entraîné une modification quelconque du milieu favorisant le développement des œufs, on aurait dû assister à l'éclosion massive des œufs pondus par les innombrables femelles rassemblées dans cette flaque d'eau quelques semaines auparavant. Or, malgré une prospection minutieuse, je n'ai pu recueillir qu'une soixantaine de nauplius. A n'en pas douter, ces jeunes nouvellement éclos provenaient des œufs déposés sur les quelques mètres carrés de terre brusquement immergés.

Dans les Pyrénées, du moins en ce qui concerne les stations que j'ai prospectées, l'assèchement des mares à Phyllopoïdes est généralement total et définitif à la fin de juillet ou au début d'août. En tenant compte de ce qui vient d'être démontré, cela signifie que, dans cette région, il n'y a qu'une seule génération de Chirocéphales chaque année. En fait, il semble bien qu'il en soit ainsi parce que, dans cette région, il ne se produit jamais de remise en eau importante et de longue durée. En effet, en 1959, la mare E₂ de la Réserve Naturelle de l'Estibère s'est asséchée le 19 juillet et, un mois plus tard, le 18 août, je suis parvenu à la remettre et à la maintenir artificiellement en eau (NOURISSON,

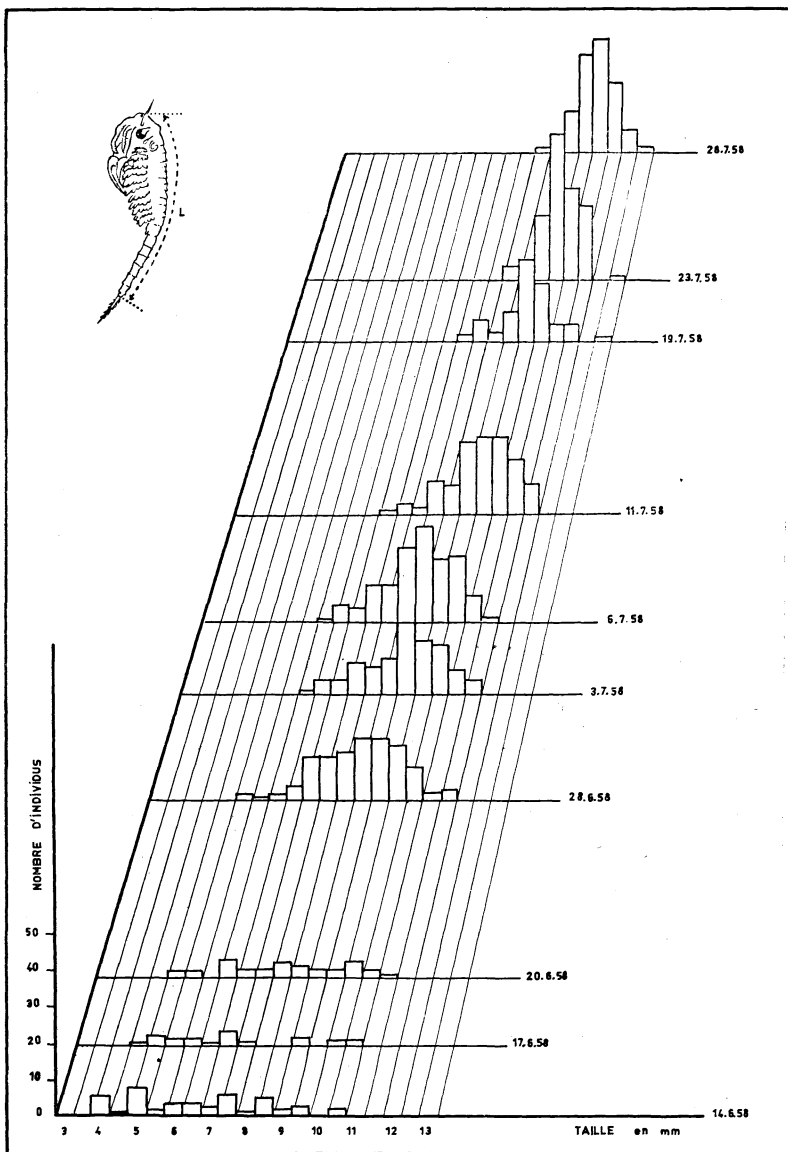


FIG. 10

Evolution d'une population de *Chirocephalus diaphanus*
(uniquement les mâles)

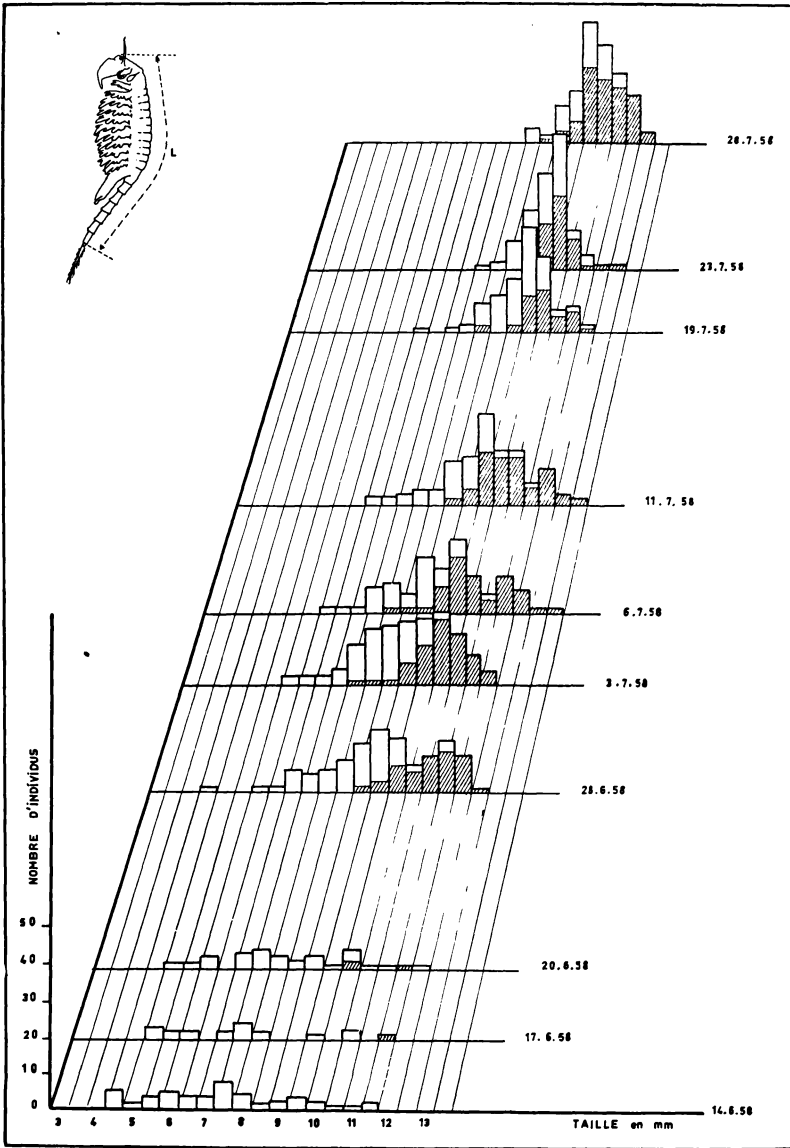


FIG. 11

Evolution d'une population de *Chirocephalus diaphanus*
(uniquement les femelles)

En hachures : femelles ovigères

1960). J'ai pu, de cette manière, observer l'éclosion et l'évolution de la seconde génération de Chirocéphales, ainsi qu'en témoigne le stéréogramme de la page 41.

On ne connaît évidemment pas l'origine des œufs qui ont donné naissance à cette seconde génération, mais il est vraisemblable de penser qu'il s'agit des œufs pondus par les femelles de la génération précédente. Dans ce cas, et contrairement à l'opinion de certains auteurs (WOLF, 1905 ; LUNDBLAD, 1921, ...), les œufs des espèces vivant dans les eaux de fonte des neiges n'ont apparemment pas besoin de subir l'action du froid pour se développer ; l'assèchement paraît être un facteur suffisant pour mettre un terme à leur diapause naturelle.

En Camargue, contrairement à ce que l'on observe dans les Pyrénées, les stations à Phyllopoïdes peuvent être submergées plusieurs fois au cours d'une même année (NOURISSON et AGUESSE, 1961). De décembre 1958 à avril 1960, par exemple, la petite Cerisière a été inondée cinq fois de suite et chaque remise en eau séparée de la précédente par une période d'assèchement d'une durée égale ou supérieure à un mois. Malgré cela, et contre toute attente, les cinq genres de Phyllopoïdes qui sont connus de ce biotope (voir p. 32), n'apparaissent pas simultanément lors des remises en eau successives ; c'est ce que le tableau II (p. 50) met en évidence.

Seuls, les *Tanymastix* peuvent être récoltés à n'importe quel moment de l'année. En revanche, si les *Chirocephalus* semblent caractéristiques des mares de fin d'automne et d'hiver, les *Branchipus*, les *Triops* et les *Imnadia* ne sont observés que dans celles de fin de printemps et d'été. C'est également ce qu'a constaté AGUESSE (1961) qui considère les *Branchipus*, les *Triops* et les *Imnadia* comme des espèces purement estivales.

Si, dans la nature, l'assèchement apparaît comme favorable au développement des œufs (en Camargue comme dans les Pyrénées, chaque génération de Phyllopoïdes est séparée de la précédente par une période d'assèchement), il faut bien admettre qu'il existe un ou plusieurs autres facteurs prépondérants puisque, nous venons de le voir, l'immersion des œufs asséchés n'est pas toujours suivie d'éclosions. La température pourrait être un de ces facteurs déterminants.

TABLEAU II
Cycle annuel des Phyllopo des de Camargue

Espèces	Hiver: 58 - 59	Printemps		Été	Automne Hiver 59 - 60
	du 20-12-58 au 12- 2-59	du 23-3-59 au 3-4-59	du 22-5-59 au 12-6-59	du 31-8-59 au 25-9-59	du 27-11-59 au 8- 4-60
<i>Chirocephalus diaphanus</i>	+	—	—	—	+
<i>Branchipus stagnalis</i> ..	—	—	+	+	—
<i>Tanymastix lacunæ</i>	+	+	+	+	+
<i>Triops cancriformis</i>	—	—	?	+	—
<i>Imnadia yeyetta</i>	—	—	?	+	—

III. — CONCLUSION

L'observation de *Chirocephalus diaphanus*, dans son domaine naturel, m'a permis de chiffrer approximativement la durée des principales phases de son cycle biologique. Ainsi, j'ai constaté que, dans les Pyrénées comme en Camargue :

- sa période larvaire n'excède pas une quinzaine de jours ;
- sa période juvénile s'étend sur trois semaines environ ;
- sa longévité ne doit pas dépasser trois à quatre mois.

Ces durées n'ont évidemment qu'une valeur relative ; elles sont influencées par les conditions extérieures et varient en même temps qu'elles.

Ayant remarqué que les œufs fraîchement pondus ne se développent pas immédiatement, j'ai été conduit à admettre que chaque génération de Chirocéphales est séparée de la suivante par une période d'assèchement, même lorsque la durée d'immersion est théoriquement suffisante pour permettre l'apparition d'une nouvelle série d'éclosions. En outre, étant donné qu'en Camargue les œufs asséchés n'éclosent pas nécessairement lorsqu'ils sont à nouveau immergés, on est amené à penser que l'assèchement n'est qu'un des facteurs favorables à leur développement ; certains faits plaident en faveur d'une action possible de la température du milieu ambiant.

CHAPITRE IV

INFLUENCE DES FACTEURS EXTERNES SUR LE DEVELOPPEMENT ET LA REPARTITION DU CHIROCEPHALE

On admet volontiers que, dans la nature, la dissémination des Phyllopo des est couramment assurée par le transport des œufs d'une mare à une autre, soit par le vent, soit par les animaux (RICHTERS, 1880 ; WADDINGTON, 1913 ; DIEUZEIDE, 1923 ; MATHIAS, 1936 b ; CREASER, 1931 ; DELAFOSSE, 1937). Ainsi, lorsque dans une région donnée il existe une station à Phyllopo des florissante, il y a tout lieu de penser que, tôt ou tard, les points d'eau les plus proches seront «ensemencés» à leur tour. Dans ces conditions, on s'explique mal le fait qu'une mare ne contienne pas ces Crustacés alors que sa voisine, apparemment identique, en héberge une population dense (ARDO, 1948, p. 5). Ecartant, *a priori*, l'idée d'un ensemencement préférentiel, la fantaisie apparente qui caractérise la répartition des Phyllopo des, doit trouver sa raison d'être dans les conditions particulières régnant au sein des différents milieux. Autrement dit, tenter de résoudre ce problème c'est s'appliquer à mettre en évidence, d'une part, les conditions nécessaires et suffisantes à l'éclosion, puis à la croissance des individus et, d'autre part, à déterminer les conditions limites en dehors desquelles ces animaux sont inexorablement condamnés à disparaître plus ou moins rapidement.

I. — INFLUENCE DES FACTEURS EXTERNES SUR LE DEVELOPPEMENT ET L'ECLOSION DES ŒUFS

A. — Besoin en éléments minéraux.

Le fait de rencontrer le Chirocéphale dans des mares aussi peu minéralisées que celles du massif de Néouvielle (voir p. 28) laisse supposer que les sels minéraux ne sont absolument pas nécessaires au développement et à l'éclosion des œufs de ce Crustacé. Ce qui n'exclut pas pour autant la possibilité de le récolter dans des milieux accusant une concentration ionique nettement plus élevée. Certes, comme pour l'Artémie (DUTRIEU, 1960), ou le Branchipe (MATHIAS, 1930), il doit exister des limites de concentration au-delà desquelles développement et éclosion sont temporairement ou définitivement inhibés ; à savoir, cependant, si elles sont jamais atteintes dans la nature.

B. — Besoin en oxygène dissous.

DUTRIEU (1960) a montré expérimentalement que l'oxygène dissous est indispensable au développement et à l'éclosion des œufs d'*Artemia salina*, mais, ce qui importe beaucoup, cet auteur n'a pu préciser qu'elle en était la quantité nécessaire et suffisante. D'après les données de son expérience, il semble que cette quantité soit excessivement faible. Je pense qu'il doit en être de même pour le Chirocéphale. Si MOORE W. (1963) suggère qu'une faible concentration en oxygène inhibe le développement des œufs de *Streptocephalus seali*, j'estime, pour ma part, que dans la nature le facteur « oxygène dissous » ne peut être considéré, du moins dans l'état actuel de nos connaissances, comme un véritable obstacle au développement et à l'éclosion des œufs des Phyllopoies.

C. — Assèchement et température.

La plupart des auteurs admettent désormais que les œufs des Phyllopoies peuvent se développer sans assèchement préalable. En outre, depuis les travaux de MATHIAS (1937), il est classique de considérer que, chez tous les Phyllopoies, il doit exister des œufs à développement immédiat permettant la pullulation des individus dans les mares et des œufs de durée assurant la pérennité de l'espèce. Or, il vient d'être démontré (p. 45) que, dans la nature,

chaque génération de Chirocéphales est séparée de la précédente par une période d'assèchement. Ce qui, en d'autres termes, revient à nier l'existence des œufs immédiats et, par voie de conséquence, remet en question le problème de l'influence de l'assèchement sur le développement des œufs. A ce propos, les nombreuses observations faites en Camargue montrent que l'immersion des œufs asséchés n'est pas toujours accompagnée d'éclosions (p. 49); cela sous-entend qu'il existe vraisemblablement un ou plusieurs autres facteurs aussi importants que l'assèchement, sinon plus. Le fait qu'en Camargue, les *Chirocephalus*, les *Branchipus*, les *Imnadia*, les *Triops* n'apparaissent que pendant une période bien précise de l'année, plaide en faveur de l'action possible du climat, essentiellement de la température sur le développement des œufs. La vérification de cette hypothèse, déjà formulée par WOLF, dès 1905, fera l'objet de chapitres ultérieurs.

D. — Existe-t-il un rapport entre le développement des œufs et la profondeur des mares ?

HALL (1959 a, c) considère qu'il doit exister une relation entre le développement des œufs du Chirocéphale et la hauteur de l'eau dans laquelle ils sont immergés. Pour lui, ce développement est inhibé dès que la hauteur de l'eau atteint 25 cm. Le fait que dans les Pyrénées, par exemple, les œufs de ce Crustacé se développent et éclosent dans des mares pouvant accuser une profondeur de 1 m et plus (voir p. 27) n'est absolument pas en accord avec cette théorie. Je suis porté à croire, comme MOORE (1963, p. 136), que l'inhibition du développement constatée par HALL n'est pas liée directement à la hauteur de l'eau, mais plutôt à d'autres facteurs qui, eux, ont peut-être un rapport avec cette hauteur.

**II. — INFLUENCE DES FACTEURS EXTERNES
SUR LA REPARTITION, LA CROISSANCE
ET LA DUREE DE VIE DES INDIVIDUS**

A. — L'environnement.

C'est un fait d'observation que les mares à Chirocéphales sont fréquemment dépourvues de végétation macroscopique. En effet, dans la plupart des cas, ces mares sont de trop courte durée pour

que de véritables plantes aquatiques puissent y prospérer et la végétation terrestre avoisinante ne trouve pas toujours les conditions favorables qui lui permettrait de coloniser l'emplacement de la mare entre deux mises en eau consécutives (c'est notamment le cas des mares pyrénéennes). Il n'y a cependant aucun rapport entre l'absence de végétation et la présence du Phyllopode puisque le Chirocéphale peut, à l'occasion, se rencontrer dans des mares pourvues d'une abondante végétation ; je citerai l'exemple de la station O₁ de la Tour du Valat qui n'est autre qu'un petit marécage à *Phragmites communis*.

Quant au substrat qui constitue le fond des mares, il peut également revêtir des aspects variés : sédiments fins (Camargue), vase plus ou moins putride (Camargue, station O₁), sable grossier (Blénod-lès-Pont-à-Mousson), éboulis glaciaires (Pyrénées, stations E₁, E₂), etc... Etant donné la diversité des biotopes dans lesquels on est susceptible de récolter le Chirocéphale, on peut aisément en déduire que l'environnement ne joue pas un rôle fondamental dans la répartition de ce Crustacé.

B. — La nourriture.

Comme tous les Phyllopodes Anostracés, les Chirocéphales sont des microphages. Le mouvement continu de leurs appendices thoraciques foliacés crée un courant d'eau d'arrière en avant, entraînant dans la gouttière médio-ventrale des micro-organismes, des fines particules minérales, des débris animaux et végétaux qui sont ingérés indistinctement (LUNDBLAD, 1921 ; CANNON, 1928, 1933 ; ERIKSON, 1934).

FARRUGIA-FOUGEROUSE (1960) a montré que les eaux d'origine météorique contenaient des sels minéraux et des matières organiques en quantité suffisante pour permettre la multiplication de certaines espèces d'Algues. On peut donc penser que les milieux aquatiques temporaires sont assez rapidement envahis par une multitude d'organismes unicellulaires (Algues, Protozoaires) ou peu élevés en organisation (Rotifères). Le Chirocéphale doit pouvoir trouver, dans ces milieux, une nourriture largement suffisante, sinon abondante. En définitive, je ne pense pas que ce soit uniquement une question de nourriture qui puisse limiter l'expansion de ce Crustacé.

A titre d'exemple, le tableau ci-après (p. 55) donne un aperçu de la composition phytoplanctonique de quelques mares

TABLEAU III. — Composition phytoplanctonique de quelques mares à Phyllopo des

Phytoplancton	Cirque de Troumouse														Orédon et Estibère		
	Numéro de référence des stations																
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	A1	T	E2		
	+	-	+	-	+	-	+	-	+	-	+	-	+	-	+	-	+
DIATOMÉES																	
Surirella sp.	R																C
Navicula sp.	R	R	R				R	R		R	R		R	R		C	
Synedra sp.	R																C
Cymbella sp.	R		R														C
Eunotia sp.				R			R		R	R							C
Diatoma sp.				R													C
Pinnularia sp.					R		R	R		R	R	R					C
Melosira sp.																	C
Stauroneis sp.								R									
CYANOPHYCEES																	
Oscillatoria splendida GREV.	TR																
" anguina (BORY) GOM.	R																
" geminata MENGH.												AC					
Phormidium autumnale (AG.) GOM.	C																
" subfuscum KTZ.	C																
" tenue (MENECH.) GOM.		R															
" Retzii (AG.) GOM.		R															
" favosum (BORY) GOM.								AC	R		AC						
" fuscum												AC					
Merismopedia tenuissima LEMM.		R															
" glauca (EHR.) NAG.																	R
Aphanocapsa pulchra (KTZ.) RABEN			R														
Gloeocapsa sabulosa (MENECH.) RICHT.												AC					
Microchaete tenera THURET				R													
Microcoleus lacustris (RAB.) FARLOW									AC								
Calothrix sp.				R													
CHLOROPHYCEES																	
Ulothrix variabilis KTZ.									AC								
Cosmarium Botrytis MENECH.									TC	AC							
" crenatum RALFS									R								
" Holmiense LUND									R								
" formosulum var. Nathorstii W. et W.									R								
" decedens (REINSCH.) RACIB.												R					
" pseudamaenum WILLE									R								
" biretum var. trigibberum NORDST.									AC								
Oedogonium sp.									AC	AC	R						AC
Bulbochaete sp.									AC								
Zygnema sp.									AC	R	R		R	R	R	R	
Spirogyra sp.									AC	AC		R		R			
Euastrum verrucosum var. alatum WOLLE										TR							
" oblongum (GREV.) RALFS.										R			TR				
" ansatum var. robustum DUCEL											R	R					
Closterium acerosum (SCHRANK.) EHR.											R						
" striolatum EHR.																	R
Pediastrum boryanum										R							
Hyalotheca dissilens (SM.) BREB.									R	R	TR						R
Stigeoclonium sp.											C						R
Penium margaritaceum (EHR.) BREB.											AC						
Tetmemorus granulatus (BREB.) RALFS.											R						
Mougeotia sp.																	R
Eremosphaera viridis BARY (de)																	AC
Botryococcus Braunii KTZ.																	
Gonatozygon Brebissonii BARY (de)																	R
CHLOROPHYCEES EPIZOOIQUES																	
Korshikoviella Schaefernai (FOTT) SILVA										A					A	A	R
" gracilipes (LAMB.) SILVA										A							
Chlorangium stentorinum (EHR.) ST.																R	

Légende : + = présence du Chirocéphale

- = absence du Chirocéphale

TR = très rare; R = rare; C = commun; AC = assez commun; A = abondant.

La description des stations du Cirque de Troumouse (Hautes-Pyrénées) n'est pas donnée dans ce mémoire; elle fera l'objet d'un travail ultérieur. Pour les stations d'Orédon et de la Réserve naturelle de l'Estibère, se reporter au plan I

des Hautes-Pyrénées. Il est intéressant de remarquer que la présence du Chirocéphale n'est pas liée à l'abondance du Phytoplancton. En effet, ce Phyllopode est présent dans des mares excessivement pauvres en Phytoplancton (stations n^{os} 2 et 9, par exemple), alors qu'il fait défaut dans d'autres qui le sont beaucoup moins (station n^o 3).

C. — Les caractéristiques physiques.

1°) LA TURBIDITÉ.

Selon WADDINGTON (1913), le Chirocéphale se rencontre de préférence dans les mares aux eaux fortement colorées et boueuses. En fait, si ce Crustacé est effectivement susceptible de vivre et de prospérer dans des milieux présentant une forte turbidité (c'est le cas de la station O₁, du domaine de la Tour du Valat), on le trouve très souvent dans des mares aux eaux parfaitement limpides (cas des mares pyrénéennes). Il n'y a sans doute aucune relation entre le degré de turbidité de l'eau des mares et la présence ou l'absence de Chirocéphale.

2°) TEMPÉRATURE ET DURÉE DES MARES.

Par des expériences effectuées en laboratoire, KALLINOWSKY (1955) a montré que l'augmentation de la température du milieu ambiant accélère la vitesse de croissance de *Chirocephalus grubei* DYB. Ce phénomène s'observe également dans la nature ; en Camargue, par exemple, tandis que les *Tanymastix* de la génération d'hiver sont sexuellement mûrs au bout d'une trentaine de jours, ceux de la génération d'été sont aptes à se reproduire moins de dix jours après la mise en eau de la mare (NOURISSON et AGUESSE, 1961). La température du milieu ambiant ne peut cependant pas augmenter indéfiniment ; il existe une limite au-delà de laquelle ce facteur devient létal. Pour de nombreux auteurs, ce serait, dans la nature, une des causes principales de la disparition soudaine des populations.

Il est évident qu'une espèce adaptée aux milieux aquatiques temporaires qui n'a d'autres formes de résistance que des œufs durables ne pourra survivre que si la durée des conditions favorables permet au plus grand nombre possible de ses représentants d'atteindre la maturité sexuelle. En accord avec RZOSKA (1961, p. 274), j'estime que c'est là un des facteurs essentiels de la répartition des Phyllopodes.

La brièveté des mares, facteur défavorable en soi, peut, dans une certaine mesure, être compensée par l'élévation de la température du milieu ambiant, laquelle favorise la croissance rapide des individus. C'est à cette condition, notamment, que les *Tanymastix*, qui apparaissent lors des mises en eau estivales de courte durée, ont la possibilité de se maintenir en Camargue. En revanche, un refroidissement de longue durée, associé à un assèchement prématuré des mares, diminue les chances de survie de l'espèce. Durant l'hiver 1958-59, par exemple, bien que la petite Cerisière se soit maintenue en eaux pendant cinquante-quatre jours, la majorité des Chirocéphales n'a pas réussi à atteindre la maturité sexuelle, réduisant d'autant le nombre d'œufs aptes à se développer ultérieurement.

D. — La composition chimique du milieu.

1°) LE pH.

A la suite d'une observation concernant la brusque disparition des Chirocéphales de la station A₁ du plateau d'Aumar, PACAUD a publié une série d'articles (1935 a, b, c, 1936 b) dans lesquels il tente de démontrer que le pH limite, d'une façon importante, la dispersion de ce Crustacé. Pour cet auteur, le milieu devient défavorable au Phyllopode lorsque son pH atteint une certaine valeur acide ou alcaline. Il explique alors la disparition du Chirocéphale de la manière suivante : « ...soit qu'il meure directement sous l'action de cette modification du milieu, soit encore — et ce doit être de beaucoup le cas le plus courant — qu'il soit simplement affaibli et livré à des prédateurs peu redoutables pour lui à l'état normal ».

Sans vouloir réfuter systématiquement ses conclusions, il faut souligner que PACAUD (1935 a, p. 47) a visité le plateau d'Aumar à la fin de juillet, à une époque où la station A₁ était réduite à une flaque d'eau de peu d'importance, très peu profonde et n'abritant qu'une centaine de Chirocéphales. Autrement dit, ses observations ont porté uniquement sur une mare en voie de disparition totale (cf. la description que j'en ai donnée p. 27) et, de ce fait, perdent beaucoup de leur crédit.

Pour ma part, je pense que la disparition soudaine des populations de Chirocéphales doit se produire naturellement dans les mares de longue durée sans qu'il soit nécessaire d'invoquer

pour cela une quelconque modification du milieu. Etant donné, ainsi que je l'ai exposé précédemment, que la période d'éclosion est courte (p. 40), qu'il n'y a qu'une seule génération à chaque mise en eau et que la longévité de ces Crustacés est relativement brève (p. 43), la majorité des individus de la population doit apparaître, puis disparaître sensiblement, à la même époque. En revanche, dans les mares de courte durée — cas le plus général — c'est l'assèchement qui vient mettre un terme à la vie des Phyllo-podes ; il n'est pas rare, alors, de voir les individus se grouper en amas compacts dans les endroits les plus creux où ils subsistent jusqu'au retrait total des eaux.

En ce qui concerne le pH, son intérêt est de traduire, d'une façon concrète un état particulier du milieu, mais il est sous la dépendance d'un trop grand nombre de facteurs élémentaires pour que l'on puisse lui attribuer une importance écologique propre au même titre que la température, par exemple. Avec LEFÈVRE (1940), je pense qu'en hydrobiologie le pH envisagé seul n'a, dans la plupart des cas, qu'une signification minime. D'ailleurs, PACAUD, dans son important mémoire sur les Cladocères (1939, p. 90), a reconnu que « ...lorsqu'on peut analyser, d'une manière approfondie, le déterminisme des faits observés, on trouve que le facteur limitant n'est pas le pH lui-même, mais quelque autre condition liée, de façon plus ou moins directe, à la réaction du milieu ».

2°) LES ÉLÉMENTS MINÉRAUX.

Alors que la littérature fournit des renseignements précis concernant l'action de la salinité sur les activités métaboliques d'*Artemia salina* (réf. in GILCHRIST, 1960 ; DUTRIEU, 1960), on ne sait pratiquement pas comment se traduit l'influence des sels minéraux sur la physiologie des autres Phyllo-podes Anostracés. Je citerai, toutefois, le travail de MATHIAS (1930) relatif à l'action de certains corps dissous dans l'eau sur *Branchipus stagnalis*.

L'analyse des constituants chimiques des eaux de quelques biotopes à *Chirocephalus diaphanus* révèle que ce Crustacé vit et prospère dans les eaux excessivement peu minéralisées des mares pyrénéennes aussi bien que dans celles de Camargue ou de Lorraine, lesquelles accusent une minéralisation nettement plus élevée (voir tableau IV). On peut donc considérer que, si les besoins de ce Phyllo-pode en éléments minéraux sont fort modestes, la présence de ces substances, même en quantité appréciable, ne gêne en rien

TABLEAU IV

Aperçu sur la composition chimique
de quelques milieux à *Chirocephalus diaphanus*

Stations	Alcalinité	Dureté	Ca ⁺⁺	Chlorinité	SO ₄ ⁻⁻	Matières organiques	
	totale mg/l CO ₃ Ca	mg/l CO ₃ Ca	mg/l CaO	gr/l Na Cl		Orig. an. mg/l O ₂	Orig. veg mg/l O ₂
<i>Pyrénées :</i>	traces	traces	traces				
A ₁	id	id	id	0	0	4,1	4,5
E ₂	id	id	id	0	0	4,6	6,7
Troumouze			31,2	0	0	0	0,2
<i>Camargue :</i>							
C ₁	215	296	112	0,8	traces	13,8	19,2
C ₂	150	216	75	0,9	id	16,6	29
C ₃	260	305		1			
O ₁	310	392	121	0,3	id	30	76,4
F ₂				5			
<i>Lorraine :</i>							
Pont-à- Mousson	180	290		0,3	id		90,4

le développement et la croissance des individus. Bien entendu, la concentration des éléments en solution ne peut augmenter indéfiniment ; il doit exister des limites supérieures au-delà desquelles le milieu devient toxique. En ce qui concerne la chlorinité, l'expansion du Chirocéphale semble limitée aux eaux mixo-oligo-haline (*), c'est-à-dire n'excédant pas une salinité de 5 ‰. Notons cependant que SCHACHTER (1950) a signalé la présence de ce Crustacé dans l'étang d'Ulmet (Camargue) dont les eaux accusent une salinité de 12 ‰.

3°) LES MATIÈRES ORGANIQUES.

Les matières organiques dissoutes dans l'eau proviennent normalement de la décomposition de la flore et de la faune aquatique (VIVIER, 1946). Dans une certaine mesure, elles conditionnent l'existence des organismes planctoniques et, partant, celle

(*) Selon la terminologie adoptée au symposium de Venise sur les eaux saumâtres, en 1958.

des animaux plus élevés en organisation ; les fermentations et les dégradations qu'elles subissent entraînent un appauvrissement du milieu en oxygène dissous ; passée une certaine concentration, elles peuvent devenir toxiques pour la plupart des animaux aquatiques.

L'examen du tableau IV (p. 59) montre que la tolérance du Chirocéphale pour les substances organiques en solution dans l'eau est assez grande. En effet, ce Crustacé s'accommode des eaux relativement pures (Pyrénées) comme de celles qui sont plus ou moins polluées (Camargue, Blénod-lès-Pont-à-Mousson).

4°) L'OXYGÈNE DISSOUS.

Le métabolisme respiratoire des Phyllopo des Anostracés n'a fait l'objet que d'un nombre restreint d'observations. Les seules recherches vraiment importantes concernent *Artemia salina*, espèce chez laquelle BERTALANFFY et KRYWIENCYK (1953), puis GILCHRIST (1956, 1958), ont montré que ce métabolisme obéit à la loi des surfaces.

Personnellement, n'ayant pas mesuré systématiquement la tension en oxygène dissous des mares que j'ai prospectées, il m'est difficile de me prononcer sur l'importance du rôle que peut, éventuellement, jouer ce facteur écologique sur le cycle vital de *Chirocephalus diaphanus*. Néanmoins, je crois utile de donner ici les résultats des quelques analyses que j'ai effectuées dans les deux mares voisines C₁ et C₂ du domaine de la Tour du Valat (tableau V).

TABLEAU V

Variations de la teneur en oxygène dissous des mares C₁ et C₂ du domaine de la Tour du Valat

Station	Date	Heure	Temp. °C	O ₂ mg/l	O ₂ Saturation	O ₂ % Satura- tion
C ₁	15-1-1959	11	3	9	13,5	66
		17	5	7,7	12,8	60
	16-1-1959	23	4,8	7,8	12,6	62
		5	4	7,9	13,1	60
C ₂	26-2-1959	7,40	7	3,7	12,2	30
		13,45	17	7,5	9,7	77
	27-2-1959	18,30	15,5	9,1	10	91
		8	7	4,7	12,2	38

On constate que la teneur en oxygène dissous de la petite Cerisière est stable comparativement à celle de la moyenne Cerisière, laquelle subit journellement des variations d'assez grande amplitude. Ces différences proviennent vraisemblablement du fait qu'au moment où les mesures ont été faites, la station C₁, contrairement à sa voisine C₂, était presque totalement dépourvue de végétation chlorophyllienne. Si ces mares représentent des milieux relativement bien oxygénés, il existe des stations fortement polluées, à substrat de vase noire, putride, réductrice, qui hébergent néanmoins le Chirocéphale : c'est notamment le cas de la station O₁ de l'allée ouest du Domaine de la Tour du Valat. De même, DEXTER et KUEHNLE (1948) rapportent que, dans le Stark County (Ohio, U.S.A.), des *Eubranchipus vernalis* vivent en grand nombre dans des mares qui sont polluées par des déchets de toute nature et dont la surface est recouverte en permanence d'une pellicule huileuse. De tels exemples corroborent les observations de MATHIAS (1937, p. 23) concernant l'intensité du métabolisme respiratoire des Phyllopoies qui, selon cet auteur, serait faible. Il en donne comme preuve le fait qu'il ait pu conserver vivants, pendant un mois, des *Artemia* et des *Branchipus* placés dans des milieux privés du contact de l'air.

E. — Prédateurs et Algues épibiontes.

Les Chirocéphales étant la proie d'un grand nombre de prédateurs (MATHIAS, 1937, p. 72), on peut se demander si ce facteur n'intervient pas, d'une façon déterminante, pour limiter l'expansion de ces Crustacés. Cela se conçoit pour les milieux permanents où la présence d'ennemis aussi redoutables que les Poissons pourrait, éventuellement, rendre compte de l'absence des Phyllopoies (MOORE, 1955). Dans les mares temporaires, il se produit une sélection naturelle qui a pour effet d'éliminer un certain nombre de prédateurs importants qui ne sont pas adaptés à ce genre de biotope et de ne laisser en compétition que des espèces moins agressives vis-à-vis du Chirocéphale (MEIKLEJOHN, 1929) ; ce sont, pour la plupart, des larves d'Insectes, en particulier de Coléoptères aquatiques. En outre, les différences d'ordre éthologique et biologique existant entre le Chirocéphale et ses ennemis occasionnels facilitent d'autant leur cohabitation.

La présence d'Algues épizoïques sur les Phyllopoies Anostracés a déjà été signalée depuis longtemps (SHANTZ, 1905 ; HANKO, 1910 ; MARGALEF, 1945, 1948, 1961 ; DEXTER et KUEHNLE,

1951 ; FOTT, 1957). Les spécimens de la station A₁ du plateau d'Aumar en sont également couverts. Selon BOURRELY (1959), il s'agit des espèces suivantes : *Lambertia schaefernai* FOTT, *Rhopalosolen saccatus* (FILARSZ.) FOTT, *Chlorangiopsis epizootica* KORCH.

Pour SHANTZ (1905), la présence de ces Algues contribuerait à réduire la durée de vie du Phyllopode. C'est ainsi, du moins, qu'il explique la disparition soudaine d'une population de *Branchinecta coloradensis* du Dead Lake (Colorado). En fait, cette disparition, qui eut lieu trois mois après la récolte des premiers nauplius, coïncide peut-être avec la fin de la durée de vie normale de ces Crustacés (voir p. 43). Il faut donc avouer, avec BOURRELY, que nous ignorons absolument quelle est la nature des rapports existant entre l'épibionte et son hôte ; toutefois, il semble que ce dernier ne souffre pas outre mesure de la présence de l'Algue.

III. — CONCLUSIONS

A propos de l'influence des conditions externes sur le développement et la répartition de *Chirocephalus diaphanus*, j'ai insisté sur le fait que cette action peut s'exercer soit au niveau des œufs, soit directement sur l'individu. Dans l'un ou l'autre cas, il apparaît que la température du milieu ambiant est un des facteurs écologiques les plus importants, vraisemblablement capable de favoriser, de retarder ou même d'inhiber le développement et l'éclosion des œufs, de freiner ou d'accélérer la vitesse de croissance des individus. De plus, l'assèchement des œufs paraît être favorable, sinon nécessaire, à leur développement ultérieur.

Enfin, la survie de l'espèce dans un milieu donné ne peut être assurée que dans la mesure où l'individu réussit à atteindre la maturité sexuelle et à pondre. Cette réussite est, en grande partie, conditionnée par la durée des mares, facteur essentiel de la répartition des Phyllopodes.

RESUME ET CONCLUSION DE LA PREMIERE PARTIE

Dans la première partie de ce mémoire :

- après avoir esquissé les principales caractéristiques de l'écologie et de la biogéographie des Phyllopoies, j'ai brossé un tableau détaillé de l'évolution physico-chimique de deux milieux naturels : une station des Hautes-Pyrénées, une station de Camargue ;
- j'ai ensuite déterminé la durée approximative des principales étapes du cycle biologique de ce Crustacé ;
- enfin, j'ai envisagé l'influence des principaux facteurs externes sur la répartition, le développement, la croissance et la durée de vie des individus.

L'observation directe du Crustacé dans son domaine naturel m'a permis notamment de démontrer que, dans la nature, chaque génération de Chirocéphales est séparée de la précédente par une période d'assèchement. Ce résultat, dont l'importance est à souligner, remet en question le problème du rôle de l'assèchement sur le développement des œufs ; en outre, contrairement à l'opinion couramment admise, il plaide en faveur de l'existence, chez le Chirocéphale, d'une seule catégorie d'œufs.

De plus, il ressort nettement de cette étude que la température est le seul facteur du milieu accusant des variations journalières ou saisonnières importantes. En conséquence, son influence sur le cycle biologique du Chirocéphale est vraisemblablement prépondérante. Certains faits m'engagent, d'ailleurs, à émettre l'hypothèse qu'elle aurait une action déterminante sur le développement des œufs.

DEUXIEME PARTIE

**Données sur la sexualité
et le développement du Chirocéphale**

CHAPITRE I

CHOIX DU MATERIEL ET TECHNIQUES UTILISEES

I. — PROVENANCE, RECOLTE ET TRANSPORT DES ANIMAUX

Un des premiers obstacles auquel se heurte le naturaliste qui entreprend d'étudier la biologie des Phyllopoies, réside dans le caractère saisonnier et fugace de ces animaux. Pour pallier cet inconvénient, on peut évidemment songer à élever le Crustacé au laboratoire, à partir des œufs récoltés dans la nature. L'expérience montre cependant que cette solution est loin d'être la meilleure (*) : le nombre d'individus atteignant la maturité sexuelle est minime, compte tenu du nombre d'œufs mis à éclore. On est donc très souvent amené, pour une même série d'observations, à utiliser des animaux de diverses provenances. C'est ainsi que, pour la présente étude, j'ai eu recours à des Crustacés récoltés soit en Lorraine, soit en Camargue, soit dans les Pyrénées.

Les Chirocéphales sont chassés à vue et récoltés au filet. Leur transport, si l'on prend soin d'éviter les chocs et les manipulations répétées, ne présente pas de difficulté majeure et s'effectue toujours dans d'assez bonnes conditions. Pour les trajets de courte durée, j'utilise indifféremment de simples récipients en verre ou

(*) Ce n'est pas le cas pour les Artémies. En effet, on peut se procurer les œufs de ce Phyllopoie dans le commerce.

en plastique ; pour réduire au minimum l'agitation qui se produit inmanquablement au sein de l'eau, on peut, sans inconvénient, remplir les récipients à « ras bord ». Pour les longs parcours, il est préférable d'utiliser des containers calorifugés ; en montagne, où les mares se trouvent parfois à plusieurs heures de marche du laboratoire, j'emploie des flacons du type « bouteille thermos » ; pour les voyages effectués en train ou par la route, les animaux sont groupés dans de grands sacs en plastique et placés dans une caisse (48 cm × 47 cm × 32 cm) doublée intérieurement d'un épais revêtement (5 cm) en polystyrène.

II. — TECHNIQUES D'ÉLEVAGE

Outre l'étude du développement, laquelle sous-entend l'élevage du Crustacé à partir du stade œuf, de nombreuses observations nécessitent le maintien en élevage des individus adultes récoltés dans la nature.

A. — Conservation des adultes.

Les individus adultes sont isolés dans des petits cristallisoirs en verre (80 mm de diamètre, 45 mm de hauteur) et nourris avec des Algues vertes unicellulaires (*Ankistrodesmus sp.*) ou avec des Algues vertes filamenteuses finement hachées. Beaucoup d'auteurs préconisent d'élever les Phyllopoques dans l'eau de leur mare d'origine. Pour ma part, je ne pense pas qu'il faille attacher une grande importance à cette question ; on évitera, néanmoins, d'utiliser une eau ayant subi un traitement chimique particulier (javélisation, par exemple). Pour éviter une évaporation trop intense, les cristallisoirs sont recouverts d'une plaque de verre. Dans ces conditions, les Phyllopoques peuvent être maintenus en vie pendant plusieurs semaines.

B. — Elevage « *ab ovo* ».

Les œufs sont mis à éclore, en vrac, dans un cristallisoir. Dès l'éclosion, c'est-à-dire au moment où le nauplius quitte son enveloppe embryonnaire et nage librement, les larves sont isolées dans des petites capsules à fond plat, en pyrex (60 mm de diamètre, 30 mm de haut). Ces récipients ne présentant pas d'angle vif, l'observation et la recherche des exuvies s'en trouvent facilitées.

Les jeunes sont nourris avec des Algues vertes unicellulaires (*Ankistrodesmus sp.*). Pour la culture de ces Algues, WURTZ (*in litt.*) préconise le milieu suivant :

NO ₃ K	0,2 g.
SO ₄ Mg	0,03 g.
PO ₄ K ₂ H	0,04 g.
(NO ₃) ₂ Ca	0,08 g.
Citrate de fer	0,001 g.
Extrait de terre	10 cm ³
Eau bidistillée	1.000 cm ³

Les flacons de culture sont emplis et bouchés à l'aide d'un tampon de coton, puis stérilisés à 120° C pendant vingt minutes. Après repiquage, les flacons sont exposés à la lumière et maintenus à une température de 18° C environ.

III. — TECHNIQUES HISTOLOGIQUES

Les techniques histologiques que j'ai employées sont des plus banales : en fait, il s'agit plus, ici, d'une étude d'anatomie microscopique que de cytologie proprement dite.

Les animaux ont été fixés au Gilson, débités en coupes sérieées de 7,5 μ d'épaisseur et colorés à l'hémalun-éosine.

CHAPITRE II

ANATOMIE DES APPAREILS GENITAUX MALE ET FEMELLE

La plupart des Anostracés se reproduisent normalement par voie bisexuée. On connaît cependant une race d'*Artemia salina* (*) qui se reproduit exclusivement par parthénogenèse (ARTOM, 1931) ; la reproduction parthénogénétique pourrait également se rencontrer chez *Branchipus stagnalis*, *Streptocephalus torvicornis* (ABONYI, 1911) et chez *Branchipus arietinus* (SCHMANKEWITSCH, 1872). En outre, certaines populations de *Chirocephalus nankinensis* comportent, à côté des femelles et des mâles normaux, des individus intersexués (PAI, 1941 ; HU BU-CHIN et HWANG MEI HWA, 1957). Notons enfin que GISLER (1881) a décrit un *Eubranchipus vernalis* hermaphrodite et que BOWEN S. T. et HANSON J. (1962) ont trouvé, dans leurs élevages d'Artémies, un spécimen gynandromorphe.

A ma connaissance, aucun de ces phénomènes n'a été signalé chez *Chirocephalus diaphanus*. Ce Crustacé se reproduit suivant le mode bisexué. Chez cette espèce, comme chez tous les Anostracés d'ailleurs, le dimorphisme sexuel est très accusé. Je précise que, dans ce chapitre, je ne m'intéresserai qu'à la morphologie interne des appareils génitaux mâle et femelle.

(*) On connaît actuellement (BARIGOZZI, 1957) cinq formes d'*Artemia* parthénogénétiques. Ces formes sont morphologiquement semblables, mais possèdent un génome différent, diploïde ou polyploïde (jusqu'à 8 n).

I. — STRUCTURE DE L'APPAREIL GENITAL MALE

L'appareil génital mâle est formé de deux organes pairs, situés dans l'abdomen, de part et d'autre du tube digestif. Chaque organe se compose d'un testicule auquel fait suite un spermiducte qui conflue avec une vésicule séminale avant de déboucher à l'extérieur par un court canal déférent.

A. — Testicules et spermatogenèse.

Le testicule proprement dit s'étend du troisième au dernier segment abdominal. Il a l'aspect d'un tube plus ou moins rectiligne, légèrement aplati latéralement ; son bord ventral est festonné.

Les éléments reproducteurs sont répartis tout le long de la gonade, contre la paroi testiculaire. Mêlées aux spermatogonies, on remarque de grosses cellules à noyaux ovoïdes (12μ sur 6μ , en moyenne) qui, de toute évidence, n'appartiennent pas à la lignée germinale. Pour BAKER et ROSOF (1927), ce sont des éléments sexuels dégénérés et HSU (1935) leur attribue le rôle de cellules nourricières des spermatogonies et des spermatoctes (pl II, p. 73 ; 1).

La spermatogenèse ne présente rien de bien particulier. Dans ses grandes lignes, elle se déroule selon le processus décrit par HSU (1935) chez *Chirocephalus nankinensis*, par BAKER et ROSOF (1927, 1928 a, b) chez *Branchipus vernalis* et FAUTREZ-FIRLEFYN (1951) chez *Artemia salina*. Signalons cependant le comportement particulier de l'un des chromosomes (l'hétérochromosome selon HSU) qui, au moment de l'anaphase de la seconde division de maturation des spermatoctes, précède les autosomes dans leur montée vers les pôles du fuseau. Au fur et à mesure de leur évolution, les éléments génitaux sont repoussés vers la lumière du testicule (pl. II, p. 73 ; 5, 6).

B. — Voies génitales et glandes annexes.

Le spermiducte prolonge le testicule jusqu'au premier segment abdominal, puis, après avoir décrit une courbe brusque, revient en arrière, parallèlement à son trajet primitif, pour s'ouvrir à l'extérieur par l'intermédiaire d'un canal déférent se terminant par un pénis rétractile. Les pénis sont situés de chaque côté de deux apophyses chitineuses placées au sommet du bourrelet génital externe, dans le plan sagittal de l'animal.

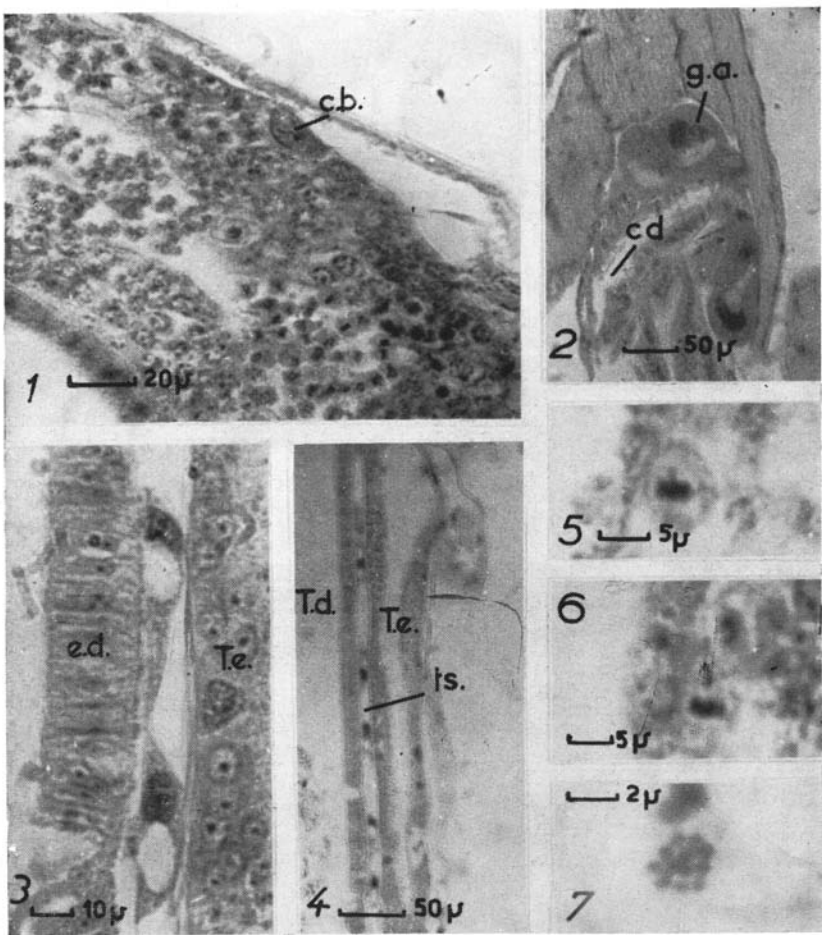


PLANCHE II

1. - Coupe transversale de testicule; cb : cellule basophile. —
2. - Glande annexe de l'appareil génital mâle; cd : canal déférent; ga : une cellule de la glande. —
3. - Cellules du tissu glandulaire plaqué contre le testicule; ed : épithélium intestinal; Te : testicule. —
4. - *Idem*; Td : tube digestif; ts : tissu glandulaire. —
5. - 6. - Division d'un spermatocyte; anaphase : départ de l'hétérochromosome. —
7. - Division d'un spermatocyte; plaque équatoriale; n = 12.

La paroi du spermiducte est constituée par une assise de cellules prismatiques (24 μ sur 16 μ , en moyenne). Ces cellules, à cytoplasme basophile et vacuolaire, à noyaux polymorphes, sont douées d'activité sécrétrice. Contrairement au testicule, le spermiducte est entouré d'une gaine musculaire importante.

La vésicule séminale, poche oblongue d'environ 0,6 mm sur 0,3 mm chez l'adulte, communique avec le spermiducte par un étroit canal. Sa paroi, qui est doublée d'une assise musculaire très épaisse, présente, comme celle du spermiducte, les caractéristiques d'un épithélium glandulaire.

Au confluent du spermiducte et de la vésicule séminale, se trouve un petit massif glandulaire énigmatique constitué par un amas de grosses cellules dont la structure présente des analogies avec celles des glandes utérines de la femelle (NITSCHKE, 1875 ; CLAUS, 1886 ; HSU, 1935). Les produits de sécrétion, élaborés par ces cellules, sont déversés dans le canal déférent par l'intermédiaire de fins canalicules (HSU, 1935).

Depuis la découverte, chez l'Amphipode *Orchestia gammarella* PALLAS (CHARNIAUX-COTTON, 1954), d'une glande endocrine responsable de la réalisation des caractères sexuels mâles, l'existence d'une glande androgène a été signalée chez de nombreux Malacostracés (Décapodes, Isopodes, Leptostracés). Bien que, par homologie, il soit permis de penser qu'il existe également, chez les Entomostracés, un organe comparable au tissu androgène décrit chez les Crustacés supérieurs, sa présence reste, néanmoins, à démontrer. Chez le Chirocéphale, il y a bien un tissu sécréteur plaqué contre le testicule, entre sa paroi ventrale et le tube digestif, mais sa structure est totalement différente de celle d'une glande androgène, du moins telle qu'elle a été décrite chez les autres Crustacés. Ce tissu, assez lâche, est formé de cellules polymorphes de grande taille (la plus grande dimension de certains de ces éléments dépasse 50 μ). Ces cellules ont un cytoplasme basophile et possèdent une ou deux énormes vacuoles ; leurs noyaux ovoïdes (en moyenne 15 μ sur 6 μ) ont généralement deux nucléoles. Par sa structure, cet organe s'identifierait à ce que SPANGENBERG (1875) et CLAUS (1886) ont désigné sous le nom de « fettkörper », tissu qui, selon ces auteurs, jouerait un rôle important dans le métabolisme lipidique de ces animaux. Les cellules de ce tissu sont également analogues aux éléments lymphoïdes d'accumulation que DEBAISIEUX (1952) a décrit chez le Chirocéphale femelle (pl. II, p. 73 ; 3 et 4).

II. — STRUCTURE DE L'APPAREIL GENITAL FEMELLE

L'appareil génital de la femelle de *Chirocephalus diaphanus* se compose de deux ovaires plus ou moins rectilignes, de deux oviductes et d'un utérus impair. Les ovaires s'étendent latéralement du premier au dernier segment abdominal, de part et d'autre du tube digestif. Au niveau du second segment abdominal, chaque ovaire se prolonge latéro-ventralement par un oviducte débouchant dans un utérus impair encore appelé sac ovigère ou poche incubatrice. Enfin, annexé à l'appareil génital, il existe un massif de cellules glandulaires spéciales qui déversent leur produit de sécrétion dans l'utérus.

A. — Ovaires.

La zone germinative est placée tout le long de l'ovaire contre sa paroi dorsale. Sur une coupe transversale d'ovaire, en examinant la préparation du bord dorsal au bord ventral, on peut observer des ovogonies en cours de division, des éléments en prophase de méiose et des ovocytes en voie d'accroissement cytoplasmique. Ces ovocytes sont à un stade d'autant plus avancé que l'on se rapproche du bord ventral. L'ensemble de ces éléments est entouré d'une membrane ovarienne constituée par de nombreuses cellules à gros noyaux ovoïdes (environ $10\ \mu$ à $12\ \mu$ sur $4\ \mu$ à $5\ \mu$ (pl. III, p. 76 ; 1).

On observe également, d'une manière constante, au niveau de la zone germinative, de petites cellules rondes, fortement basophiles, à allure d'ovogonies ; mêlés aux ovocytes, on remarque, en outre, des petits éléments intersticiels ($6\ \mu$ de diamètre environ), ainsi que des cellules à gros noyaux (certains ont un diamètre de $25\ \mu$). Ces derniers éléments, pauvres en cytoplasme, sont caractérisés par une basophile intense (pl. III, p. 76 ; 2, 3).

Depuis les travaux de CHARNIAUX (1952), LEGRAND (1955), BALESSENT et VEILLET (1958), TINTURIER-HAMELIN (1961), on sait que, chez les Amphipodes et les Isopodes, l'ovaire a une action endocrine sur certains caractères sexuels externes. Par homologie, on peut penser qu'il en est de même chez tous les Crustacés et qu'à côté des éléments purement reproducteurs, il doit exister, dans l'ovaire, des éléments sécréteurs. C'est la raison pour laquelle j'ai cru bon de signaler l'existence, sans pour autant leur attribuer un rôle quelconque, d'éléments ovariens qui ne semblent pas participer directement à la reproduction.

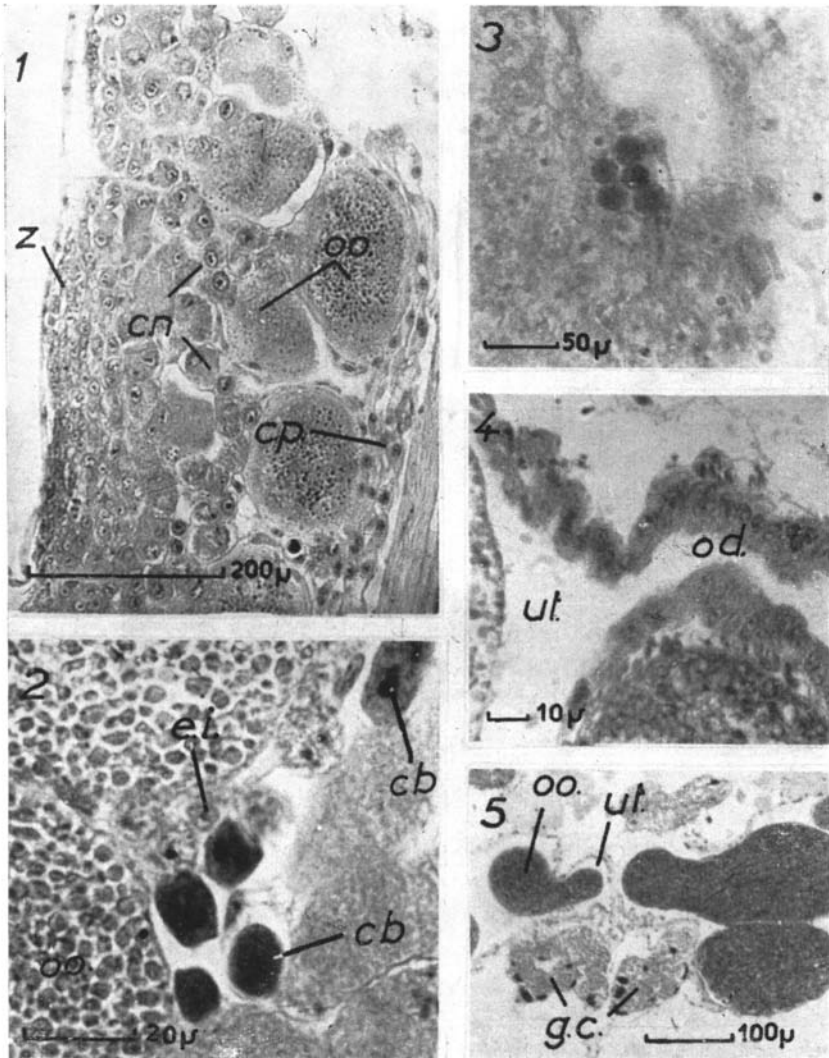


PLANCHE III

1. - Coupe longitudinale d'ovaire ; z : zone germinative ; cn : cellules nourricières ; oo : ovocytes ; cp : cellules de la paroi ovarienne. — 2. - *Idem* ; ei : éléments intercalaires ; cb : cellules basophiles. — 3. - Petits éléments basophiles dans la zone germinative. — 4. - Orifice faisant communiquer l'oviducte et l'utérus ; ut : utérus ; od : oviducte. — 5. - Ovocytes passant dans l'utérus, remarquer la plasticité des ovocytes ; ut : utérus ; oo : ovocyte ; gc : cellules de la glande coquillière.

LINDER H. (1959) désigne sous le nom de cellules folliculaires des éléments qui, chez *Chirocephalopsis bundyi*, entourent certains ovocytes en voie de croissance. Pour éviter toute confusion, il est nécessaire de préciser que ces cellules, que l'on retrouve également chez le Chirocéphale, s'identifient aux cellules de la paroi ovarienne. En effet, les ovocytes sont constamment repoussés vers la paroi ventrale de l'ovaire par les cellules reproductrices plus jeunes et, au fur et à mesure de leur évolution, font hernie à la surface de l'ovaire ; dès que l'ovocyte atteint une taille importante, il est presque complètement entouré par les cellules de la paroi ovarienne. C'est donc bien à tort que ces cellules ont été désignées sous le nom de cellules folliculaires.

B. — Oviductes.

La paroi de l'oviducte est un épithélium glandulaire formé de hautes cellules à noyaux irréguliers. Selon MAWSON et YONGE (1938), cet épithélium sécréterait la première membrane chitineuse de l'œuf. Cette opinion a été contestée, avec justes raisons, par KUPKA (1940), puis par LINDER H. (1960). Pour ce dernier auteur, l'oviducte sécrète une substance mucoïde jouant le rôle de lubrifiant et facilitant le passage des ovocytes dans l'utérus.

Contrairement à celle de l'ovaire, qui en est totalement dépourvue, la paroi de l'oviducte est doublée d'une assise musculaire importante.

D'après CLAUS (1886), chez *Branchipus torticornis* (= *Streptocephalus torvicornis*), le passage donnant accès à l'utérus serait obstrué par un massif de hautes cellules (« Epithelpolster »). Je n'ai rien observé de semblable chez le Chirocéphale. L'oviducte communique avec l'utérus par un orifice en forme de boutonnière dont la hauteur est légèrement supérieure au diamètre d'un ovocyte mûr (pl. III, p. 76 ; 4, 5).

C. — Utérus.

La paroi de l'utérus est formée par un épithélium pavimenteux simple. Cet utérus débouche à l'extérieur par l'intermédiaire d'un orifice bordé de deux lèvres maintenues en contact par un muscle rétracteur dorsal (LINDER H., 1959).

D. — Glandes coquillières.

Chaque glande coquillière est formée par la juxtaposition de deux énormes cellules glandulaires. Ces cellules, dont les dimensions peuvent être considérables (140 μ sur 80 μ), ont un noyau réniforme et un cytoplasme vacuolaire ; elles sont le siège d'une activité sécrétrice intense. Les produits sécrétés se déversent dans la cavité utérine par l'intermédiaire d'un canal commun aux deux cellules. L'ensemble des glandes coquillières forme un massif cellulaire plaqué contre la paroi de l'utérus (pl. IV, p. 81 ; 4).

CHAPITRE III

MATURATION ET FECONDATION DE L'OVOCYTE

L'ovogenèse et les premiers stades du développement embryonnaire des Phyllopo des Anostracés ont déjà fait l'objet de recherches plus ou moins approfondies. Je citerai notamment les travaux de SPANGENBERG (1875) sur *Branchipus stagnalis*, ceux de NITSCHÉ (1875) et de BRAUER (1896) sur *Branchipus grubei*, l'important mémoire de ZOGRAF (1907) sur les Phyllopo des en général, les articles de ARTOM (1908), de GROSS (1936), de FAUTREZ-FIRLEFYN (1951, 1957) sur *Artemia salina*, l'étude de HSU (1935) sur la sexualité de *Chirocephalus nankinensis*, enfin celle de LINDER H. (1959) sur *Chirocephalopsis bundyi*.

Hormis quelques points originaux sur la description desquels j'insisterai plus particulièrement, mes observations concernant l'espèce *Chirocephalus diaphanus* n'ajoutent rien de bien important aux connaissances précédemment acquises. Le but de ce chapitre est essentiellement d'établir la chronologie des processus qui aboutissent à la formation de l'œuf.

I. — LA VITELLOGÈNESE

Au sortir de la zone germinative, l'ovogonie entre dans une phase de croissance intense. Concomita mment, son noyau évolue en vésicule germinative et émigre à la périphérie de la cellule.

La vitellogenèse proprement dite fait suite à cette période d'accroissement cytoplasmique. Les premiers granules de vitellus font leur apparition au centre de l'ovocyte qu'ils envahissent progressivement réduisant son cytoplasme à une mince couche corticale basophile entourant une énorme masse vitelline éosinophile.

C'est généralement à ce stade que le futur ovule commence à « phagocyter » les éléments cellulaires voisins qui n'ont pas poursuivi leur croissance. Ces *cellules nourricières* paraissent avoir la même origine que les éléments reproducteurs dont elles sont morphologiquement semblables. Pour certains auteurs cependant (SPANGENBERG, NITSCHÉ, ZOGRAF, BRAUER, LINDER H.), ces cellules présenteraient des caractéristiques nucléaires différentes de celles des ovogonies. Ces divergences, qui porteraient sur la taille, la présence d'un ou de deux nucléoles, les affinités tinctoriales du noyau, permettraient de distinguer précocement ces deux catégories de cellules. Avec FAUTREZ-FIRLEFYN, j'estime que leur destinée ne devient évidente qu'au cours de la phase d'accroissement cytoplasmique (pl. III, p. 76 ; 1).

A la fin de la vitellogenèse, les ovocytes, petites sphères d'un diamètre moyen de 250 μ , glissent le long de la paroi dorsale de l'ovaire et se rassemblent dans les oviductes où ils demeurent au stade de la métaphase de la première division de maturation.

II. — PASSAGE DES OVOCYTES DANS L'UTERUS

La morphologie des orifices (voir p. 77) qui font communiquer les oviductes avec l'utérus empêche normalement les ovocytes de pénétrer dans le sac ovigère. A la sortie des ovaires, les ovocytes sont donc stockés dans les oviductes ; leur expulsion dans la poche incubatrice est déterminée par la contraction des muscles de la paroi de l'oviducte.

Comme cela a déjà été observé chez *Branchipus torticornis* (CLAUS, 1886), *Branchipus stagnalis* (SPANGENBERG, 1875), *Branchipus schafferi* (KUPKA, 1940), *Tanyrastix lacunae* (MULLER, 1918), *Branchipus grubei* (BRAUER, 1892), *Lepidurus apus* (CAMPAN, 1929 ; DESPORTES, ANDRIEUX, 1944 ; CHAIGNEAU, 1958, 1959), cette « ponte » est conditionnée par l'accouplement. C'est ainsi qu'une femelle de *Chirocephalus diaphanus* adulte, élevée isolément, a conservé ses ovocytes dans ses oviductes pendant près d'un mois, mais elle les a expulsés quelques heures après avoir été

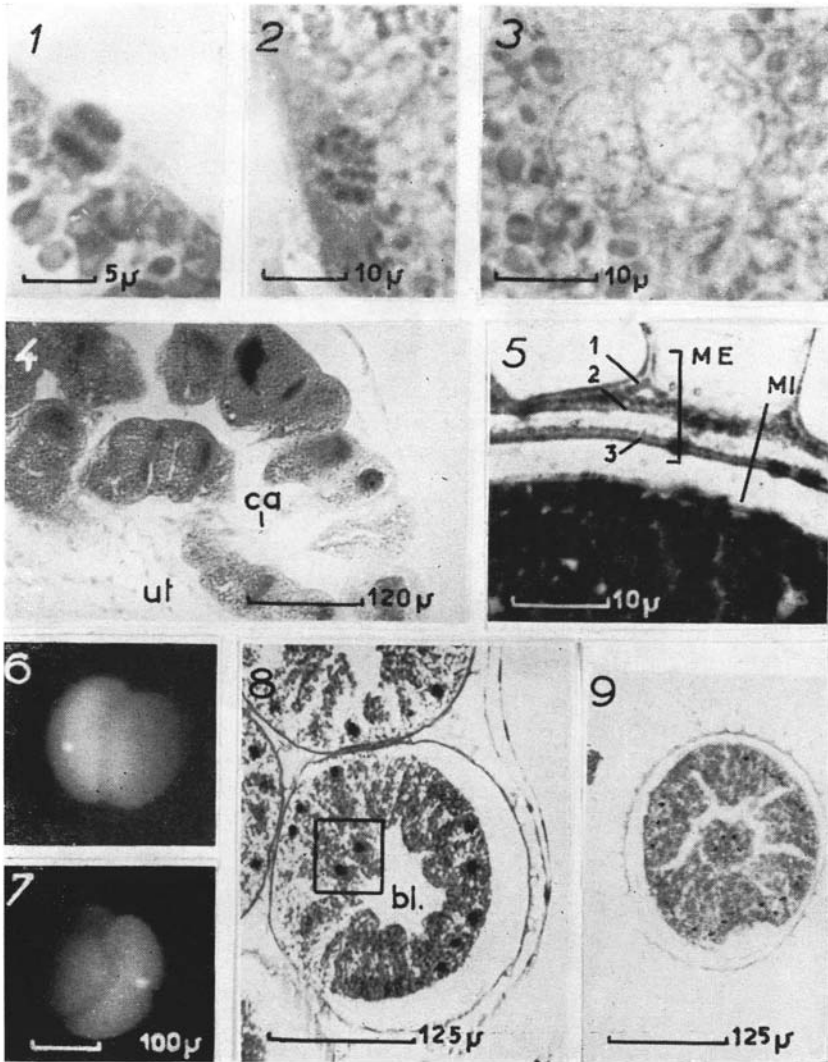


PLANCHE IV

1. - Expulsion d'un premier globule polaire. — 2. - Division d'un ovocyte I; plaque équatoriale, $n = 12$. — 3. - Fusion des pronucléus. — 4. - Cellules de la glande coquillière; ca : canal excréteur. — 5. - La coque de l'œuf; ME : membrane externe formée de trois couches; MI : membrane interne. — 6. - Première division de segmentation (division totale). — 7. - Seconde division de segmentation (division spirale). — 8. - Début de la gastrulation; bl : blastocoèle. — 9. - Jeune gastrula au moment de la ponte.

mise en présence d'un mâle. D'autre part, des observations plus attentives m'ont permis de m'assurer que le passage des ovocytes dans l'utérus ne se produit que s'il y a accouplement effectif.

Pour SPANGENBERG et CLAUS, cette « ponte » se produit en même temps que l'acte sexuel. KUPKA considère qu'elle est le résultat de la pression qu'exercent les antennes du mâle sur les oviductes de la femelle au cours de l'appariement. Chez le Chirocéphale, l'arrivée des ovocytes dans la poche incubatrice se produit régulièrement trente minutes après un accouplement de courte durée (quelques dix secondes d'après MATHIAS [1936 a]). Dans ces conditions, il est bien difficile d'admettre que cette « ponte » résulte du simple fait de l'accouplement. Il est vraisemblable de penser que ce dernier déclenche un processus, dont la nature reste évidemment à préciser, aboutissant à la contraction des muscles de la paroi de l'oviducte et, par là, provoquant l'expulsion des ovocytes dans l'utérus.

III. — FÉCONDATION ET DIVISION DE MATURATION

Les auteurs sont quasiment unanimes à reconnaître que, chez les Phyllopoètes Anostracés, la fécondation a lieu dans l'utérus (SPANGENBERG, CLAUS, BRAUER, HSU, LINDER H.). Il en est de même chez le Chirocéphale ; l'examen de coupes histologiques, faites au niveau des organes génitaux d'une femelle venant de s'accoupler, révèle que les spermatozoïdes restent dans l'utérus et ne pénètrent jamais dans les oviductes.

La fécondation s'effectue environ un quart d'heure après le passage des ovocytes dans l'utérus. Il semble bien que ce soit elle qui « stimule » la première division de maturation. En effet, j'ai observé des images de fécondation alors que le fuseau de la première division de maturation était encore parallèle à la surface de l'ovocyte, c'est-à-dire avant que se produisent les modifications qui préludent à l'expulsion du premier globule polaire, en particulier avant la rotation de 90° du grand axe du fuseau.

L'expulsion du premier globule polaire se produit environ une heure après l'accouplement ; le second globule polaire est, à son tour, expulsé une heure après le premier. Par la suite, le pronucléus femelle s'organise et émigre au centre de la cellule où il rejoint le pronucléus mâle. La fusion des pronucléus s'opère quatre à cinq heures après la fécondation (pl. IV, p. 81 ; 1, 3).

IV. — FORMATION DES MEMBRANES DE L'ŒUF

Les œufs de *Chirocephalus diaphanus*, comme ceux de nombreux Anostracés, sont entourés de deux membranes : une membrane interne en contact direct avec l'œuf et une membrane externe (pl. IV, p. 81 ; 5).

A. — La membrane interne.

La membrane interne est de nature chitineuse (MAWSON et YONGE, 1938 ; LINDER H., 1960). Pour MAWSON et YONGE, cette membrane est sécrétée dans l'oviducte ; LINDER H. a montré que chez *Chirocephalopsis bundyi*, elle est produite par les cellules du blastoderme. Il en est vraisemblablement de même chez le Chirocéphale.

B. — La membrane externe.

1°) SA STRUCTURE.

La membrane externe est ornée, en surface, de nombreux alvéoles hexagonaux jointifs lui donnant un aspect épineux. Cette coque est formée de trois couches : deux couches externes intimement accolées, sauf au niveau des « épines » où la plus externe se soulève légèrement et une couche interne, finement ponctuée, nettement distincte des deux autres (*). Cette dernière enveloppe correspond à ce que les auteurs ont désigné sous le nom de « chorion » (SPANGENBERG, 1875) ou de « emergence membrane » (MYINT THA, 1956).

2°) SON ORIGINE.

Contrairement à la théorie de KUPKA (1940) selon laquelle la membrane externe serait sécrétée par l'œuf, cette coque est édifiée à partir des substances élaborées par les glandes utérines appelées, pour cette raison, glandes coquillières.

(*) Selon RAVEN (1961), les œufs des Métazoaires peuvent être entourés de trois membranes : une membrane primaire ou interne produite par l'œuf lui-même, une membrane secondaire ou moyenne formée par les cellules folliculaires, une membrane tertiaire ou externe élaborée dans les conduits génitaux, après l'ovulation. La couche interne de la membrane externe de l'œuf du Chirocéphale ne peut donc être assimilée à une membrane secondaire comme semble le suggérer HALL (1953, p. 97).

3°) SA NATURE CHIMIQUE.

On ne connaît pas encore la nature chimique exacte de la membrane externe de l'œuf de *Chirocephalus diaphanus*. Cependant, on peut penser que cette coque, par analogie avec celle des œufs de *Chirocephalopsis bundyi* (LINDER H., 1960) ou d'*Artemia salina* (DUTRIEU, 1960), est constituée par un complexe lipoprotéique.

C. — Sécrétion des membranes.

Les produits élaborés par les glandes coquillières se déversent dans la cavité utérine quelques six à sept heures après l'accouplement, c'est-à-dire peu après le début de la segmentation de l'œuf. La réalisation complète de la coque nécessite une quarantaine d'heures ; l'œuf, parvenu au stade gastrula, est alors rejeté à l'extérieur.

**QUELQUES DONNEES
SUR LE DEVELOPPEMENT
DE *CHIROCEPHALUS DIAPHANUS***

I. — DEVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE

A. — Méthodes d'étude.

L'étude descriptive des premiers stades du développement de l'œuf de *Chirocephalus diaphanus* a été faite à partir de coupes sériées de femelles en incubation. Précisons que la femelle ayant tendance à expulser brutalement ses œufs lorsqu'on la jette dans le liquide fixateur, il est indispensable, du moins pendant les premiers instants de la fixation, d'obturer l'orifice de sortie du sac ovigère en maintenant en contact, à l'aide de pinces fines, les deux lèvres de cet orifice.

L'observation des stades plus âgés n'est pas aussi simple ; la présence d'une coque épaisse entourant l'œuf est un handicap difficilement surmontable. La technique que j'ai utilisée est la suivante : les œufs, après égouttage, sont fixés au Gilson, inclus dans la paraffine (inclusion mixte à la gélose et à la paraffine), débités en coupes sériées de 7,5 μ d'épaisseur et colorés à l'hémalun-éosine. Cette méthode, il faut bien l'avouer, ne m'a pas donné de résultats satisfaisants ; la plupart des coupes sont difficilement lisibles. Peut-être, à l'instar de DUTRIEU (1960), aurais-je dû pratiquer la décortication préalable des œufs ? Une méthode

plus élégante consisterait à cultiver « in vitro » les œufs dès le stade indivis. Si c'est en vain que j'ai tenté de le faire, les résultats récemment acquis dans ce domaine par FAUTREZ-FIRLEFYN et van DICK (1961) pour les œufs d'*Artemia* sont encourageants et démontrent que cette culture est possible.

B. — La segmentation et les premiers stades du développement.

La fusion des pronucléus s'opère quatre à cinq heures après la fécondation. Comme chez *Artemia salina* (FAUTREZ-FIRLEFYN, 1951), *Chirocephalus nankinensis* (HSU, 1935) et *Branchipus schafferi* (KUPKA, 1949) ; les chromosomes paternels et maternels restent séparés en deux lots distincts pendant toute la durée de l'anaphase de la première division de segmentation (NOURISSON, 1962). Cette première division, qui est égale et totale, donne naissance à deux blastomères égaux (pl. IV, p. 81 ; 6).

Le second plan de segmentation n'est pas perpendiculaire au premier, mais forme avec lui un angle d'environ 45°. La segmentation est donc du type spiralé (cela est très net au stade à huit blastomères). Cependant, comme chez l'Artémie (FAUTREZ-FIRLEFYN, 1951), et contrairement à ce que l'on observe chez les véritables *spiralia*, les blastomères issus des divisions successives demeurent égaux entre eux : il n'y a pas formation de macromères et de micromères (pl. IV, p. 81 ; 7).

Selon FAUTREZ-FIRLEFYN chez *Artemia salina*, JEN et PAI (1949) chez *Chirocephalus nankinensis*, à la segmentation totale se superpose une segmentation superficielle. Pour ces auteurs, après le stade blastula, les membranes cellulaires des blastomères disparaissent et le vitellus envahit le blastocoele. Des membranes cellulaires se reforment alors autour des noyaux situés en périphérie donnant ainsi naissance à une pérblastule typique. Je n'ai rien observé de semblable chez *Chirocephalus diaphanus*. Chez ce Crustacé, tout comme BRAUER (1892) l'a décrit chez *Branchipus grubei*, la blastule se transforme en gastrule par prolifération polaire. Localement, quelques blastomères orientent leur fuseau dans le sens radiaire et il se forme un bourgeon endodermique qui tend à envahir la totalité du blastocoele. Notons que les membranes cellulaires n'étant pas toujours visibles, certaines coupes passant par un plan perpendiculaire à ce bourgeon peuvent évidemment avoir l'aspect d'une pérblastule, mais on ne saurait s'y méprendre (pl. IV, p. 81 ; 8, 9).

C. — Formation du Nauplius.

Faute d'une technique appropriée, je n'ai pu suivre, d'une manière correcte, la mise en place des diverses ébauches embryonnaires. Notons tout simplement qu'à une température constante, voisine de 15° C, le développement complet du nauplius nécessite, en moyenne, une douzaine de jours d'immersion. Pendant ce laps de temps, les processus de la morphogénèse embryonnaire se succèdent sans interruption.

II. — DÉVELOPPEMENT POSTEMBRYONNAIRE

Les travaux concernant le développement postembryonnaire des Anostracés sont relativement nombreux. On connaît notamment les stades larvaires des espèces suivantes : *Branchipus stagnalis* (SPANGENBERG, 1875 ; CLAUS, 1886), *Branchipus grubei* (= *chirocephalopsis*) (OEHMICHEN, 1921 ; VALOUSEK, 1950), *Chirocephalus nankinensis* (HSU, 1933), *Chirocephalus diaphanus* (PRÉVOST, 1803 ; CANNON, 1925), *Artemia salina* (CLAUS, 1886 ; HEATH, 1924 ; BARIGOZZI, 1939 ; WEISZ, 1947 ; REYNIER, 1953), *Streptocephalus seui* (IZHAR UDDIN BAQAI, 1963). Ces différents stades ont été décrits soit en se rapportant à la taille des larves, soit par rapport au nombre de somites, soit exceptionnellement en fonction du cycle de la mue. Il en résulte que toutes ces descriptions ne concordent généralement pas et que le nombre de stades larvaires attribué à une espèce donnée varie suivant les auteurs.

En l'absence de données précises concernant l'espèce *Chirocephalus diaphanus*, je vais essayer, dans le présent chapitre, de définir les stades successifs du développement postembryonnaire de ce Crustacé en fonction du cycle de la mue. Je reprends ici, tout en les complétant, des résultats qui ont déjà fait l'objet d'une courte publication (NOURISSON, 1959 a).

A. — L'éclosion.

S'ils se trouvent placés dans les conditions optimales (voir p. 114), les œufs rejetés par la femelle éclosent après une douzaine de jours d'immersion. L'éclosion s'effectue en deux temps : on assiste tout d'abord à la rupture de la coque externe de l'œuf et à la libération d'une larve mobile à l'intérieur d'une enveloppe transparente, puis, après une période de repos plus ou moins longue, cette membrane se rompt, libérant le nauplius qui nage alors librement.

1°) LA PRÉÉCLOSION.

Au moment de l'éclosion, au niveau de l'une des régions polaires de l'œuf, la membrane externe se déchire suivant une fente circulaire située dans un plan perpendiculaire à l'axe de symétrie de l'œuf. L'opercule ainsi formé demeure en partie solidaire du restant de la coque et fonctionne comme un couvercle à charnière. La larve qui demeure emprisonnée dans la membrane interne (hatching membrane, selon MYINT THA [1956]), aidée par le jeu des forces osmotiques (YONGE, 1935), soulève ce couvercle et sort de l'œuf. Contrairement à ce qui se passe chez *Branchipus stagnalis* (SPANGENBERG, 1875) et chez *Artemia salina* (MYINT THA), la couche interne de la membrane externe (chorion ou emergence membrane, voir p. 83) n'est pas entraînée au dehors en même temps que la larve ; elle reste plaquée contre la zone moyenne de la membrane externe où on la retrouve à la dissection.

2°) L'ÉCLOSION PROPREMENT DITE.

L'éclosion proprement dite, c'est-à-dire la libération définitive du nauplius, se produit, selon HALL (1953), trente-six à quarante-huit heures après la rupture de la coque externe de l'œuf. En fait, il semble que le laps de temps qui sépare ces deux phénomènes soit excessivement variable.

Cette éclosion se fait grâce à une déchirure de « l'enveloppe embryonnaire » au niveau de la région céphalique du nauplius. Après quelques mouvements brusques, désordonnés, les antennes (A_2) se mettent à battre régulièrement et le nauplius nage activement.

B. — Les étapes du développement et le rythme de la mue.

Le développement postembryonnaire du Chirocéphale, ainsi que je l'ai déjà souligné (p. 39), peut être divisé en trois phases de durée très inégale : une phase larvaire de très courte durée, une période juvénile ou d'acquisition des caractères sexuels, une période adulte ou de maturité sexuelle.

1°) ÉTAPE LARVAIRE.

a) *Nauplius et mue métanauplienne.*

A la sortie de l'œuf, la larve est un nauplius typique à trois paires d'appendices. Sa région céphalique est pourvue d'une paire

d'antennules (A_1), d'une paire d'antennes (A_2) pluriarticulées et d'une paire de mandibules avec palpes. Les articles des antennes et les palpes mandibulaires sont garnis d'une ou de plusieurs soies. A ce stade, l'article basal du protopodite de l'antenne ne porte qu'une soie simple. La région post-céphalique est globuleuse, sans aucune trace de segmentation apparente. Cependant, sous la chitine, on peut deviner l'ébauche des premiers segments péréioni-



PLANCHE V

1. - Aspect de la seconde mue. — 2. - Aspect caractéristique de la première mue (mue métanauplienne); op : opercule de sortie du nauplius — 3. - Mue métanauplienne, détail montrant le retournement de l'antenne.

ques. Le nauplius ne possède qu'un œil médian impair (œil nauplien). Les futurs yeux composés sont représentés par des petites taches pigmentaires situées, de part et d'autre de l'œil nauplien ; ces ébauches n'apparaissent généralement qu'au stade II, mais elles peuvent être présentes, dès l'éclosion, chez des larves qui n'ont pas réussi à se libérer suffisamment tôt de leur enveloppe embryonnaire. Ainsi à l'éclosion, tous les individus ne sont pas nécessairement identiques, mais peuvent présenter de très légères différences morphologiques.

La première mue a lieu environ six heures après l'éclosion. Alors que, pour les mues suivantes, le revêtement chitineux se fend médio-ventralement tout le long du thorax (NICHOLSON, 1936), cette première mue s'effectue selon un processus bien particulier. La chitine se découpe au niveau de la région postérieure suivant une ligne de déhiscence circulaire et c'est par l'intermédiaire du clapet ainsi formé que le métanauplius se libère de son exuvie. De plus, la région apicale des antennes (A_2) adhérant à la chitine jusqu'au dernier instant, le revêtement chitineux de ces appendices, lors du dégagement définitif, se trouve complètement retourné à l'intérieur de l'exuvie. Cette disposition est caractéristique ; elle permet toujours de distinguer cette mue des suivantes. Par son caractère singulier, cette première mue, qui donne naissance à un métanauplius, mérite d'être distinguée des mues suivantes et c'est pourquoi je l'appelle « mue métanauplienne » (pl. V, p. 89).

b) *Métanauplius et arthrogenèse.*

Le métanauplius I (stade II) diffère assez peu du nauplius. Aux trois paires d'appendices existant déjà au stade précédent se sont ajoutés les maxilles I et II, ainsi que les quatre premiers segments thoraciques. En outre, les futurs yeux pédonculés sont représentés par deux taches pigmentaires situées de part et d'autre de l'œil nauplien et le bord postérieur de la région post-céphalique s'est orné de deux très courtes soies, ébauches des lames caudales.

Les maxilles I sont des formations à deux articles situées quelque peu en arrière des mandibules ; les maxilles II sont de simples pièces triangulaires sans ornementation. A ce stade, les maxilles I et II ne sont pas encore fonctionnels.

Les principales modifications que subit le métanauplius au cours des mues suivantes, qui ont lieu approximativement toutes les vingt-quatre heures, intéressent principalement la région thora-

cique et consistent dans l'apparition et la différenciation des onze paires d'appendices. Notons cependant qu'au stade III (métanauplius II), la soie simple de l'article basal du protopodite de l'antenne a fait place à une forte soie bifurquée et plumeuse ; au stade suivant (métanauplius III), les maxilles I et II sont devenus fonctionnels, l'article distal du maxille II, en particulier, s'articule nettement sur l'article proximal.

Les premières ébauches des péréiopodes apparaissent dès le stade métanauplius I (stade II). Primitivement, ce sont de simples expansions latéro-ventrales des métamères, mais, par la suite, elles se divisent en plusieurs lobes pour constituer les différents articles des appendices. Cette évolution, qui est progressive, comprend cinq stades successifs (pl. VI, p. 92).

— *Premier stade* (s_1) :

L'appendice n'est représenté que par une simple expansion latéro-ventrale du métamère correspondant.

— *Deuxième stade* (s_2) :

La première ébauche se divise en deux lobes : un lobe ventral (end) qui formera l'endopodite du futur appendice, un lobe dorsal (ex) qui donnera l'exopodite.

— *Troisième stade* (s_3) :

Apparition d'un second lobe dorsal.

— *Quatrième stade* (s_4) :

Le bord latéro-postérieur du lobe ventral s'est découpé en six petits lobes séparés les uns des autres par de légères constriction : ce sont les endites (en) ; le second lobe dorsal s'est divisé en trois pour donner l'épipodite (ep) et les préépipodites (b_1 , b_2) (*).

— *Cinquième stade* (s_5) :

L'individualisation des différentes parties du péréiopode s'accroît ; les premiers endites se sont ornés de soies ; le lobe ventral et le lobe dorsal notamment possèdent deux ou trois soies.

(*) Ces articles sont le plus souvent désignés sous le nom de « lames branchiales ». Selon LINDER F. (1940), ce terme est incorrect, car le rôle respiratoire qui leur est attribué n'est pas démontré. Cet auteur préconise de remplacer cette dénomination par celle de « préépipodite », terme créé par ERIKSON, en 1934.

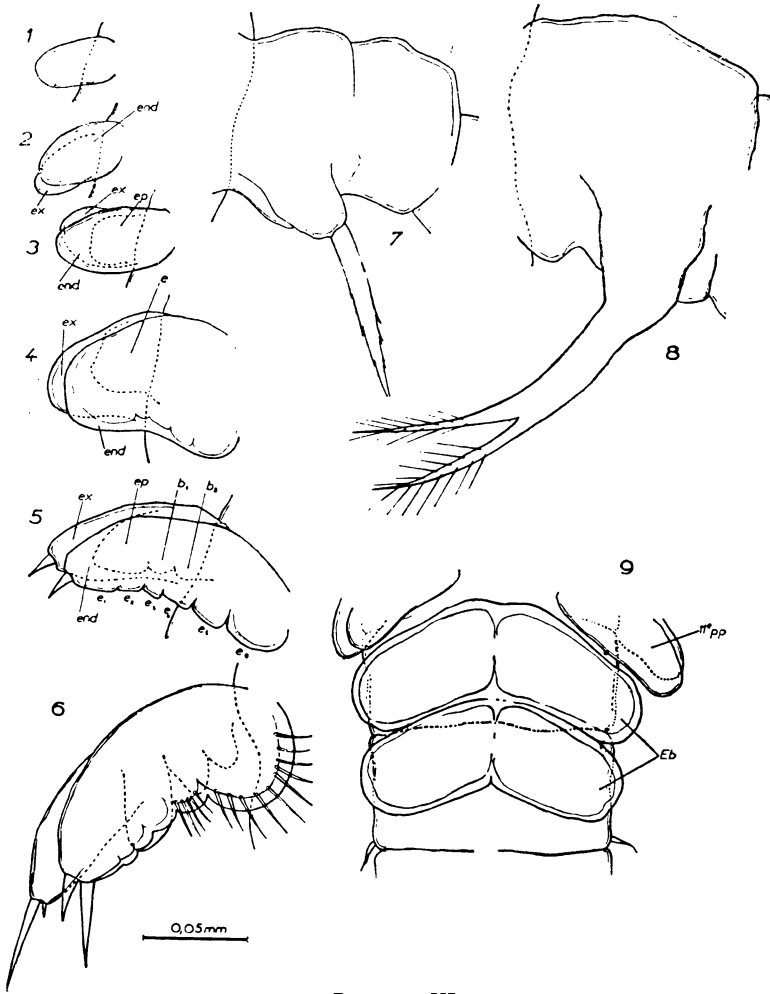


PLANCHE VI

- FIG. 1. — Stade S_1 d'un 8^e app. thor. dr. face ventr. d'un stade IV.
FIG. 2. — Stade S_2 d'un 7^e app. thor. dr. face ventr. d'un stade IV ;
end : endopodite ; ex : exopodite.
FIG. 3. — Stade S_3 d'un 6^e app. thor. dr. face ventr. d'un stade IV ;
ep : épipodite.
FIG. 4. — Stade S_3 d'un 1^{er} app. thor. dr. face ventr. en fin
de second intermue.
FIG. 5. — Stade S_4 d'un 1^{er} app. thor. dr. face ventr. d'un stade
III ; b_1 , b_2 : préépipodites ; e_1 , e_2 ... : endites.
FIG. 6. — Stade S_5 d'un 1^{er} app. thor. dr. face ventr. d'un stade
IV.
FIG. 7. — Article basal du protopodite de l'antenne d'un stade I.
FIG. 8. — Article basal du protopodite de l'antenne d'un stade III.
FIG. 9. — Premiers segments abdominaux d'un stade IX ; Eb : ébau-
ches génitales.

On peut donc considérer qu'au quatrième stade (s_4) l'appendice est différencié. En effet, les modifications ultérieures ne portent plus que sur la croissance et l'ornementation des divers articles des appendices.

L'ordre d'apparition et le degré d'évolution des appendices thoraciques fournissent les critères permettant de définir au mieux les stades larvaires successifs. C'est le but du tableau ci-après :

Stades larvaires	Numéro d'ordre des segments thoraciques										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
I	0										
II	s_3	s_3	s_2	s_2							
III	s_4	s_4	s_3	s_3	s_2	s_2					
IV	s_5	s_5	s_4	s_4	s_3	s_3	s_2	s_1			
V			s_5	s_5	s_4	s_4	s_3	s_2	s_1	s_1	
VI					s_5	s_5	s_4	s_3	s_2	s_1	s_1
VII							s_5	s_4	s_3	s_2	s_1
VIII								s_5	s_4	s_3	s_2
IX									s_5	s_4	s_3
X										s_5	s_4

TABLEAU VI

Evolution des appendices thoraciques en fonction du stade larvaire

Remarquons que les premiers appendices se différencient plus rapidement que les derniers. En effet, j'ai considéré un métamère individualisé lorsqu'il était nettement séparé du suivant par une constriction transverse, ce qui n'exclut pas pour autant la présence d'ébauches métamériques sous la chitine. Ainsi au stade I, si la région post-céphalique est globuleuse et sans aucune trace de segmentation visible extérieurement, les premiers segments sont déjà préparés sous la chitine. Dans certains cas, j'ai pu les observer, par transparence, alors que le nauplius était encore dans son enveloppe embryonnaire. On comprend aisément pourquoi les appendices puissent apparaître à un degré d'évolution plus ou moins avancé et se différencier plus ou moins rapidement.

Au stade VI, tous les métamères thoraciques sont présents. Dès le stade VII, les segments abdominaux commencent à s'individualiser. C'est au niveau des deux premiers segments abdominaux que naissent les organes génitaux externes. Leur différenciation débute généralement au cours du septième intermue. Ce sont tout

d'abord des expansions latéro-ventrales analogues à celles qui donnent les périopodes ; par la suite, généralement au stade IX, elles fusionnent et forment un bourgeon qui fait saillie ventralement, (CLAUS, 1886 ; SPANGENBERG, 1875).

Au stade X, théoriquement à la fin du neuvième intermue, le Chirocéphale a l'aspect adulte : les onze paires d'appendices sont différenciés, les huit segments abdominaux sont présents et les yeux composés sont pédonculés. Dès le stade suivant, les antennes (A_2) larvaires, qui jouaient le rôle d'organes locomoteurs, cessent progressivement de fonctionner et amorcent une rotation de 90° qui amène leur axe dans le plan sagittal de l'animal. Au cours du treizième ou quatorzième intermue, parfois plus tard, les antennes, devenues immobiles, subissent une dédifférenciation se manifestant par la perte de toute ornementation et leur réduction à un seul article. Parallèlement, le palpe mandibulaire régresse et finit par disparaître. C'est à partir de ce moment que le dimorphisme sexuel commence à s'accuser.

Théoriquement, cette première période infantile, qui débute à l'éclosion du nauplius, devrait normalement s'achever avec la disparition des derniers caractères typiquement larvaires. Ainsi, la réduction et l'ankylose des antennes (A_2), la régression du palpe mandibulaire sont autant de phénomènes propres à caractériser la fin de la période infantile et le début de la période juvénile. Toutefois, ces modifications ne se produisent pas à un stade bien défini, mais après un nombre de mues plus ou moins grand. C'est d'ailleurs ce que met en évidence le tableau VII, p. 95.

On se rend aisément compte que, si l'on fait coïncider la fin de la période larvaire avec le moment où les antennes cessent de fonctionner en tant qu'organes locomoteurs, cette période comporte, suivant les individus, onze, douze, treize ou quatorze intermues. C'est la raison pour laquelle je crois préférable de considérer arbitrairement que la période infantile s'achève au stade X. A ce stade, les individus ont l'aspect adulte, ils possèdent onze segments thoraciques et huit segments abdominaux et sont pourvus de onze paires d'appendices différenciés.

Dans la plupart des cas, la durée de la période de développement larvaire n'excède pas une quinzaine de jours. C'est également ce que j'ai observé dans la nature (voir p. 42).

TABLEAU VII

Nombre de jours	Numéro d'ordre des animaux															
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Eclosion	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
2	2	2	2	2-3	2	2-3	2	2	2	2	2-3	2	2	2	2	2
3	3-4	3	3	4	—	4	3	3	3	3	4	—	3-4	3	3	3
4	5	4	4	5	3	—	4	4	—	4	—	3	5	4	4	4
5	6	5	5	—	4	5	5	5	4	5	5	4	6	5	5	5
6	7	—	6	6	—	6	6	6	5	6	6	5	—	6	6	—
7	8	6	7	7	5	7	7	7	6	7	7	6	7	7	7	6
8	9	7	8	8	6	8	8	8	—	—	8	—	8	8	—	7
9	10	—	—	—	7	—	—	9	7	8	—	7	—	9	8	8
10	—	8	9	9	—	9	9	10	8	9	9	8	9	10	9	9
11	11	—	—	10	8	10	10	11	—	—	10	—	10	—	10	10
12		9	10	11	9	11	11	12	9	10	11	9	11	11	—	11
13		10	11		10	12	—	—	—	—	—	—	12		11	12
14		11	—		11		12			11	12	10	13		12	13
15		12	12		12					—	13	—				
16		13			13					11	12	—	11			
17		—								12		14	12			
18		14								—						
19										13						
20										14						

Chaque colonne récapitule, en fonction du temps et pour un individu donné, le nombre de mues que comprend la période larvaire. Les chiffres en italiques indiquent que les antennes larvaires ont cessé de fonctionner.

2°) ETAPE JUVÉNILE.

Cette seconde période de développement est essentiellement caractérisée par la différenciation des caractères sexuels internes et externes. Je ne parlerai ici que des caractères externes.

Au cours des intermues successifs, dont la durée est désormais de quarante-huit heures environ, les antennes A₂ subissent une nouvelle différenciation, soit dans le sens femelle, soit dans le sens mâle. Les antennes de la femelle seront courtes et massives, celles du mâle se transformeront en pinces destinées à maintenir la femelle durant l'accouplement. En outre, chez le mâle, généralement à la fin du douzième ou du treizième intermue, il apparaît

deux petites éleveures à la base des antennes : ce sont les ébauches des appendices frontaux. Ce caractère, notons-le, permet de distinguer précocement les mâles des femelles.

Parallèlement aux modifications que subissent les antennes, le bourgeon génital apparu, dès le stade VII, au niveau des deux premiers segments abdominaux évolue en sac ovigère chez la femelle ou en appareil copulateur chez le mâle.

Les premiers signes de maturité sexuelle se manifestent plus ou moins tôt suivant les individus et à la suite d'un nombre de mues plus ou moins grand. C'est avec leur apparition que se termine la période juvénile ou de prépuberté. Dans les conditions de l'élevage (voir p. 68), cette période a duré, en moyenne, une vingtaine de jours. J'ai estimé, rappelons-le, que, dans la nature, cette phase de développement s'étend sur trois semaines environ.

3°) ETAPE ADULTE.

Cette troisième et dernière étape de la vie du Phyllopode est caractérisée par l'aptitude à la reproduction, c'est-à-dire par l'accouplement et la ponte.

Le passage de l'état juvénile à l'état pubère n'entraîne, semble-t-il, aucune modification particulière de la morphologie des individus comme cela se produit, par exemple, au moment de la « mue de puberté » chez les Décapodes Brachyours (VEILLET, 1944 ; DEMEUSY, 1958 ; VERNET-CORNUBERT, 1958). Chez les Phyllopodes, plus encore que chez les autres Crustacés, la notion de puberté est imprécise, quasiment impossible à définir. Cependant, on peut considérer que la femelle du Chirocéphale a atteint l'état adulte lorsque ses ovaires, caractère visible extérieurement par transparence, possèdent des ovocytes bien développés. En revanche, chez le mâle, rien ne permet de distinguer, à coup sûr, l'individu apte à se reproduire de celui qui ne l'est point encore.

Chez *Chirocephalus diaphanus*, comme vraisemblablement chez tous les Phyllopodes, il n'existe pas de période de repos sexuel et, par conséquent, pas de saison particulière de reproduction. La maturation des produits génitaux s'effectue, selon l'expression de FAUTREZ-FIRLEFYN, par « ondes successives », mais d'une manière continue pendant toute la durée de la période adulte, c'est-à-dire jusqu'à la mort de l'animal. C'est ainsi qu'une femelle, qui vient d'être fécondée et qui possède des œufs dans sa poche incubatrice, ne tarde pas à remplir ses oviductes d'ovocytes mûrs, tandis que,

dans l'ovaire, d'autres ovocytes poursuivent et achèvent leur vitellogénèse. Une femelle venant de pondre est donc susceptible de s'accoupler à nouveau (*). Dans ces conditions, on imagine que le nombre d'œufs pondus par un seul individu au cours de son existence est considérable. MULLER (1918) estime qu'une femelle de *Tanymastix lacunæ* peut théoriquement pondre jusqu'à 17.000 œufs. C'est un ordre de grandeur valable pour tous les Phyllopoètes. Ainsi MOORE (1959) note qu'une femelle de *Streptocephalus seali*, maintenue en élevage pendant quarante et un jours a pondu onze fois un total de 1.205 œufs. En fait, dans la nature, la fertilité de cette espèce est vraisemblablement encore plus grande, puisque GAUDIN (1960) a récolté des individus porteurs de 200 et 300 œufs. D'ailleurs, le nombre d'œufs par ponte croît en même temps que l'individu. Chez le Chirocéphale, si les premières pontes ne comportent qu'une dizaine d'œufs, les dernières — du moins en ce qui concerne les grands spécimens — en totalisent jusqu'à 400. Cette monstrueuse fécondité est en rapport avec le mode de vie de ces animaux : c'est une des conditions nécessaires à leur maintien en eau temporaire.

Durant cette période, qui peut durer plusieurs mois (voir p. 43), le rythme des mues n'est pas modifié : la durée des intermues est toujours de quarante-huit heures environ. Précisons cependant que la femelle en incubation ne mue pas, mais qu'elle abandonne son exuvie dans l'heure qui suit le rejet des œufs à l'extérieur. Cet antagonisme, maintes fois cité, entre le cycle de la mue et celui de la ponte, n'est toutefois pas aussi net que chez l'Artémie (VEILLET et REYNIER, 1953). Ici, la durée de l'incubation est en effet du même ordre que celle de l'intermue.

(*) Toutes les femelles ayant la poche incubatrice vide et les oviductes bourrés d'ovocytes n'acceptent pas nécessairement le mâle. Bien que je n'ai pas cherché à le vérifier expérimentalement, comme chez *Lepidurus apus* (DESPORTES et ANDRIEUX, 1944), l'accouplement ne s'effectue vraisemblablement qu'au cours d'une certaine période de l'intermue.

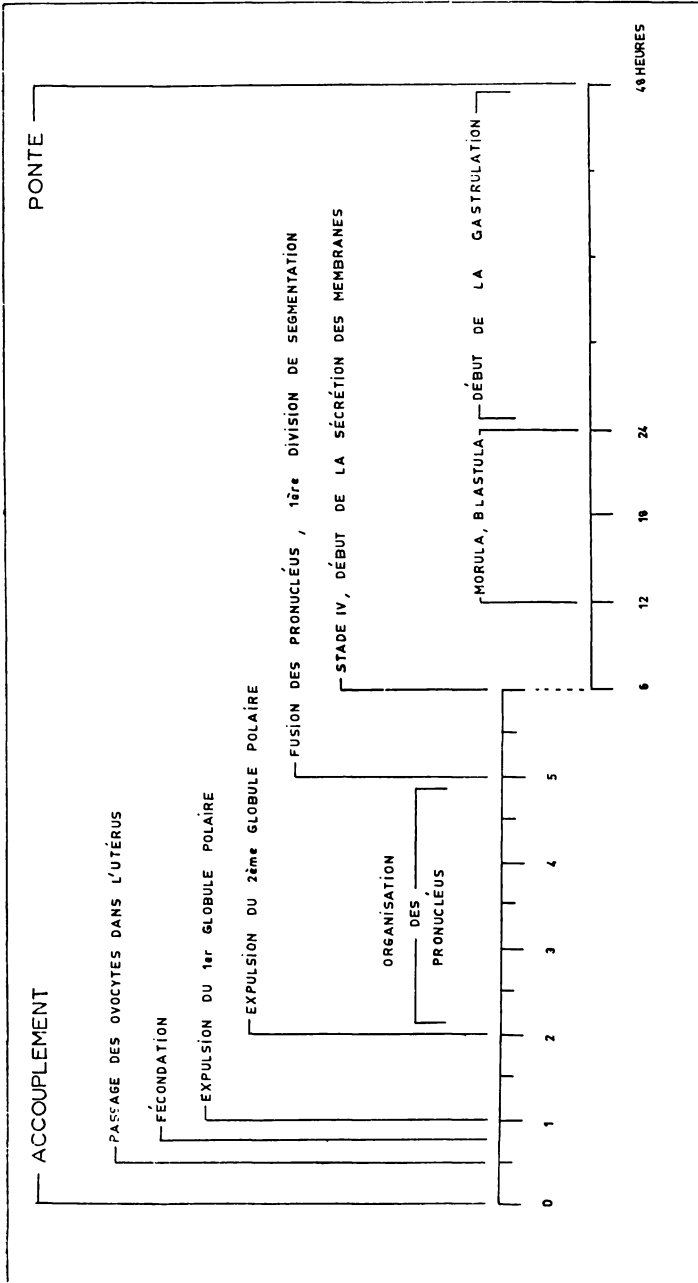


Tableau récapitulatif

RESUME ET CONCLUSION DE LA DEUXIEME PARTIE

Après avoir décrit succinctement la morphologie et l'anatomie microscopique des appareils génitaux mâle et femelle, j'ai, dans cette seconde partie, établi la chronologie des processus qui concourent à la formation de l'œuf de *Chirocephalus diaphanus*. En outre, j'ai consacré un chapitre à l'examen et à la description rapide des différentes étapes du développement embryonnaire et postembryonnaire de ce Crustacé.

De cet aperçu sur la sexualité et le développement du Chirocéphale, on retiendra essentiellement les faits suivants :

- L'accouplement conditionne le passage des ovocytes dans l'utérus où ils sont fécondés.
- La fusion des pronucléus et la première division de segmentation s'opèrent environ cinq à six heures après l'accouplement.
- La segmentation, qui est du type spiralé, demeure constamment égale, c'est-à-dire qu'elle n'entraîne pas la formation de macromères et de micromères.
- La gastrulation semble s'effectuer par prolifération polaire.
- L'œuf, qui est incubé pendant quarante-huit heures environ, est pondu à l'état de jeune gastrule.
- A une température constante voisine de 15° C, l'éclosion des œufs se produit après une douzaine de jours d'immersion. Cette éclosion comprend deux phases : expulsion d'une larve mobile à l'intérieur d'une enveloppe transparente (prééclosion), puis rupture de cette membrane et libération d'un nauplius typique (éclosion proprement dite).
- Le nauplius rejette son exuvie six heures environ après l'éclosion ; cette première mue présentant certaines particularités a été désignée sous le nom de « mue méтанаuplienne ».
- Le cycle vital du Chirocéphale a été divisé en trois périodes de durée très inégale : une période larvaire ou d'indifférenciation sexuelle, une période juvénile ou d'acquisition des caractères sexuels, une période adulte ou d'aptitude à la reproduction.

Par définition, l'étape larvaire, qui s'étale sur une quinzaine de jours au maximum, comprend neuf intermues de très courte durée. Le rythme de la mue se ralentit au cours de la période juvénile ; la durée de cette seconde phase de développement n'excède cependant pas une vingtaine de jours. Le passage de l'état juvénile à l'état

adulte se fait insensiblement et ne donne lieu à aucune modification de la morphologie externe des individus. Pendant la période adulte, le cycle « maturation des produits génitaux - accouplement - ponte » est continu ; il n'y a pas de repos sexuel et, par conséquent, pas de saison particulière de reproduction. Cette dernière étape de la vie du Chirocéphale peut durer plusieurs mois.

TROISIEME PARTIE

**Étude expérimentale
de l'influence de l'assèchement
et de la température
sur le développement des œufs**

Il est généralement admis que les œufs des Anostracés peuvent se développer sans assèchement préalable. Or, l'étude du Chirocéphale dans son milieu naturel m'a permis de démontrer (p. 44) que chaque génération est séparée de la suivante par une période d'assèchement. Ainsi, contrairement à l'opinion généralement admise, cette diapause naturelle, apparemment obligatoire, laisse à penser que *l'assèchement est une condition nécessaire au développement des œufs des Phyllopoques*.

Cependant, les observations faites en Camargue pendant les années 1958 et 1959 (NOURISSON et AGUESSE, 1961) montrent que, dans la nature, les œufs asséchés n'éclosent pas nécessairement lorsqu'ils sont à nouveau immergés ; autrement dit, si *l'assèchement est une condition nécessaire au développement des œufs, ce n'est certainement pas une condition suffisante*. D'autre part, ces observations font également ressortir que les différents genres de Branchiopodes existant en Camargue (*Triops*, *Imnadia*, *Branchipus*, *Tanymastix*, *Chirocephalus*) n'apparaissent pas simultanément lors des remises en eau successives ; les uns sont en effet caractéristiques des mares de fin d'automne et d'hiver, les autres le sont de celles de fin de printemps et d'été. Ce fait, sur lequel j'ai déjà insisté en temps opportun (p. 49), est un plaidoyer en faveur d'une action possible du climat, essentiellement de la température, sur le développement des œufs de ces Branchiopodes. Cette hypothèse trouve d'ailleurs un appui supplémentaire dans le fait que la température est le seul facteur du milieu accusant des variations journalières ou saisonnières importantes.

Les problèmes à résoudre dans cette troisième et dernière partie sont donc les suivants :

- L'assèchement est-il ou non une condition nécessaire et suffisante au développement des œufs du Chirocéphale ?
 - La température du milieu ambiant a-t-elle une influence prépondérante sur ce développement ?
-

CHAPITRE I

INFLUENCE DE L'ASSECHEMENT SUR LE DEVELOPPEMENT DES ŒUFS

I. — METHODES D'ETUDE

Pour que les conclusions tirées des expériences décrites dans les prochains chapitres soient valables, il importait que les œufs n'aient été soumis à aucune influence externe préalable. C'est la raison pour laquelle je me suis refusé à utiliser des œufs recueillis directement dans la nature. Dans tous les cas, les œufs ont été récoltés à partir de femelles ovigères prélevées dans des mares naturelles et élevées pendant quelques jours au laboratoire. Dès leur sortie de la poche incubatrice, les œufs de plusieurs pontes ont été rassemblés, puis répartis, au hasard, en un certain nombre de lots destinés à subir divers traitements (assèchement, immersion à différentes températures...).

En ce qui concerne l'assèchement, je précise, dès maintenant, que les œufs, après égouttage, ont été asséchés à l'étuve à 25° C durant huit jours au minimum.

Je crois devoir rappeler que l'éclosion des œufs des Anostracés s'effectue en deux temps (p. 87) : tout d'abord déchirure de la coque externe de l'œuf avec expulsion de la larve enfermée dans son « chorion », puis rupture de cette membrane embryonnaire et libération définitive du nauplius. Au cours de cet exposé, lorsque j'emploierai le terme d'éclosion, il ne s'agira pas de l'éclosion

proprement dite, mais de ce que j'ai appelé la préclosion. Le mécanisme de l'éclosion proprement dite, vraisemblablement de nature osmotique (HALL, 1953), est un problème différent de celui du développement et, pour cette raison, ne devait pas être confondu avec lui. D'ailleurs, lorsque se produit la rupture de la coque externe de l'œuf, le développement embryonnaire est achevé.

II. — L'ASSECHEMENT EST-IL UNE CONDITION NECESSAIRE AU DEVELOPPEMENT DES ŒUFS ?

MATTOX et VELARDO (1950), dans leur mémoire sur le développement des œufs des Conchostracés, ont fait le tour d'horizon de la littérature traitant de l'action de l'assèchement sur le développement des œufs des Phyllopoètes. Bien que sommaire, leur historique souligne néanmoins d'une manière éloquente la controverse qui a existé à propos du rôle de l'assèchement sur le développement des œufs de ces Crustacés.

En ce qui concerne l'espèce *Chirocephalus diaphanus*, cette question paraît définitivement réglée dès 1926. A cette époque, MATHIAS démontre d'une manière apparemment irréfutable que les œufs du Chirocéphale peuvent se développer sans assèchement préalable. En 1929, MEIKLEJOHN confirme ce résultat.

Dans la nature, nous savons maintenant que chaque génération est séparée de la suivante par une période d'assèchement. Cela ne correspond évidemment pas aux résultats obtenus par MATHIAS et MEIKLEJOHN. C'est une des raisons pour lesquelles j'ai cru indispensable, avant d'émettre une quelconque hypothèse, de m'assurer du bien-fondé des conclusions de ces auteurs. A cet effet, des œufs de *Chirocephalus diaphanus*, récoltés à partir de femelles prélevées dans une mare de Camargue, sont, dès la ponte, répartis en deux lots : l'un est asséché avant d'être immergé, l'autre demeure constamment dans l'eau. Comme MATHIAS et MEIKLEJOHN avaient pu le constater, les œufs, qu'ils soient asséchés ou non, éclosent après une douzaine de jours d'immersion. Ainsi, malgré les apparences, *l'assèchement n'est absolument pas nécessaire au développement des œufs du Chirocéphale.*

III. — EXISTENCE D'UNE SEULE CATEGORIE D'ŒUFS

Sous certaines conditions (voir DUTRIEU, 1960), l'Artémie peut se reproduire soit par oviparité, soit par ovoviviparité. Ce fait a conduit les auteurs à considérer que, chez cette espèce, il y a deux sortes d'œufs : des œufs « sans coque » se développant immédiatement dans la poche incubatrice de la femelle (ovoviviparité), des œufs « avec coque » rejetés à l'extérieur et évoluant plus ou moins rapidement (oviparité). Pour expliquer certains faits d'observation, MATHIAS (1937) a, en outre, divisé les œufs « avec coque » en deux catégories : les œufs à développement immédiat et les œufs à développement retardé. Par la suite, étendant cette distinction à tous les œufs des Phyllopoïdes, il a écrit : « *je considère actuellement que chez tous les Phyllopoïdes il doit exister des œufs à développement immédiat qui permettent la pullulation des individus dans les mares et des œufs de durée qui assurent la conservation de l'espèce* (1937, p. 61)..., *les œufs à développement immédiat ne peuvent supporter une dessiccation un peu prolongée..., les œufs de durée se montrent, au contraire, très résistants à ce sujet..., toutefois... celle-ci n'est pas du tout nécessaire à leur développement* (1937, p. 62) ». Pourtant, il écrit ailleurs : « *...les œufs de durée se développent au bout d'une année* (1937, p. 61)... *subissent normalement dans la nature une diapause plus ou moins prolongée que l'on peut faire cesser en soumettant l'œuf à l'action de divers agents. Dans les conditions naturelles, c'est la dessiccation qui joue le rôle prépondérant pour mettre un terme à cette diapause* (1937, p. 63). Il reconnaît donc implicitement, après l'avoir nié (1926) que l'assèchement est naturellement nécessaire au développement des œufs des Phyllopoïdes, du moins en ce qui concerne les œufs de durée. D'ailleurs, à propos de son expérience démontrant que les œufs pouvaient se développer sans assèchement préalable, il croit devoir préciser : « *...dans mes expériences sur Chirocephalus diaphanus PRÉVOST, j'ai opéré, sans aucun doute, sur des œufs à développement immédiat...* (1937, p. 61) ».

Loin d'apporter du crédit à cette théorie, les faits la contredisent. En effet, comment concilier, d'une part, l'existence d'œufs à développement immédiat, et, d'autre part, la présence d'une seule génération de Chirocéphales à chaque remise en eau des mares ? En outre, aucun critère, tant morphologique que physiologique, ne permet de distinguer ces deux catégories d'œufs : à l'examen, tous les œufs se révèlent morphologiquement semblables et, dans tous les cas, la durée de l'incubation est de quarante-huit heures environ (NOURISSON, 1958).

Dans le but de démontrer qu'il n'existe effectivement qu'une seule catégorie d'œufs, j'ai réalisé l'expérience suivante :

- cinq femelles de *Chirocephalus diaphanus*, nées au laboratoire à partir d'œufs récoltés en Camargue, ont été élevées séparément et mises en présence de mâles dès les premiers signes de maturité sexuelle. Dans ces conditions, chaque femelle a pondu au moins quatre fois ;
- chaque ponte a été divisée en plusieurs lots destinés à subir divers traitements. Un lot, notamment, est demeuré constamment immergé, un autre a été asséché, dès la ponte, pendant huit jours, puis remis dans une eau à 17° C.

Cette expérience a donné les résultats suivants :

- 73,3 % des œufs non asséchés se sont développés rapidement et les premiers nauplius ont éclos après treize ou quatorze jours d'immersion. Si l'on s'en réfère à MATHIAS, ces œufs ayant évolué immédiatement, sans assèchement préalable, étaient des œufs immédiats ;
- 60,4 % des œufs asséchés se sont développés normalement et, comme précédemment, les premiers nauplius sont apparus après treize ou quatorze jours d'immersion. Ces œufs ayant résisté à une période de dessiccation prolongée étaient donc durables.

Si la distinction faite entre œufs immédiats et œufs durables est fondée, il faut donc admettre que, dans une même ponte, il y a des œufs de destinée différente. Cela est si peu vraisemblable, qu'à la suite de cette expérience, en 1958, je n'hésitais pas à écrire : « chez *Chirocephalus diaphanus*, il n'existe pas d'œufs durables et d'œufs immédiats, mais une seule catégorie d'œufs également aptes à durer (*) ». Ultérieurement, s'intéressant l'un au développement des œufs de *Chirocephalus diaphanus*, l'autre à celui des œufs de *Lepidurus apus*, HALL (1959 b) et CHAIGNEAU (1959 a, b) ont confirmé mes résultats et formulé des conclusions analogues.

(*) Si ces œufs durables peuvent subir sans dommage une dessiccation plus ou moins prolongée ; ils sont également susceptibles de résister à des conditions climatiques rigoureuses. MATHIAS (1929, 1934) a montré que les œufs de durée des Phyllopoètes supportent aussi bien des températures de + 80° C que de — 20° C. Selon HINTON (1954), les œufs d'Artémie pourraient résister à des températures voisines de 100° C ; WHITAKER (1940), de son côté, a placé impunément, durant vingt-quatre heures, des œufs asséchés d'Artémie à la température de l'air liquide (— 190° C).

IV. — L'ASSECHEMENT FAIT-IL CESSER LA DIAPAUSE NATURELLE DES ŒUFS ?

Selon MATHIAS et BOUAT (1934), un assèchement de trente jours à 9° - 10° C fait cesser la diapause des œufs de *Branchipus stagnalis*. Pour DUTRIEU (1960, p. 26), la rupture de la diapause des œufs d'*Artemia salina* est également sous la dépendance d'une déshydratation intense provoquée notamment par la dessiccation des œufs à l'air libre. WEAVER (1943) admet également que l'assèchement pourrait être le « choc » nécessaire au développement des œufs de *Eubranchipus vernalis*.

Pour ma part, je ne pense pas que l'assèchement intervienne d'une façon prépondérante pour rompre la diapause naturelle des œufs de *Chirocephalus diaphanus* ; en effet, nous venons de le voir, l'assèchement n'est absolument pas nécessaire au développement des œufs de cette espèce. Toutefois, il n'est pas impossible que la dessiccation agisse secondairement ou en association avec un autre facteur pour favoriser la poursuite ou l'achèvement du développement des œufs.

V. — L'ASSECHEMENT SUSPEND L'EMBRYOGENESE

Les œufs du Chirocéphale, je viens de le montrer, sont susceptibles de durer, c'est-à-dire de subir sans dommage une dessiccation plus ou moins prolongée. Néanmoins, on est en droit de se demander si la dessiccation peut intervenir impunément à n'importe quel stade du développement. Selon MATHIAS (1929), « tant que la coque dure de l'œuf n'a pas éclaté, on peut dessécher l'œuf de *Chirocephalus diaphanus* sans risque de tuer l'embryon ». En effet :

- nous savons déjà (p. 108) que des œufs asséchés dès la ponte se développent normalement après avoir été remis dans l'eau ;
- en outre, des œufs asséchés dix jours après la ponte, c'est-à-dire sur le point d'éclore, donnent des nauplius trois jours après avoir été replacés dans l'eau ;
- de même, des œufs ayant subi trois assèchements successifs de quatre jours chacun éclosent après dix-neuf jours d'immersion, la dernière période d'immersion étant de cinq jours.

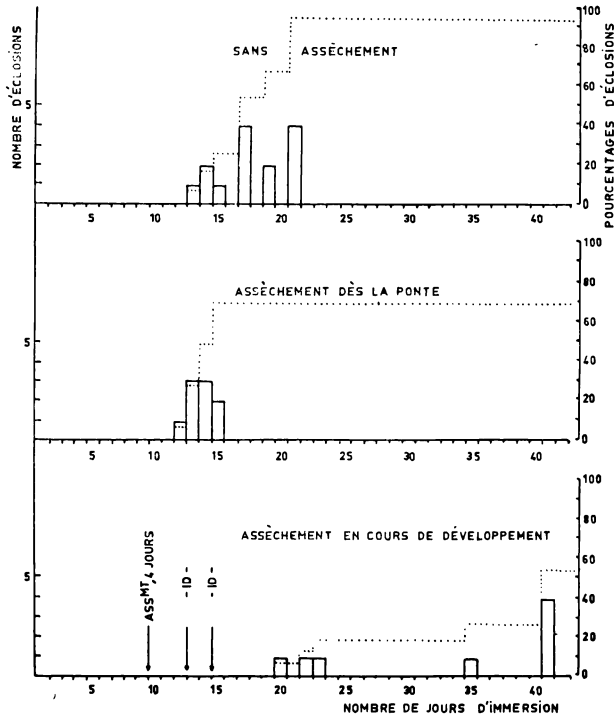


FIG. 13

Effet de l'assèchement sur le développement d'œufs de *Chirocephalus diaphanus* provenant d'une même ponte

Ainsi, les œufs asséchés une ou plusieurs fois de suite éclosent après une période d'immersion d'une durée égale ou supérieure à celle qui est normalement nécessaire aux œufs non asséchés pour se développer. Cela signifie que les processus d'embryogenèse sont momentanément suspendus au cours de la dessiccation.

VI — L'ASSECHEMENT RETARDE LE DEVELOPPEMENT DES ŒUFS

Selon HALL (1953), si une courte période de dessiccation retarde le développement des œufs du Chirocéphale, un assèchement de longue durée l'accélère. Cet auteur suppose alors, sous réserve de vérification, car les essais ont porté sur un trop petit nombre d'œufs, que les processus de la morphogenèse embryonnaire ne

sont pas totalement inhibés au cours de l'assèchement (HALL, 1953, p. 106 ; 1961, p. 214). CHAIGNEAU (1959 b), qui a observé un phénomène analogue chez *Lepidurus apus*, n'est toutefois pas plus affirmatif dans ses conclusions.

Pour ma part, en accord avec MATHIAS (1926), je pense que l'assèchement retarde effectivement le développement des œufs. Les graphiques de la figure 13, p. 110, font apparaître que ce retard est d'autant plus sensible que la dessiccation intervient à une époque plus proche de l'éclosion. Ainsi, la durée du développement des œufs asséchés dès la ponte n'est pas modifiée, mais celle des œufs asséchés au cours du développement est prolongée de plusieurs jours.

VII. — CONCLUSION

Chez l'espèce *Chirocephalus diaphanus*, il n'existe qu'une seule catégorie d'œufs également aptes à durer. Les œufs de ce Branchiopode peuvent donc se développer aussi bien sans assèchement préalable qu'après une période de dessiccation plus ou moins prolongée. L'assèchement peut intervenir impunément à n'importe quel stade du développement embryonnaire ; il suspend momentanément les processus de l'embryogenèse et a tendance à en prolonger la durée.

Si ces résultats ne rendent absolument pas compte du fait que dans la nature chaque génération de Chirocéphales est séparée de la suivante par une période d'assèchement, ils apportent, en revanche, des arguments en faveur de l'hypothèse formulée précédemment, à savoir : le développement des œufs des Anostracés est sous le contrôle d'un facteur déterminant autre que l'assèchement. Ce facteur, ainsi que je vais m'appliquer à le démontrer, est vraisemblablement la température.

CHAPITRE II

INFLUENCE DE LA TEMPERATURE SUR LE DEVELOPPEMENT DES ŒUFS

I. — EXISTENCE D'UN INTERVALLE DE TEMPERATURE FAVORABLE AU DEVELOPPEMENT DES ŒUFS

Afin de tester l'influence de la température sur le développement des œufs du Chirocéphale, j'ai procédé à l'expérience suivante :

Les œufs pondus par cinq femelles nées au laboratoire à partir d'œufs récoltés en Camargue sont répartis en plusieurs lots. Un lot témoin comprenant un certain nombre d'œufs de chaque ponte est placé dans une eau dont la température est maintenue à 17° C ; deux autres lots sont immergés, l'un dans une eau dont la température demeure constamment voisine de 25° C (lot A, trente-cinq œufs), l'autre dans une eau à 5° C (lot B, dix œufs).

Tandis que les œufs du lot témoin éclosent après quatorze jours d'immersion environ, *les œufs placés à 25° C et 5° C ne se développent pas.*

Après vingt-huit jours d'immersion, une partie des œufs du lot A (dix œufs) est replacée dans les mêmes conditions de température que les œufs du lot témoin ; les premières éclosions se produisent une dizaine de jours plus tard. Au bout de cinquante-six jours d'immersion, les œufs restants ne s'étant toujours pas

développés, je les ai transportés à leur tour dans une eau à 17° C ; comme précédemment, j'ai observé les premières éclosions quelques dix jours après.

Comme ceux du lot A, les œufs du lot B ne se développent qu'après avoir été mis dans une eau à 17° C : là, ils évoluent rapidement et éclosent après quatorze jours d'immersion.

Cette expérience démontre (NOURISSON, 1958) que l'évolution des œufs du Chirocéphale ne se produit qu'entre des limites de température bien déterminées. En dehors de cet intervalle favorable, le développement des œufs est temporairement inhibé. En 1959, CHAIGNEAU a obtenu des résultats analogues chez *Lepidurus apus*.

II. — DETERMINATION DE L'OPTIMUM THERMIQUE

Dans l'expérience précédente, les températures de 5°, 17° et 25° C ont été choisies arbitrairement. Il importe maintenant de préciser l'étendue de l'intervalle de température favorable au développement des œufs et de déterminer, à l'intérieur de cet intervalle, la température optimale.

A. — Appareillage.

Pour obtenir une gamme de températures suffisamment étendue, j'ai contruit un gradient de température (fig. 14, p. 115) analogue à celui que CHAIGNEAU (1960) a utilisé pour étudier l'action de la température sur le développement des œufs de *Lepidurus apus*.

Les extrémités d'une barre (B) en duralumin plongent, l'une dans un bain (C) maintenu à une température de 25°, l'autre dans un bain (F) réfrigéré à 4°. La source chaude est constituée par une masse d'eau chauffée à l'aide d'une rampe à gaz (R.). L'admission du gaz dans le dispositif de chauffage est commandée par une vanne électromagnétique (V) mise en circuit par l'intermédiaire d'un thermomètre à contact (T) plongeant dans l'eau à réchauffer. Un dispositif de sécurité coupe automatiquement l'arrivée du gaz au cas où la veilleuse (v), constamment allumée, viendrait accidentellement à s'éteindre. La source froide est obtenue grâce à une circulation d'eau réfrigérée par un compresseur hermétique. A la sortie de l'enceinte froide, une partie de l'eau réfrigérée s'écoule

dans le bac à eau chaude (TP); cela, afin d'éviter la surchauffe que provoque inévitablement la veilleuse de la rampe à gaz. Enfin, la partie utile de la barre est percée de logements (E) destinés à recevoir les tubes contenant les œufs; cette partie est calorifugée. Dans ces conditions, les températures obtenues demeurent constantes à 1° près, pendant toute la durée de l'expérience.

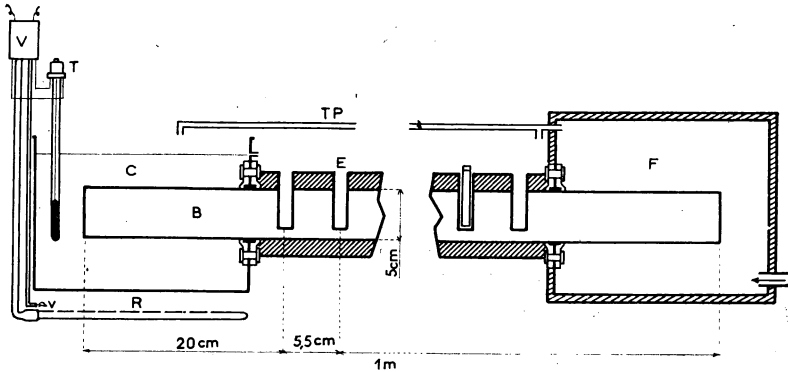


FIG. 14

Schéma du gradient thermique - Légende dans le texte

B. — Expérimentation.

Les œufs utilisés pour cette expérience ont été récoltés à partir de femelles prélevées dans une mare située sur le Domaine de la Tour du Valat (Camargue) et élevées quelques jours au laboratoire. Dès la ponte, les œufs sont répartis au hasard et immergés à différentes températures (*).

Les premières éclosions se produisent une quinzaine de jours après le début de l'immersion et se succèdent pendant cinq semaines environ. L'expérience est arrêtée arbitrairement au bout de deux mois. Les résultats obtenus sont consignés sur le tableau ci-après :

(*) Pour éviter de les détériorer, les œufs sont transportés dans leur tube respectif à l'aide d'un petit aspirateur à bouche. Cette méthode entraîne cependant la perte d'une partie des œufs. De plus, certains œufs, vraisemblablement non fécondés, s'ouvrent et libèrent une masse blanche sans structure. Le nombre d'œufs mis en expérience est calculé en additionnant le nombre d'éclosions observés et le nombre d'œufs sains non encore éclos. Cela explique la diversité des nombres d'œufs de chaque lot.

TABLEAU VIII
Optimum thermique des œufs non asséchés
(Origine : Camargue)

Température en °C	25	20	16	14,5	13	11	9	7	4
Nombre d'œufs en expérience	80	35	93	97	95	91	90	72	70
Nombre d'éclosions	0	0	50	89	89	88	82	27	0
% d'éclosions	0	0	53,7	91,7	93,6	96,7	91,1	37,5	0
Intervalle de sécurité (*)			44,5	81	86	90	83	26	
			64	95	100	100	98	49,5	

Ainsi, on constate que l'intervalle de température le plus favorable au développement des œufs (plus de 60 % d'éclosions) se situe entre 8° et 15° C. Cela a d'ailleurs été vérifié en plaçant les œufs non encore éclos à la fin de l'expérience dans une eau maintenue à 13° C ; le pourcentage d'éclosions obtenu dans ces conditions s'est alors élevé à 86,7 %.

III. — INFLUENCE D'UN THERMOPERIODISME JOURNALIER SUR LE DEVELOPPEMENT DES ŒUFS

Les conditions idéales de développement telles qu'elles viennent d'être déterminées ne sont, pour ainsi dire, jamais réalisées dans la nature. La température de l'eau des mares, je l'ai déjà souligné (p. 30), peut varier considérablement au cours d'une même journée. Ces variations sont souvent telles que les œufs se trouvent placés, chaque jour, hors des limites de température favorables à leur développement pendant un laps de temps plus ou moins long. On peut alors se demander si la durée de ce passage journalier au chaud ou au froid n'est pas suffisante pour suspendre momentanément l'embryogenèse. C'est précisément cette hypothèse que je me propose de vérifier.

A. — Appareillage.

Pour reproduire au laboratoire des conditions climatiques analogues à celles rencontrées dans la nature, j'ai été amené à

(*) L'intervalle de sécurité des pourcentages est déterminé graphiquement à l'aide de l'abaque figurant dans « l'initiation pratique à la statistique », de A. LIORZOU. Les valeurs obtenues sont évidemment approximatives.

réaliser un dispositif susceptible de faire varier, suivant un cycle bien déterminé, la température de l'eau d'un bac à élevage (NOURISSON et VEILLET, 1960). Cet appareil fonctionne en circuit ouvert et comporte un système de refroidissement, un système de chauffage, un programmeur, une chambre d'élevage (fig. 15, p. 118).

1°) SYSTÈME DE REFROIDISSEMENT.

L'eau arrivant à l'installation doit évidemment avoir une température inférieure ou tout au plus égale à la température minimale que l'on désire obtenir. A cet effet, je dispose en permanence d'une réserve de quatre-vingt litres d'eau réfrigérée par un compresseur hermétique.

2°) SYSTÈME DE CHAUFFAGE.

Avant d'arriver à la chambre d'élevage (CE), l'eau froide traverse un cylindre (Cy) en acier inoxydable de 50 mm de diamètre placé au-dessus d'une rampe à gaz (R), puis alimente une petite réserve d'eau (RE) d'une capacité de cinq litres. Un thermomètre à contact (T) plonge dans cette réserve d'eau ; c'est lui qui commande l'ouverture d'une vanne à gaz électromagnétique (V) et, par là, l'allumage de la rampe à gaz. Cette dernière possède un dispositif de sécurité coupant automatiquement l'arrivée du gaz en cas d'extinction de la veilleuse (v).

3°) PROGRAMMATEUR.

Le programmeur est constitué essentiellement par une came (Ca) animée d'un mouvement uniforme et effectuant une rotation complète en vingt-quatre heures. L'extrémité du bras de levier, munie d'un galet (G), s'engage dans une gorge ou chemin de roulement (Ch) creusée dans la came. Cette manivelle (M), solidaire d'un pignon d'angle tourne autour d'un point fixe. Le chemin de roulement, qui a été tracé sur la came en fonction du cycle de température à obtenir, est une courbe fermée imprimant à la manivelle un mouvement alternatif. Ce mouvement modulé est transmis à la tête mobile (T) du thermomètre à contact par l'intermédiaire d'un système de surmultiplication (Sm). Celui-ci est calculé en tenant compte du nombre de tours que doit effectuer la tête du thermomètre pour produire une variation de température déterminée et l'angle maximal que doit balayer la manivelle ; cet angle est choisi arbitrairement. Le traçage du chemin de roulement

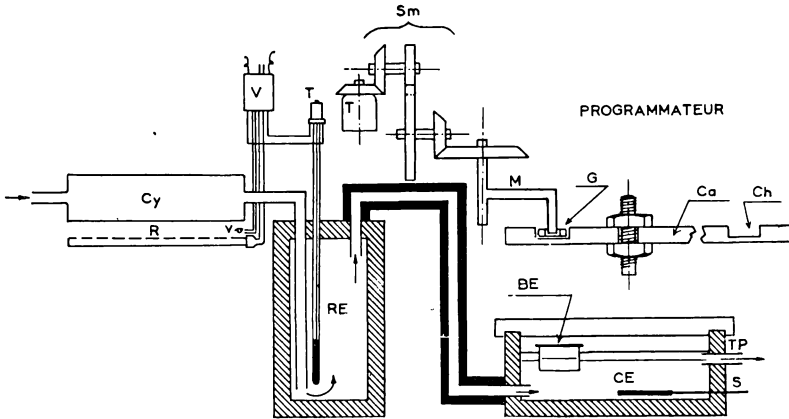


FIG. 15

Schéma de principe d'un dispositif permettant de faire varier la température de l'eau d'un aquarium suivant un programme déterminé. Légende dans le texte.

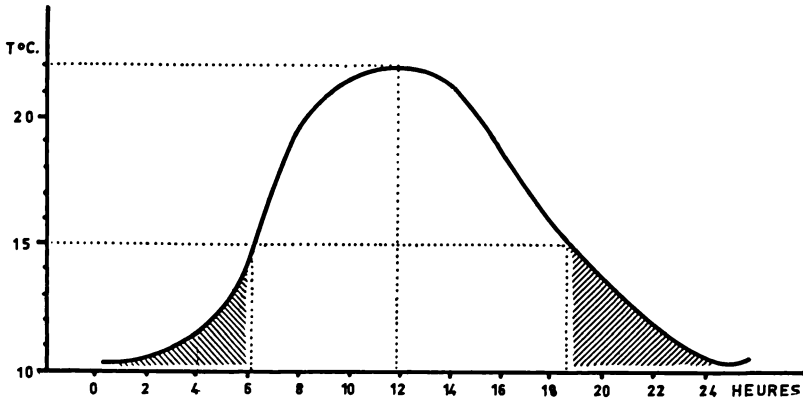


FIG. 16

Cycle de température réalisé au laboratoire

En hachures : Portion de la courbe favorable au développement des œufs de *Chirocephalus diaphanus*.

ne présente pas de difficulté majeure ; on doit supprimer, cependant, toute variation brusque amenant dans la courbe des pentes supérieures à 45° , afin d'éviter le blocage du galet dans sa gorge.

4°) CHAMBRE D'ÉLEVAGE.

A la sortie de la cuve de réserve (RE), l'eau est conduite, par l'intermédiaire d'une canalisation calorifugée, dans la chambre d'élevage (CE) d'où elle est évacuée par un trop-plein (TP). Cette chambre d'élevage est une sorte de bain-marie dans lequel sont placés les récipients (BE) contenant les œufs. Une sonde thermométrique (S) enregistreuse permet de vérifier, à chaque instant, la bonne marche de l'ensemble du dispositif et de s'assurer que le cycle de température prévu a été réalisé.

B. — Première expérimentation.

Comme précédemment, les œufs destinés à cette expérience ont été récoltés à partir de femelles prélevées dans une mare de Camargue, transportées au laboratoire et mises en élevage pendant quelques jours. De cette manière, j'ai pu disposer d'un nombre d'œufs relativement grand (964). Dès la ponte, ces œufs ont été partagés en deux lots d'inégale importance : un lot témoin (lot T, 166 œufs) placé dans une eau maintenue à 17°C et un autre lot (798 œufs) immergé dans une eau dont la température présentait journallement une amplitude de variation de 12°C . Ce cycle de température (fig. 16, p. 118) a été calqué sur un relevé météorologique effectué dans les Pyrénées (voir p. 31, fig. 4) (*).

Trente-sept jours après le début de l'expérience, les œufs du lot E sont répartis en quatre nouvelles fractions : A, B, C, D, Le lot A continue à subir le cycle journalier de température, le lot B (207 œufs) est asséché à l'étuve à 25°C , le lot C (190 œufs) est refroidi à -6°C et le lot D (105 œufs) est immergé dans une eau à 4°C . Au bout de huit jours, tous les œufs ayant subi un traitement particulier sont replacés dans les conditions initiales. Enfin, onze jours plus tard, une partie de ces œufs est prélevée

(*) Lorsque j'ai entrepris cette expérience, j'ignorais encore que la température optimale pour le développement des œufs du Chirocéphale se situait entre 8° et 15°C . J'ai donc choisi la température de 17°C que des expériences précédentes (p. 113) paraissaient me désigner comme convenable. Le pourcentage d'éclosions obtenu dans ces conditions est faible ; cela est en accord avec les résultats obtenus ultérieurement (p. 116).

On constate en tout premier lieu que, contrairement aux œufs demeurés à une température constante de 17° C, le pourcentage d'éclosion de ceux qui ont été soumis à un cycle journalier de température est extrêmement faible, quasiment nul (0,8 %). En revanche, ce pourcentage s'accroît considérablement (81,8 %) lorsque ces œufs sont placés définitivement dans l'intervalle de température favorable à leur développement.

En conclusion, il apparaît que le développement des œufs se trouvant chaque jour, pendant un certain temps (douze heures dans la présente expérience), hors des limites de températures optimales est temporairement inhibé. Ce résultat fournit, à mon avis, une explication vraisemblable de la diapause naturelle des œufs du Chirocéphale. En effet, dans la nature, la période de reproduction de ces Crustacés coïncide généralement avec la phase de régression des mares ; c'est précisément à ce moment, la masse d'eau étant réduite, que l'amplitude des variations journalières de la température de l'eau est la plus grande.

Remarquons en outre, sans nous y attarder, car nous aurons l'occasion d'en reparler (p. 126), que les œufs refroidis ou asséchés après avoir été soumis, trente-sept jours durant, à un cycle de température ne se développent pas lorsqu'ils subissent à nouveau ce cycle. Les pourcentages d'éclosions ne deviennent importants (33,8 %, 64,4 %, 89 % contre 2,8 %, 1,6 %, 0 %) que dans le cas où ces œufs demeurent constamment dans l'intervalle de température optimal.

C. — Deuxième expérimentation.

L'expérience qui vient d'être décrite m'a permis de montrer que le développement des œufs du Chirocéphale placés, journallement, pendant douze heures consécutives, à des températures supérieures aux températures favorables au déroulement normal de l'embryogenèse est momentanément suspendu. Il reste à étudier plus particulièrement l'influence de la durée de ce séjour hors des conditions favorables sur le développement des œufs.

1°) PROCESSUS EXPÉRIMENTAL.

Pour cette expérience, des femelles ovigères sont ramenées, vivantes d'une station de Meurthe-et-Moselle (Blénod-lès-Pont-à-Mousson) et élevées au laboratoire pendant quelques jours. Les

œufs recueillis dès la ponte, sont distribués et immergés dans une série de dix-huit tubes. Neuf tubes sont placés dans une chambre froide à 4° C, respectivement pendant zéro, trois, six, neuf, douze, quinze, dix-huit, vingt-et-une, vingt-quatre heures par jour, les neuf autres tubes sont mis, de la même manière, à l'étuve à 25° C. En dehors de ces séjours au froid ou au chaud, la température de l'eau des tubes est maintenue constante à 17° C. Les tubes sont examinés régulièrement et les nauplius prélevés au fur et à mesure de leur éclosion.

2°) INTERPRÉTATION DES RÉSULTATS.

Les résultats obtenus sont groupés sur les graphiques ci-après.

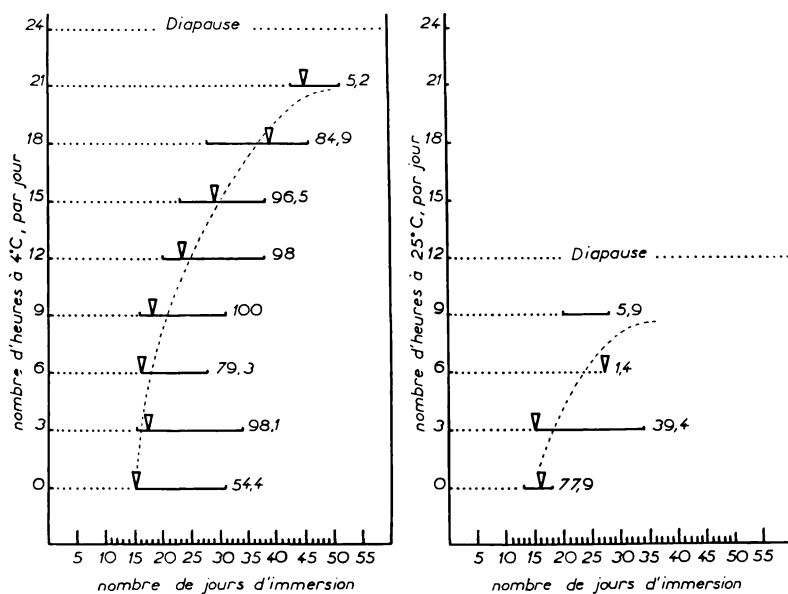


FIG. 17

On lira, en abscisses, le nombre de jours d'immersion et, en ordonnées, le nombre d'heures durant lesquelles les œufs demeurent, chaque jour, soit à 4° C, soit à 25° C.

Chaque trait plein représente la durée de la période d'éclosion pour un lot d'œufs déterminé ; il est suivi d'un nombre exprimant le pourcentage d'éclosions obtenu dans les conditions indiquées en ordonnées.

Les triangles situent, pour chaque lot d'œufs et par rapport au premier jour d'immersion, les nombres maximaux d'éclosions.

a) *Influence du froid.*

Les œufs refroidis pendant trois, six, neuf ..., dix-huit heures par jour puis replacés, le reste du temps, à une température convenable, se développent normalement. Les pourcentages d'éclosions obtenus dans ces conditions sont même remarquablement élevés (98 %, 79,3 %, 100 %, 98 %, 96,5 %, 84,9 %). En revanche, si la durée de la période froide vient à augmenter, le taux d'éclosions s'abaisse et s'annule rapidement ; cela confirme, d'ailleurs, les résultats acquis dans une expérience précédente (p. 113).

Les basses températures ne semblent donc pas avoir d'influence néfaste sur le développement des œufs du Chirocéphale, mais, comme HALL (1959 a) l'a également constaté, elles en ralentissent considérablement la vitesse. Ainsi, les éclosions se produisent d'autant plus tardivement que la période froide est plus longue ; on enregistre notamment un écart de trente jours entre la première éclosion des œufs ayant séjourné seulement trois heures par jour, à 4° C et celle des œufs demeurés vingt-et-une heures par jour à cette même température.

b) *Influence de la chaleur.*

Comparé à celui des témoins, le pourcentage d'éclosions des œufs ayant séjourné trois heures par jour à 25° C est faible (39,4 % contre 77,9 %). De plus, si la période chaude se prolonge au-delà de ce temps les œufs ne tardent pas à entrer en diapause. Ainsi, le lot d'œufs placé à 25° C, pendant neuf heures, n'a donné naissance qu'à quatre nauplius et les œufs, demeurés douze heures et plus à cette température, n'ont pas éclos. Il est aisé d'en déduire que, contrairement aux basses températures, lesquelles ne font que ralentir la vitesse du développement des œufs, les hautes températures bloquent les processus d'embryogenèse.

D. — Conclusion.

Les expériences décrites dans ce chapitre montrent que l'intervalle de température le plus favorable au développement des œufs du Branchiopode *Chirocephalus diaphanus* est compris entre 8° et 17° C. En dehors de ces limites l'embryogenèse est temporairement inhibée. De plus, si les œufs sont placés, chaque jour pendant un certain temps, hors des conditions favorables, le développement est soit ralenti, soit momentanément interrompu. L'inhibition de l'embryogenèse se manifeste notamment lorsque les

œufs séjournent plus de trois heures par jour à 25° ; l'action des basses températures, en revanche, se traduit par un très net ralentissement de la vitesse du développement.

Ces données expérimentales permettent d'expliquer, d'une manière fort simple, l'existence, en Camargue, d'une seule génération de Chirocéphales dans les mares d'hiver, ainsi que l'absence de l'espèce lors des remises en eau estivales. En effet, en hiver, la température moyenne de l'eau des mares étant, le plus souvent, inférieure à 10°, le développement des œufs fraîchement pondus n'est pas assez rapide pour s'achever avant le retrait des eaux ; en été, les variations de la température de l'eau se situant nettement au-dessus de 15°, les œufs pondus au cours de l'hiver n'ont pas la possibilité de poursuivre leur développement et d'éclore.

Si ces résultats paraissent apporter une solution satisfaisante au problème du déterminisme de la diapause naturelle des œufs des Phyllopedes, il serait toutefois prématuré de considérer cette question comme définitivement résolue. Nous verrons, dans le prochain chapitre, que tous les cas de diapause observés dans la nature ne s'expliquent pas toujours aussi aisément.

CHAPITRE III

VARIATION DE L'OPTIMUM THERMIQUE EN FONCTION DE L'ASSECHEMENT, DU STADE DE DEVELOPPEMENT ET DU LIEU GEOGRAPHIQUE

I. — INFLUENCE DE L'ASSECHEMENT

Les mares des Pyrénées, alimentées exclusivement par la fonte des neiges, sont définitivement à sec à la fin de juillet ou au début d'août (cf. p. 27). Cependant, lorsque le substrat s'y prête (c'est notamment le cas de certaines mares du cirque de Troumouse), il arrive qu'après de fortes précipitations, de petites flaques d'eau subsistent temporairement à l'emplacement des mares asséchées. Il n'est pas rare de constater alors qu'une nouvelle génération de Chirocéphales — rapidement anéantie, d'ailleurs, car ces flaques sont de courte durée — apparaît dans ces mares en miniature. Cela est d'autant plus surprenant que les conditions climatiques de ces micromilieus sont, sinon plus rigoureuses, du moins identiques à celles régnant dans la mare avant l'assèchement, c'est-à-dire théoriquement défavorables au déroulement normal de l'embryogenèse. Pour expliquer la naissance de cette seconde génération, on est naturellement amené à supposer que l'intervalle de température favorable au développement des œufs asséchés est différent de celui des œufs n'ayant pas subi de dessiccation.

Bien que les résultats de l'expérience concernant l'influence d'un thermopériodisme sur le développement embryonnaire (cf. p. 119) ne soient pas en faveur de cette hypothèse, il importe cependant de vérifier si l'assèchement entraîne ou non une variation de l'optimum thermique.

A. — Expérimentation.

Des œufs, récoltés à partir de femelles prélevées dans une mare de Camargue, ont été asséchés dès la ponte. Deux mois après, ils ont été répartis et immergés dans une série de neuf tubes placés respectivement à 4°, 7,5°, 9,5°, 11°, 13°, 14°, 16°, 18°, 22° C. L'expérience a duré du 21 février 1962 au 19 avril 1962.

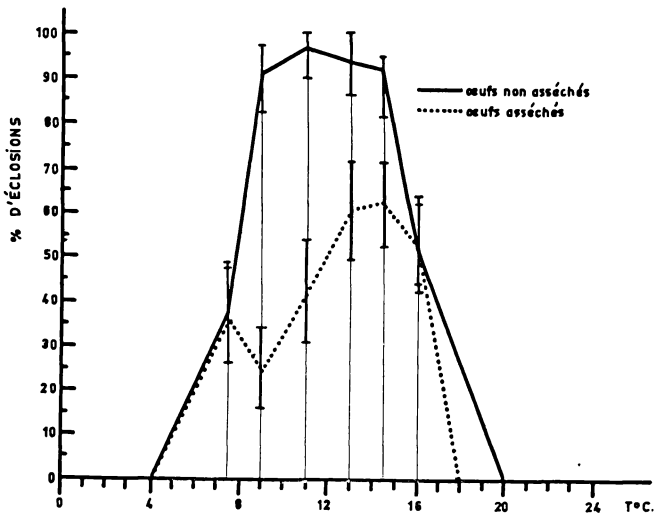


FIG. 18

Optimums thermiques des œufs asséchés et des œufs non asséchés

B. — Résultats.

Si l'on compare les résultats consignés sur le tableau VIII, p. 116, à ceux rassemblés sur le tableau X, p. 128, on s'aperçoit que, contrairement à l'hypothèse formulée précédemment, l'intervalle de température favorable au développement des œufs asséchés est identique à celui des œufs non asséchés (fig. 18, p. 126).

En conclusion, l'assèchement ne modifie en rien les conditions nécessaires au développement des œufs et n'a, semble-t-il, aucun autre effet que celui de suspendre, momentanément, le déroulement normal de l'embryogenèse.

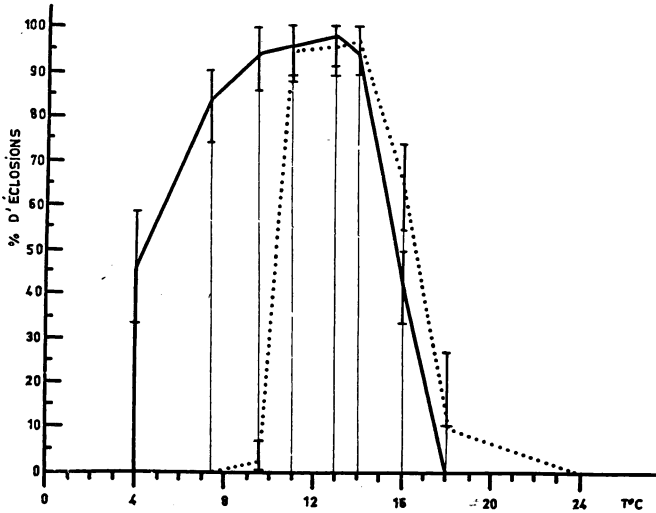


FIG. 19

Variation de l'optimum thermique en fonction du stade du développement embryonnaire

II. — OPTIMUM THERMIQUE ET STADE DE DEVELOPPEMENT

Dans la nature, les œufs fraîchement pondus sont soumis à des variations de température dont l'amplitude est chaque jour différente, tantôt favorable, tantôt défavorable à leur développement. On peut donc considérer que la diapause des œufs est virtuelle et admettre que l'embryogenèse est un phénomène discontinu, susceptible d'être, suivant les conditions climatiques, accéléré, retardé, ou temporairement inhibé. Il se trouve que, dans la nature, cela se traduit toujours par une prolongation de la période embryonnaire ; cette prolongation, dans la plupart des cas, ne permet pas la réalisation complète du développement avant l'assèchement de la mare.

TABLEAU X

Optimum thermique des œufs asséchés
(Origine : Camargue)

Température en °C	22	18	16	14	13	11	9,5	7,5	4
Nombre d'œufs en expérience	92	87	116	98	82	80	83	83	91
Nombre d'éclosions	0	0	63	60	50	34	20	30	0
% d'éclosions	0	0	51,7	62,2	60,9	42,4	24	36,1	0
Intervalle de sécurité			42	52	49,5	31	16	25,5	
			62	71,5	70,5	53,5	34	47,5	

Après le retrait des eaux, les œufs demeurent soumis aux rigueurs du climat et, notamment, passent successivement par des « phases sèches » et des « phases humides ». Il n'est pas exclu que le développement embryonnaire puisse se poursuivre au cours des « phases humides ». Ainsi, lorsque se produit la remise en eau des mares, les œufs doivent se trouver à des stades de développement plus ou moins avancés. S'ils peuvent alors achever leur développement et éclore, les conditions climatiques étant toujours aussi fluctuantes, c'est vraisemblablement parce que leurs exigences thermiques ne sont plus les mêmes. Ce qui revient à supposer que l'optimum thermique varie en fonction du stade du développement embryonnaire.

A. — Expérimentation.

Les œufs utilisés pour cette expérience proviennent de femelles récoltées dans une mare de Meurthe-et-Moselle (Blénod-lès-Pont-à-Mousson).

En tout premier lieu, j'ai déterminé l'optimum thermique des œufs non asséchés. L'intervalle le plus favorable au développement des œufs (plus de 60 % d'éclosions) s'est révélé compris, entre 17° C et 10° C (tableau XI, p. 129).

Par la suite, quelques huit cents œufs ont été immergés dès la ponte dans une eau dont la température était maintenue à 15° C, c'est-à-dire au voisinage de la température optimale.

TABLEAU XI

Optimum thermique des œufs non asséchés
(Origine : Lorraine)

Température en °C	25	18	16	14	13	11	9,5	7,5	4
Nombre d'œufs en expérience	95	110	108	107	99	106	97	108	106
Nombre d'éclosions	0	21	70	103	95	100	2	0	0
% d'éclosions	0	19	64,8	96,2	95,9	94,3	2	0	0
Intervalle de sécurité		12	54,5	89,5	89	88	0		
		27	73,5	100	100	100	7		

Après neuf jours d'immersion, ces œufs ont été répartis en neuf lots placés, comme précédemment, à des températures comprises entre 25° C et 4° C. Arbitrairement, l'expérience fut arrêtée vingt-quatre jours plus tard.

B. — Résultats.

Les pourcentages d'éclosions obtenus dans ces conditions sont récapitulés sur le tableau XII.

Si l'on compare ces résultats à ceux obtenus précédemment (tableau XI), on constate que l'optimum thermique des œufs, qui ont atteint un certain stade de développement, ne correspond

TABLEAU XII

Optimum thermique des œufs en cours de développement
(Origine : Lorraine)

Température en °C	25	18	16	14	13	11	9,5	7,5	4
Nombre d'œufs en expérience	80	95	155	96	118	93	86	91	66
Nombre d'éclosions	0	0	80	91	115	89	81	76	30
% d'éclosions	0	0	41,6	94,7	97,4	95,6	94,1	83,5	45,5
Intervalle de sécurité			33,5	88	91	89	86	74	33,5
			49,5	100	100	100	100	90	58,5

absolument plus à celui des œufs qui viennent d'être pondus (fig. 19, p. 127). Les basses températures, en particulier, ne sont plus un obstacle à la poursuite du développement et à l'éclosion des œufs. En revanche, les températures supérieures à 18° C demeurent défavorables au déroulement normal de l'embryogenèse. Ce dernier point est particulièrement intéressant, car, loin d'être en contradiction avec les faits d'observation, il permet d'expliquer pourquoi, en Camargue, les Chirocéphales sont toujours absents des mares chaudes d'été.

III. — VARIATION DE L'OPTIMUM THERMIQUE EN FONCTION DU LIEU GEOGRAPHIQUE

L'existence d'un optimum thermique propice au déroulement normal de la morphogenèse embryonnaire n'est pas une caractéristique physiologique propre au Chirocéphale ; c'est probablement une règle générale qui s'applique, non seulement aux Anostracés, mais à l'ensemble des Phyllopoètes. C'est ainsi que MATTOX et VELARDO (1950) ont établi que l'intervalle de température le plus favorable au développement des œufs du Conchostracé *Caenestheriella gynecia* se situe entre 24° et 37° C. et que CHAIGNEAU (1959 a, b) a montré que celui des œufs du Notostracé *Lepidurus apus* est compris entre 8° et 16° C. En ce qui concerne les Anostracés autres que le Chirocéphale, PROPHET (1962) a constaté que l'éclosion des œufs d'*Eubranchipus serratus* est inhibée à partir de 20°C, tandis que celle des œufs de *Thamnocephalus platyurus*, de *Streptocephalus texanus*, de *Streptocephalus seali* et de *Branchinecta lindabli* ne le serait qu'à partir de 32° C. Pour ma part, j'ai observé qu'en Camargue, l'Anostracé *Branchipus stagnalis*, le Conchostracé *Imnadia yeyetta*, le Notostracé *Triops conriformis* n'apparaissent généralement que lors des remises en eau estivales, c'est-à-dire dans une eau dont la température est supérieure à 15° C (cf. p. 34).

Il est néanmoins curieux et troublant de noter que l'espèce *Branchipus stagnalis* se rencontre également dans le cirque de Troumouze, dans des mares alimentées par la fonte des neiges ; ainsi, contrairement à ce que l'on observe en Camargue, les œufs des Branchipes pyrénéens ont la possibilité de se développer dans une eau à basse température. Dès lors, on est en droit de se demander s'il n'existe pas, au sein de la même espèce, des variations de l'optimum thermique en fonction du lieu géogra-

pique. C'est la raison pour laquelle je crois devoir vérifier maintenant si les résultats acquis précédemment sont valables pour tous les Chirocéphales, quel que soit leur milieu d'origine.

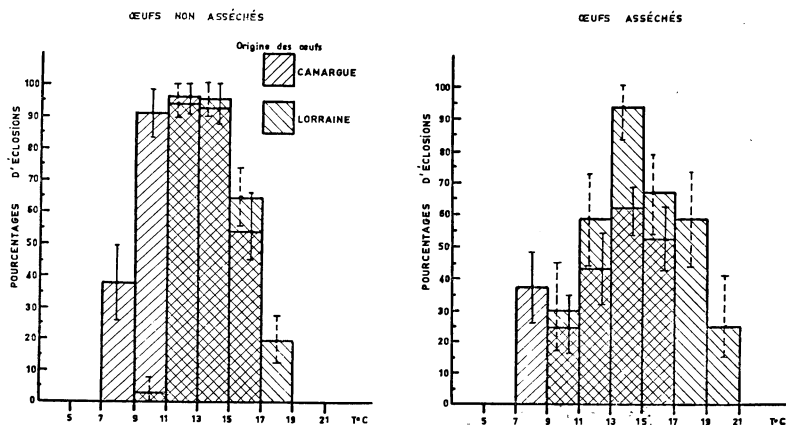


FIG. 20

Optimums thermiques des œufs asséchés et non asséchés récoltés en Camargue ou en Lorraine

A. — Cas des individus recueillis en Camargue ou en Lorraine.

Les résultats des expériences décrites dans les chapitres précédents (tableaux VIII, X, XI, XIII) ont été rassemblés sur la figure 20, p. 131. Compte tenu de la précision des températures réalisées au laboratoire, j'ai groupé ces données par classes de deux degrés centigrades.

TABLEAU XIII

Optimum thermique des œufs asséchés
(Origine : Lorraine)

Température en °C	25	20	18	16	15	13	10	4
Nombre d'œufs en expérience	52	49	46	51	49	41	47	46
Nombre d'éclosions ..	0	12	27	34	46	24	14	0
% d'éclosions	0	24,4	58,6	66,6	93,8	58,5	29,7	0
Intervalle de sécurité ..		17,5	44,5	52,5	83	43	17	
		38	72	78	100	72	45	

Il suffit de jeter un regard sur les histogrammes de la figure 20 pour s'apercevoir qu'il est inutile de recourir à de longs et fastidieux calculs statistiques pour montrer que les intervalles de température les plus favorables au développement des œufs des spécimens lorrains et camarguais ne sont pas significativement différents. En effet, le chevauchement des distributions des pourcentages d'éclosions en fonction de la température est presque parfait. Il en résulte que les résultats des expériences faites à partir d'œufs récoltés en Camargue s'appliquent également à ceux des individus collectés en Lorraine et réciproquement.

B. — Cas des individus vivant en altitude.

De la même manière que j'ai déterminé l'optimum thermique des œufs des individus récoltés en Camargue ou en Lorraine, j'ai cherché à définir l'intervalle de température le plus favorable au développement des œufs des Chirocéphales peuplant les mares d'altitude. Pour ce faire, j'ai placé des œufs recueillis à partir de femelles prélevées dans une mare de la Réserve naturelle de l'Estibère (E₂ sur le plan I) à des températures comprises entre 4° et 25° C.

1°) RECHERCHE DE L'OPTIMUM THERMIQUE DES ŒUFS NON ASSÉCHÉS.

Bien que les œufs utilisés pour cette expérience (près d'un millier) soient restés immergés pendant plus d'un mois, je n'ai enregistré aucune éclosion. Cela signifie que les œufs des individus vivant en altitude n'ont pas la possibilité de se développer immédiatement, quelle que soit la température à laquelle ils sont exposés. La diapause qu'ils subissent dans la nature n'est donc pas liée à des conditions climatiques défavorables, comme c'est le cas pour les spécimens de plaine ; c'est un *phénomène obligatoire*.

2°) RECHERCHE DE L'OPTIMUM THERMIQUE DES ŒUFS ASSÉCHÉS.

Contrairement à ce que j'étais en droit d'attendre vu les observations relatées dans la première partie de cet ouvrage (cf. p. 49), aucun des œufs asséchés ne s'est développé. La dessiccation du moins telle que je la réalise au laboratoire, ne provoque donc pas la rupture de la diapause de l'œuf.

Désirant savoir si, en revanche, un séjour au froid ou au chaud était suffisant pour suspendre l'arrêt du développement et déclencher les processus de l'embryogenèse, j'ai réparti arbitrairement les œufs en expérience de la manière suivante.

Les œufs immergés depuis deux mois à :

4°	ont été placés à	14°	(1)
7,5°	»	13°	(2)
9,5°	»	11°	(3)
11° et 13°	»	9,5°	(4)
14°	»	7,5°	(5)
16° et 22°	»	4°	(6)

Trois mois plus tard, j'ai enregistré les résultats suivants :

20,3 %	d'éclosions pour	(1)	5,6 %	pour	(4)
0	»	(2)	0	»	(5)
6,1	»	(3)	0	»	(6)

Ainsi, on constate que les œufs ayant séjourné pendant quelque temps à 4° se développent en assez grand nombre lorsqu'ils sont placés à 14°. De toute évidence, cela montre que le froid a une influence certaine sur le développement des œufs des Chirocéphales pyrénéens. D'ailleurs, pour le confirmer, j'ai rassemblé tous les œufs non encore éclos à la fin de cette expérience et, avant de les immerger dans une eau maintenue à 14°, je les ai placés à —5° pendant un mois. Dans ces conditions, moins de dix jours après le début de l'immersion, j'ai compté cent vint-huit éclosions sur quatre cent vingt-six œufs et, un mois plus tard, le pourcentage d'éclosions s'élevait à 62,4 %.

Ces expériences, bien que fructueuses, ne doivent être considérées que comme des essais préliminaires. Des recherches plus approfondies seront encore nécessaires pour élucider définitivement le problème du développement des œufs des Chirocéphales peuplant les mares d'altitude et, en particulier, pour définir le rôle exact que l'on doit attribuer à l'assèchement. A ce propos, j'insiste sur le fait qu'en montagne, l'été, après le retrait des eaux, les œufs sont non seulement exposés à subir l'action de températures nocturnes relativement basses, très souvent voisines ou même inférieures à 0°, mais que, durant la journée, ils sont également soumis à l'action directe du rayonnement solaire. CHOUARD (1949 b) note, par exemple, qu'au Pic du Midi de Bigorre des températures de 60° et 80° sont possibles pendant quelques heures sur quelques centimètres carrés. Si, à la suite

d'observations faites directement sur le terrain (cf. p. 49), j'ai conclu un peu trop rapidement que l'assèchement était un facteur suffisant pour mettre un terme à la diapause des œufs, il n'est toutefois pas impossible que, sous certaines conditions de température, la dessiccation favorise effectivement le développement ultérieur des œufs. Quoi qu'il en soit, il n'en demeure pas moins vrai que les œufs des spécimens de haute altitude, contrairement à ceux de plaine, ne se développent qu'après avoir subi un « choc » vraisemblablement thermique.

C. — Conclusion.

Bien qu'il soit prématuré de parler de *races physiologiques*, il existe incontestablement des différences de cet ordre entre les individus de plaine et ceux de montagne. Ces différences se manifestent notamment dans les conditions particulières présidant au développement des œufs. Alors que les œufs des individus peuplant les mares de basse altitude ont la possibilité de se développer immédiatement après avoir été pondus, ceux des Chirocéphales vivant en montagne entrent obligatoirement en diapause.

RESUME ET CONCLUSION DE LA TROISIEME PARTIE

Au terme de cette troisième partie, j'ai établi, qu'en ce qui concerne les conditions favorables au développement des œufs du Chirocéphale, il y avait lieu de distinguer le cas des animaux vivant en plaine de celui des animaux peuplant les mares de haute montagne. En effet, si les œufs des Chirocéphales de Camargue ou de Lorraine ont la possibilité de se développer immédiatement, sans assèchement préalable, les œufs des individus recueillis dans les Pyrénées, à 2.000 mètres d'altitude, entrent obligatoirement en diapause. La rupture de cette diapause se produit à la suite d'un choc thermique.

J'ai, en outre, démontré que, chez l'espèce *Chirocephalus diaphanus*, il n'existe qu'une seule catégorie d'œufs. Les œufs des Chirocéphales des mares de basse altitude notamment se développent aussi bien sans assèchement préalable qu'après une période de dessiccation plus ou moins prolongée. Dans ce dernier cas, l'assèchement peut se produire impunément à n'importe quel stade du développement embryonnaire ; il inhibe temporairement les processus de l'embryogenèse, mais il n'intervient pas dans la rupture de la diapause naturelle des œufs.

Asséchés ou non, les œufs des individus de plaine ne se développent qu'après avoir été soumis à des conditions de température bien précises. J'ai déterminé notamment que les températures les plus favorables au développement des œufs sont comprises entre 10° et 17° pour les animaux de Lorraine, entre 8° et 17° pour ceux de Camargue. En dehors de ces limites, l'embryogenèse est momentanément interrompue. J'ai constaté cependant que cet optimum thermique varie au cours du développement ; au-delà d'un certain stade, que je n'ai pu préciser, les basses températures ne sont plus un obstacle à la poursuite du développement ; en revanche,

quel que soit le degré d'évolution des œufs, l'embryogenèse est toujours inhibée aux températures supérieures à 18°. Enfin, si les œufs sont placés journallement, pendant un certain temps, hors des conditions optimales, les processus de la morphogenèse embryonnaire sont soit ralentis, soit momentanément interrompus.

Ces résultats soulignent l'importance du rôle que joue la température du milieu ambiant sur le développement des œufs des Phyllopoètes. Je crois pouvoir affirmer que ce facteur doit être tenu pour responsable de la diapause apparente que subissent normalement dans la nature les œufs des Chirocéphales des mares de basse altitude.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Après avoir décrit les grands traits de l'écologie et de la biologie du Branchiopode *Chirocephalus diaphanus*, il importe de dégager les conclusions générales de l'ensemble des résultats exposés dans ce mémoire et de définir quelques voies nouvelles où pourront s'engager avec profit des recherches ultérieures.

Ayant donné à la fin de chaque chapitre un résumé circonstancié des résultats acquis, je n'envisagerai ici que les conclusions relatives aux faits les plus importants.

En suivant l'évolution physico-chimique et faunistique de deux mares à Phyllopoïdes, j'ai mis en évidence, entre autres résultats, que la température du milieu ambiant est le facteur écologique le plus fluctuant et que chaque génération de Chirocéphales est séparée de la suivante par une période d'assèchement.

En outre, par des expériences effectuées au laboratoire, j'ai démontré que les œufs de cet Anostracé sont non seulement capables de résister à des conditions climatiques rigoureuses, mais également *aptés à se développer immédiatement*, sans assèchement préalable.

Ces résultats m'ont amené à supposer que l'arrêt de développement observé régulièrement dans la nature est dû à un état particulier du milieu défavorable au déroulement normal de l'embryogenèse. Pour vérifier cette hypothèse, j'ai consacré une partie importante du présent travail à l'analyse de l'influence des facteurs externes sur le développement embryonnaire. Néanmoins, ne pouvant envisager tous les facteurs externes les uns après les autres, j'ai limité mes investigations à ceux qui me paraissaient devoir jouer un rôle fondamental sur le déterminisme du développement des œufs, à savoir : l'assèchement et la température. En ce qui concerne

la température, je me suis tout d'abord employé à déterminer les conditions optimales nécessaires au développement de l'œuf, puis, en faisant varier ces conditions, j'ai cherché à définir des relations causales entre ce facteur et l'embryogenèse.

Au terme de cette étude, il est apparu que l'espèce *Chirocephalus diaphanus* présente, en fonction de sa répartition géographique, deux modalités bien définies de développement : d'une part, possibilité de développement immédiat sans assèchement préalable pour les œufs des spécimens de plaine ; d'autre part, *diapause obligatoire* pour les œufs des individus vivant en altitude.

L'analyse expérimentale de l'influence de la température sur le développement des œufs des Chirocéphales de basse altitude montre que le déroulement des processus de la morphogenèse embryonnaire ne s'effectue normalement que dans des conditions de température bien précises. J'ai notamment établi que l'intervalle de température le plus favorable au développement des œufs est compris entre 8° et 17° pour les spécimens de Camargue, entre 10° et 17° pour ceux de Lorraine. En dehors de ces limites, l'embryogenèse est temporairement inhibée. J'ai également montré que cet optimum thermique variait au cours du développement ; au-delà d'un certain stade, qui reste à préciser, les basses températures ne sont plus un obstacle à la poursuite du développement ; en revanche, les températures supérieures à 18° inhibent constamment le développement, quel que soit le degré d'évolution des œufs. Enfin, si les œufs sont placés, chaque jour, pendant un certain temps, hors des conditions favorables, l'embryogenèse est soit ralentie, soit momentanément interrompue. Elle est freinée lorsque les œufs sont placés à des températures inférieures à celles de l'optimum thermique ; elle est bloquée dès que les œufs séjournent quelques heures seulement à des températures supérieures à cet optimum.

Dans la nature, compte tenu des résultats qui viennent d'être passés en revue, les fluctuations journalières de la température de l'eau sont telles que le développement des œufs fraîchement pondus est constamment retardé ; il ne s'achève généralement pas avant le retrait des eaux ; c'est, à mon avis, ce qui explique l'existence d'une génération unique.

L'arrêt de développement, qui semble s'intercaler obligatoirement dans le cycle vital des Chirocéphales de plaine, n'est donc qu'apparent. Il s'agit le plus souvent d'un ralentissement des processus métaboliques ou, dans les cas extrêmes, de *pseudo-*

diapause ; en effet, l'inhibition de l'embryogenèse cesse dès que les conditions climatiques redeviennent favorables. L'assèchement, en particulier, ne paraît jouer aucun rôle dans la reprise du développement.

En revanche, l'arrêt de développement que présentent les œufs des individus d'altitude est d'un tout autre type. C'est une *diapause vraie*, spontanée, indépendante des conditions extérieures ; elle ne peut être levée qu'à la suite d'un traitement particulier, froid vif ou, peut-être, assèchement à haute température. Son déterminisme reste à élucider.

Il ne semble pas que la solution proposée par DUTRIEU (1960) pour expliquer la diapause des œufs d'*Artemia* puisse s'appliquer ici. D'après cet auteur, les œufs d'*Artemia salina* contiennent un complexe caroténoïdoprotéique à base d'astaxanthine ; la scission de ce complexe serait obligatoire pour que le développement puisse se poursuivre normalement. Dans les cas d'ovoviviparité où l'embryon n'est séparé du milieu maternel que par une fine membrane, il se produit des échanges ioniques qui provoquent la rupture des liaisons astaxanthine - protéine et permettent le développement. Dans les cas d'oviparité, l'embryon étant entouré d'une coque épaisse, imperméable aux ions, la scission du complexe ne peut se produire et l'embryogenèse est momentanément inhibée. Pour DUTRIEU, la diapause serait due uniquement au maintien de la combinaison astaxanthine - protéine ; théoriquement, toujours selon cet auteur, les embryons apigmentés ne devraient jamais entrer en diapause, même s'ils étaient entourés d'une coque (1962, p. 262). D'après cette théorie, les Chirocéphales, naturellement dépourvus d'astaxanthine [LENEL et NOURISSON, 1961 (*)], ne devraient pondre que des œufs à développement immédiat ; nous savons qu'il n'en est rien. De plus, la structure de la coque des œufs à pseudo-diapause est apparemment identique à celle des œufs à diapause ; une différence de « perméabilité ionique » paraît peu vraisemblable.

Comme le « resting stage » des Copépodes (COLE, 1953 ; CARLISLE et PITMAN, 1961 ; BREWER, 1964), la diapause des œufs des Branchiopodes présente des analogies incontestables avec celle des Insectes. On peut donc supposer que les mécanismes physiologiques contrôlant la diapause des Crustacés sont analogues à ceux qui agissent dans le cas des Insectes.

(*) Cette note concerne les Chirocéphales mâles ; M. LENEL m'a aimablement confirmé que les femelles sont également dépourvues d'astaxanthine.

Le déterminisme de la diapause des Crustacés est peut-être, comme chez les Insectes, essentiellement de nature hormonale ; CARLISLE et PITMAN (1961) ont observé notamment que certains éléments neurosécréteurs de la région cérébrale du Copépode *Calanus* présentent un cycle de sécrétion en rapport avec la diapause que subit cet animal.

En outre, dans bien des cas, il a été prouvé que le caractère de diapause est transmis par l'intermédiaire de la mère. La diapause larvaire du Chalcidien parasite *Mormoniella vitripennis*, par exemple, est déterminée par l'action d'une basse température subie par la femelle au cours de l'ovogenèse (FUZEAU-BRAESCH, 1961). De même, selon FUKUDA (1963), le caractère de diapause des œufs du *Bombyx* est déterminé par la présence d'un facteur de diapause secrété au cours de l'ovogenèse par le ganglion sous-œsophagien, sous le contrôle du cerveau. Il serait souhaitable de rechercher si les conditions de vie (température, photopériode) du Chirocéphale femelle n'interviennent pas également dans l'établissement de la diapause.

Enfin, l'existence de formes géographiques à pseudo ou à diapause vraie au sein de l'espèce *Chirocephalus diaphanus* évoque les nombreuses races géographiques d'Insectes à voltinisme différent (MASAKI, 1961) ; elle pose aussi le problème de l'hérédité de la diapause. A ce propos, des essais d'hybridation sont à envisager.

Comme on a pu s'en rendre compte, loin de fournir une solution définitive au problème du déterminisme de la diapause des œufs des Branchiopodes, cette étude en a fait ressortir toute la complexité. Cependant, tant par les résultats déjà acquis que par les problèmes soulevés, elle ouvre la voie à des recherches plus approfondies qui, j'en suis persuadé, donneront la réponse attendue.

BIBLIOGRAPHIE

Les ouvrages marqués (*) n'ont pas été consultés par l'auteur.

- ABONYI S. (1911). — Uber die Entwicklung der Phyllopoden Eier.
Allat. Közl., Budapest., **10**, p. 204 - 210, 231 - 232.
- AGUESSE P. (1957). — Complément à l'inventaire de la faune invertébrée des eaux camarguaises.
La Terre et la Vie, **2-3**, p. 241 - 252.
- AGUESSE P. (1961). — Contribution à l'étude écologique des Zygoptères de Camargue.
156 p. dactylogr. (*Thèse Sci.*, Paris, 1961).
- ALLEE W. C. et SCHMIDT K. P. (1951). — Ecological animal geography.
London, Chapman et Hall, 715 p.
- ARDO P. (1948). — Some notes on Phyllopods in temporary pools on the Alvar of Oland in south Sweden.
Lunds Univ. Arssk., **44**, p. 3 - 22.
- ARNOULT J. (1951). — Sur la présence d'*Apus* de couleur rose dans la région toulousaine.
Bull. Soc. Hist. nat., **86**, p. 286 - 290.
- * ARTOM C. (1907). — La maturazione, la fecondazione e i primi stadi di sviluppo dell' uovo delle *Artemia salina* Leach di Cagliari.
Biologica, Torino, **24**, p. 495 - 515.
- ARTOM C. (1931). — L'origine e l'evoluzione della partenogenesi attraverso i differenti biotipi di una specie collectiva (*Artemia salina* L.) con speciale riferimento al biotipo diploide partenogenetico di Sète.
Mem. reale Accad. Italia, **2**, p. 3 - 52.
- BAIRD W. (1849). — Natural history of the british Entomostraca.
348 p. London, Ray Society.
- BAKER R. C. et ROSOF J. A. (1927). — Spermatogenesis in *Branchipus vernalis*.
Part. I : The testes and spermatogonial divisions.
Ohio Journ. Sci., **27**, p. 175 - 183.
- BAKER R. C., ROSOF J. A. (1928 a). — Spermatogenesis in *Branchipus vernalis*.
Part. II.
Ohio Journ. Sci., **28**, p. 120 - 122.

- BAKER R. C., ROSOF J. A. (1928 b). — Spermatogenesis in *Branchipus vernalis*. Part. III.
Ohio Journ. Sci., **27**, p. 315 - 328.
- BALESDENT-MARQUET M. L. et VEILLET A. (1958). — Déterminisme des caractères sexuels externes chez le Crustacé Isopode *Asellus aquaticus* L.
XVth intern. Congress Zool., Proceedings, London, 1959, p. 921 - 924.
- BARIGOZZI C. (1939). — La biologia di *Artemia salina* L. studiata in aquario.
Atti del. Soc. ital., Sci. nat., Milano, **78**, p. 137 - 160.
- BARIGOZZI C. (1956). — Différenciation des génotypes et distribution géographique d'*Artemia salina* : données et problèmes.
Année biol., 1957, **33**, p. 241 - 250.
- BAUDOIN F., CAMPAN P., LAREMBERGUE M. DE (1937). — Variation de la proportion des sexes chez les Phyllopoies.
Bull. Soc. Zool. Fr., **62**, p. 423 - 426.
- BEHRE H. (1931). — *Branchinecta* at Leadville, Colorado.
Science, **73**, p. 235 - 236.
- BERTALANFFY L. von, KRYWIENSZYK J. (1953). — The surface rule in Crustaceans.
Amer. naturalist., **87**, p. 107 - 109.
- BIGOT L. (1955). — Une Alismacée rare de Camargue : *Damasonium stellatum* (Lmk) Rich., *Polyspermum* (Coss.).
La Terre et la Vie, p. 238 - 243.
- BOND R. M. (1934). — Report on Phyllopod Crustacea (Anostraca, Notostraca and Conchostraca) including a revision of the Anostraca of the India empire.
Mem. Conn. Acad. Arts and Sci., **10**, p. 29 - 52.
- BOWEN S. T., HANSON J. (1962). — A gynandromorph of the Brine Shrimp, *Artemia salina*.
Genetics, **47**, p. 277 - 279.
- BOURRELY P. (1959). — Quelques Algues épibiontes des Crustacés Phyllopoies.
Revue Algol., **4**, p. 275 - 281.
- BRAUER F. (1877). — Beitrage zur Kenntnis der Phyllopoies.
SB. natur. Akad. Wiess., Wien, **75**, p. 583 - 614.
- BRAUER A. (1892). — Ueber das Ei von *Branchipus grubei* von der Bildung bis zu Ablage.
Abh. könig. Akad. Wiss., Berlin, p. 1 - 66.
- BREWER R. H. (1964). — The phenology of *Diaptomus stagnalis* (Copepoda : Calanoida) : the development and the hatching of the egg stage.
Phys. Zool., **37**, p. 1 - 20.
- BRUNTZ L. (1905). — Etude physiologique sur les Phyllopoies Branchiopoies : phagocytose et excrétion.
Arch. Zool. exp., **4**, p. 183 - 198.

- CAMPAN F. (1929). — Contribution à la connaissance des Phyllopo des Notostracés.
Bull. Soc. Zool. Fr., **54**, p. 95 - 118.
- CANNON H. G. (1925). — On the post-embryonic development of the fairy Shrimp *Chirocephalus diaphanus*.
Proc. Linn. Soc., London, **138**, p. 38 - 39.
- CANNON H. G. (1928). — On the feeding mechanism of the fairy Shrimp *Chirocephalus diaphanus* PREVOST.
Trans. Roy. Soc. Edinburg, **55**, p. 807 - 822.
- CANNON H. G., LEACK F. M. C. (1933). — On the feeding mechanism of the Branchiopoda by CANNON with appendix on the mouth parts of the Branchiopoda by LEACK and CANNON.
Phil. Trans. Roy. Soc., London, **222**, p. 267 - 352.
- CARLISLE D. B., PITMAN W. J. (1961). — Diapause, neurosecretion, and hormones in Copepoda.
Nature, London, **190**, p. 827 - 828.
- CASSAGNAU P. (1961). — Ecologie du sol dans les Pyrénées centrales. Les biocenoses de Collemboles.
Act. Sci. indust. HERMANN, Paris, 1283, 235 p. (*Thèse Sci.*, Toulouse, 1961).
- CHAIGNEAU J. (1958). — Pontes provoquées et pontes de femelles vierges chez la race bisexuée de *Lepidurus apus* (Leach). (Crustacé Phyllopo de Notostracé).
C. R. Acad. Sci., **246**, p. 647 - 649.
- CHAIGNEAU J. (1959 a). — Influence des facteurs externes sur l'éclosion des œufs de *Lepidurus apus* Leach (Crustacé Phyllopo de). Détermination de l'optimum thermique.
C. R. Acad. Sci., **249**, p. 1403 - 1405.
- CHAIGNEAU J. (1959 b). — Action de la dessiccation et de la température sur l'éclosion de l'œuf de *Lepidurus apus* Leach (Crustacé Phyllopo de).
Bull. Soc. Zool. Fr., **84**, p. 398 - 407.
- CHARNIAUX H. (1952). — Castration chirurgicale chez un Crustacé Amphipode (*Orchestia gammarella*) et déterminisme des caractères sexuels secondaires - premiers résultats.
C. R. Acad. Sci., **234**, p. 2570 - 2572.
- CHARNIAUX-COTTON H. (1954). — Découverte, chez un Crustacé Amphipode (*Orchestia gammarella*), d'une glande endocrine responsable de la différenciation des caractères sexuels primaires et secondaires mâles.
C. R. Acad. Sci., **239**, p. 780 - 782.
- CHOUARD P. (1931). — Une région lacustre des Pyrénées centrales : Orédon et le massif de Néouvielle.
Bull. Soc. Acclim., p. 1 - 34.
- CHOUARD P. (1949 a). — Caractères généraux des Pyrénées centrales. In : Gavarnie, Pic de Midi de Bigorre, Néouvielle. La biologie montagnarde des plantes dans les Pyrénées centrales.
Bull. Soc. Bot. Fr., **96**, p. 7 - 16.

- CHOUARD P. (1949 b). — Introduction à la biologie montagnarde. In : Gavarnie,, Pic de Midi de Bigorre, Néouvielle. La biologie montagnarde des plantes dans les Pyrénées centrales.
Bull. Soc. Bot. Fr., **96**, p. 21 - 29.
- CLAUS C. (1886). — Untersuchungen über die Organisation und Entwicklung von *Branchipus* und *Artemia*, nebst vergleichenden Bemerkungen über andere Phyllopoden.
Arb. Zool. Inst. Univ., Wien, **6**, 104 p.
- COLE G. A. (1953). — Notes on Copepod encystment.
Ecology, **34**, p. 208 - 211.
- COOPEY R. W. (1946). — Phyllopods of southeastern Oregon.
Trans. amer. micr. Soc., Menasha, **65**, p. 338 - 345.
- COOPEY R. W. (1950). — The life history of the fairy Shrimp *Eubranchipus oregonus*.
Trans. amer. micr. Soc., Menasha, **69**, p. 125 - 132.
- CREASER E. P. (1931). — North american Phyllopods.
Science, **74**, p. 267 - 268.
- DADAY DE DÉES E. (1910). — Monographie systématique des Phyllopodés Anostracés.
Ann. Sci. nat. Zool., 9^e ser., **11**, p. 91 - 489.
- DEBAISIEUX P. (1952). — Histologie et histogenèse chez *Chirocephalus diaphanus* Prev.
La Cellule, Louvain, **54**, p. 251 - 294.
- DELAFOSSÉ W. (1937). — Communication sur *Chirocephalus diaphanus*.
Les Cahiers Lorrains, **16**, p. 96.
- DEMEUSY N. (1958). — Recherches sur la mue de puberté du Décapode Brachyoure *Carcinus mænas* L.
Arch. Zool. exp., **95**, p. 253 - 491. (*Thèse Sci.*, Nancy, 1955).
- DESPAX R. (1913). — Sur la présence d'un Crustacé Phyllopode *Chirocephalus stagnalis* Shaw dans les Pyrénées à une altitude élevée.
Bull. Soc. Hist. nat., Toulouse, **46**, p. 113 - 116.
- DESPAX R. (1924). — Remarques sur la biologie d'un Crustacé Phyllopode *Chirocephalus stagnalis* Shaw.
C. R. Soc. Biol., **90**, p. 34 - 35.
- DESORTES C., ANDRIEUX L. M. (1944). — Sur la biologie de *Lepidurus apus*.
Bull. Soc. Zool. Fr., **69**, p. 61 - 69.
- DEXTER R. W. (1943). — A second survey of the Anostracan Phyllopod in Northeastern Ohio.
Amer. Midl. Nat., **30**, p. 336 - 340.
- DEXTER R. W. (1946). — Further studies on the life history and distribution of *Eubranchipus vernalis* Verril.
Ohio Journ. Sci., **46**, p. 31 - 44.

- DEXTER R. W. (1956). — A new fairy Shrimp from Western United States, with notes on other north american species.
Journ. Washington Acad. Sci., **46**, p. 159-165.
- DEXTER R. W., FERGUSON M. S. (1943). — Life history and distributional studies on *Eubbranchipus serratus* Forbes.
Amer. midl. nat., **29**, p. 210-222.
- DEXTER R. W., KUEHNLE C. H. (1948). — Fairy Shrimp populations of Northeastern Ohio in the seasons of 1945 and 1946.
Ohio Journ. Sci., **48**, p. 15-26.
- DEXTER R. W., KUEHNLE C. H. (1951). — Further studies on the fairy Shrimp populations of Northeastern Ohio.
Ohio Journ. Sci., **51**, p. 73-86.
- DEXTER R. W., SHEARY L. E. (1943). — Records of Anostracan Phyllopod in Northeastern Ohio.
Ohio Journ. Sci., **43**, p. 176-179.
- DIEUZEIDE R. (1923). — Les Branchipes en Gironde.
Proc. verb. Soc. Linn., Bordeaux, **75**, p. 95-97.
- DUTRIEU J. (1960). — Observations biochimiques et physiologiques sur le développement d'*Artemia salina* Leach.
Arch. Zool. exp., **99**, p. 1-133. (Thèse Sci., Bordeaux, 1960).
- DUTRIEU J. (1962). — Incidence du type alimentaire sur le mode de reproduction d'un Crustacé (*Artemia salina*).
Ann. Nutri. Alim., **16**, p. 227-234.
- ERIKSSON S. (1934). — Studien über die Fangapparate der Branchiopoden.
Zool. Bidrag. Uppsala, **15**, p. 23-287.
- FARRUGIA-FOUGEROUSE G. (1960). — Contribution à la connaissance de l'origine du métabolisme et des propriétés biologiques, pour les Algues, des sels minéraux et composés organiques dissous dans les collections d'eau naturelles stagnantes.
Hydrobiologia, **16**, p. 1-80. (Thèse Univ., Paris, 1958).
- FAUTREZ-FIRLEFYN N. (1951). — Etude cytochimique des acides nucléiques au cours de la gamétogenèse et des premiers stades du développement embryonnaire chez *Artemia salina*.
Arch. Biol., Paris, **62**, p. 391-438.
- FAUTREZ-FIRLEFYN N. (1957). — Proteines, lipides et glucides dans l'œuf d'*Artemia salina*.
Arch. Biol., Paris, **68**, p. 249-294.
- FAUTREZ-FIRLEFYN N., DYCK F. van (1961). — La culture « in vitro » de l'œuf d'*Artemia salina*.
Arch. Zool. exp., **100**, p. 37-42.
- FERGUSON M. S. (1939). — Observations on *Eubbranchipus vernalis* in Southwestern Ontario and Eastern Illinois.
Amer. Midl. Nat., **22**, p. 466-469.

- * FOTT B. (1957). — Taxonomie der mikroskopischen Flora einheimischer Gewässer.
Preslia, **29**, p. 278 - 319.
- FUKUDA S. (1963). — Déterminisme hormonal de la diapause chez le ver à soie.
Bull. Soc. Zool. Fr., **88**, p. 151 - 179.
- FUZEAU-BRAESCH S. (1961). — Les déterminismes de la diapause chez les Insectes.
Année biol., **37**, p. 43 - 69.
- GAUDIN F. A. (1960). — Egg production of *Streptocephalus seali* Ryder, with notes on the distinctions between certain north american Streptocephalids.
The Southwestern Naturalist, **5** (2), p. 61 - 65.
- GAUTHIER H. (1928). — Recherches sur la faune des eaux continentales de l'Algérie et de la Tunisie.
Alger, imp. Minerva, 419 p. (*Thèse Sci.*, Paris, 1928).
- GILCHRIST B. (1956). — The oxygen consumption of *Artemia salina* in different salinities.
Hydrobiologia, **8**, p. 54 - 65.
- GILCHRIST B. (1958). — The oxygen consumption of *Artemia salina* L.
Hydrobiologia, **12**, p. 27 - 37.
- GILCHRIST B. (1960). — Growth and form of the brine Shrimp *Artemia salina* L.
Proc. Zool. Soc., London, **134**, p. 221 - 235.
- GISSLER C. F. (1881). — Description of a hermaphroditic Phyllopod Crustacean (*Eubranchipus*).
Amer. naturalist, **15**, p. 136 - 139. Analyse in : *Zool. Jahresber.*, 1881, (2), p. 38.
- GRAETER E. (1915). — Tanyastix lacunæ in einem schweizerischen Gewässer.
Revue suisse Zool., **23**, p. 95 - 99.
- GROSS F. (1935). — Die Reifungs und Furchungsteilungen von *Artemia salina* im Zusammenhang mit dem Problem des Kernteilungsmechanismus.
Zeit. Zell. Mikr. Anat., **23**, p. 525 - 565. Analyse in : *Biol. Abstr.*, 1936, **10**, p. 1100 - 1101.
- GURNEY R. (1920). — Notes on certain british freshwater Entomostraca.
Ann. Mag. nat. Hist., **5**, p. 351 - 360.
- HALL R. E. (1953). — Observations on the hatching of eggs of *Chirocephalus diaphanus* Prevost.
Proc. Zool. Soc., London, **123**, p. 95 - 109.
- HALL R. E. (1959 a). — The development of eggs of *Chirocephalus diaphanus* Prevost at low temperature.
Hydrobiologia, **13**, p. 156 - 159.

- HALL R. E. (1959 b). — Delayed development of eggs of *Chirocephalus diaphanus* Prevost.
Hydrobiologia, **13**, p. 160-169.
- HALL R. E. (1959 c). — The development of eggs of *Chirocephalus diaphanus* Prevost in relation to depth of water.
Hydrobiologia, **13**, p. 79-84.
- HALL R. E. (1961). — On some aspects of the natural occurrence of *Chirocephalus diaphanus* Prevost.
Hydrobiologia, **17**, p. 205-217.
- HANKO B. (1910). — (Symbiose von Branchipus und Algen).
Allat. közl., Budapest, **9**, p. 96-99, res. en Allemand, p. 105-106.
- HEATH H. (1924). — The external development of certain Phyllopods.
Journ. Morph., Philadelphia, **38**, p. 453-483.
- HERRICK C. L. (1885). — The metamorphosis and the morphology of certain Crustacea.
Bull. Sci. Labor. Denison Univers., **1**, p. 10-25.
- HEURTEAUX P. (1962). — L'eau et le sel en Camargue. Position du problème et résultats des premières recherches.
La Terre et la Vie, p. 11-32.
- HINTON H. E. (1954). — Resistance of the dry eggs of *Artemia salina* L. to high temperatures.
Ann. Mag. nat. Hist., **7**, p. 158-160.
- HSU F. (1933). — Studies on the anatomy and development of a fresh-water Phyllopod *Chirocephalus nankinensis* Shen.
Contributions from the biological laboratory of the science Society of China, Nanking, **9**, p. 119-163.
- HSU F. (1935). — Evolution sexuée chez le *Chirocephalus nankinensis* Shen (Phyllopode Anostracé).
La Cellule, Louvain, **44**, p. 235-250.
- HU BU CHIN, HWANG MEI HWA (1957). — (The nature population and sex ratio of *Chirocephalus nankinensis* in Hangchow and its vicinity and the preliminary results of crossing experiments in the laboratory).
Acta Zool. sinica, **9**, p. 195-205, res. anglais.
- IZHAR UDDIN BAQAI (1963). — Studies on the postembryonic development of the fairy Shrimp *Streptocephalus seali* Ryder.
Dissert. Abstr. U.S.A., **23**, 4466 (res. Thèse).
- JEN P. Y., PAI S. (1949). — Über die totale und superfizielle Furchung bei *Chirocephalus nankinensis* und *Branchinella kugenumansis*.
Exp. Cell. Res., suppl. 1, p. 537-539.
- JENNI W. (1953). — *Chirocephalus grubei* Dyb., ein bisher unbekannter Vertreter unserer Krebsfauna.
Vjschrift Naturforsch. Gesell. Zürich, **98**, p. 40-44.

- JOURDAIN S. (1877). — *Chirocephalus diaphanus*, Branchiopode trouvé aux environs de Nancy.
Bull. Soc. Sci., Nancy, **3**, p. 19.
- KALLINOWSKY H. (1955). — Über den Einfluss exogener Faktoren (Ernährung, Temperatur, Lebensraum) auf Wachstum, Körpergrösse und Lebensdauer von *Chirophalus grubei* Dyb.
Z. Morph. u. Okol. Tiere, **44**, p. 196 - 221.
- KERTESZ G. (1955). — Die Anostraca-Phyllopoda der Natrongewässer bei Farnos.
Acta. Zool. Acad. Sci. Hungaricæ, Budapest, **1**, p. 309 - 321.
- KING E. (1767). — A description of a remarkable aquatic insect, found in a ditch of standing water near Norwich, in the spring of the year 1762.
Phil. Trans., **57**, p. 72 - 75.
- KUPKA E. (1940). — Untersuchungen über die Schalenbildung und Schalenstruktur bei den Eiern von *Branchipus schafferi* Fischer.
Zool. Anz., **132**, p. 130 - 139.
- KUPKA E. (1949). — Cytologische Untersuchungen an den Eiern von *Branchipus schafferi* Fischer.
Ost. Zool., *Wien*, **2**, p. 152 - 158.
- LAHILLE F. (1887). — Les Crustacés Branchiopodes de Toulouse.
Bull. Soc., *Toulouse (proc.verb.)*, p. 47 - 48.
- LEFÈVRE M. (1940). — Signification et valeur du pH en hydrobiologie.
Bull. Soc. cent. Aquicult., **47**, p. 50 - 57.
- LEGRAND J. J. (1955). — Rôle endocrinien de l'ovaire dans la différenciation des oostégites des Crustacés Isopodes terrestres.
C. R. Acad. Sci., **241**, p. 1083 - 1085.
- LENEL R., NOURISSON M. (1961). — Nature des pigments caroténoïdes du Crustacé Phyllopode Anostracé *Chirocephalus stagnalis* Shaw.
C. R. Acad. Sci., **253**, p. 2143 - 2145.
- LEPINEY L. DE (1961). — Recherches écologiques et biologiques sur les Crustacés de deux mares temporaires.
Trav. Inst. Sci. Cherif. Zool., **25**, p. 10 - 75. (*Thèse 3^e cycle*, 1961).
- LINDER F. (1940). — Contribution to the morphology and the taxonomy of the Branchiopoda Anostraca.
Zool. Bidrag., Uppsala, **20**, p. 103 - 302.
- LINDER H. J. (1958). — Histochemistry of egg shell formation in the fairy Shrimp, *Chirocephalopsis bundyi*.
Anat. Rec., **131**, p. 575 - 576.
- LINDER H. J. (1959). — Studies on the fresh water fairy Shrimp *Chirocephalopsis bundyi* (Forbes). I. Structure and histochemistry of the ovary and accessory reproductive tissues.
Journ. Morph., **104**, p. 1 - 60.

- LINDER H. J. (1960). — Studies on the fresh water fairy Shrimp *Chirocephalus bundyi* (Forbes). II. Histochemistry of egg shell formation. *Journ. Morph.*, **107**, p. 259-284.
- LOCHHEAD J. H. (1941). — Artemia, the « brine Shrimp ». *Turtox News*, **19**, p. 84-87.
- LUNDBLAD O. (1921). — Vergleichende Studien über die Nahrungsaufnahme einiger schwedischen Phyllopoden nebst synonymischer, morphologischer und biologischer Bemerkungen. *Ark. Zool.*, **13**, p. 1-114.
- LYNCH J. E. (1960). — The fairy Shrimp *Branchinecta campestris* from Northwestern United States (Crustacea : Phyllopoda). *Proc. U. S. nation. Mus.*, Washington, **112**, p. 549-561.
- MARGALEF R., BASSEDAS M. (1945). — Algunos branquiopodos del NE. de Espana y consideraciones sobre la fauna iberica de Cladoceros. *Publ. Inst. Biol. appl.*, Barcelona, **2**, p. 127-148.
- MARGALEF R. (1948). — Miscelanea de zoologia dulciacuicola, II. *Publ. Inst. Biol. appl.*, Barcelona, **5**, p. 69-76.
- MARGALEF R. (1961). — La vida en los charcos de agua dulce de Nueva Esparta (Venezuela). *Mem. Soc. Cien. nat.*, Caracas, **21**, p. 75-110.
- MARRES M. P. (1958). — La Camargue. Le milieu et l'homme. *C. R. Congrès Soc. sav.*, **83**, 473-479.
- *MASAKI S. (1961). — Geographic variation of diapause in Insects. *Bull. Faculty Agric., Hirosaki Univ.*, **7**, p. 66-98.
- MASSAL L. (1951). — Sur la proportion des sexes chez quelques espèces de Phyllopodes Anostracés d'eau douce en Tunisie. *C. R. Ass. fr. Avmt. Sci.*, **70**, p. 1-8.
- MATHIAS P. (1929). — Sur le développement de l'œuf des Crustacés Phyllopodes. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **54**, p. 342-344.
- MATHIAS P. (1930). — De l'action de certains corps dissous dans l'eau sur le développement de quelques Crustacés Phyllopodes. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **55**, p. 421-425.
- MATHIAS P. (1934). — Résistance au froid et à la chaleur de l'œuf d'*Artemia salina* L. (Crustacé Phyllopode). *C. R. Congrès Soc. Sav.*, Paris, p. 157-161.
- MATHIAS P. (1936 a). — L'accouplement chez *Chirocephalus diaphanus* (Crustacé Phyllopode). Bouvier, livre jubilaire, Paris, p. 59-61.
- MATHIAS P. (1936 b). — A propos de la dissémination des Crustacés Phyllopodes. *C. R. Ass. fr. avmt. Sci.*, **60**, p. 335-337.

- MATHIAS P. (1937). — Biologie des Crustacés Phyllopo­des.
Act. sci. indus., Paris, Hermann, 447, 106 p.
- MATHIAS P., BOUAT M. (1934). — Sur le développement de l'œuf de
Branchipus stagnalis (Crustacé Phyllopo­de).
C. R. Acad. Sci., 199, p. 320 - 322.
- MATTOX N. T., VELARDO J. T. (1950). — Effect of temperature on the
development of the eggs of a Conchostracan Phyllopo­d, *Caenestheriella*
gynecia.
Ecology, 31, p. 497 - 506.
- MAWSON M. L., YONGE C. M. (1938). — The origin and nature of the
egg membranes in *Chirocephalus diaphanus*.
Quart. Journ. Micr. Sci., 80, 553 - 565.
- MEIKLEJOHN A. J. (1929). — The fairy Shrimp.
Trans. Hertfordshire nat. Hist. Soc., 18, p. 214 - 216. Analyse in :
Biol. Abstr., 1931, 5, p. 2874.
- MONOD T. (1950). — Contribution à l'étude de l'Air (Mission L. Chopard
et A. Villiers) : Crustacés Phyllopo­des.
Mem. Inst. fr. Afr. noire, 10, p. 90 - 92.
- MOORE W. G. (1951). — Observations on the biology of *Streptocephalus*
seali.
Proc. Louis. Acad. Sci., 14, p. 57 - 65.
- MOORE W. G. (1955). — The life history of the spiny-tailed fairy Shrimp
in Louisiana.
Ecology, 36, p. 176 - 184.
- MOORE W. G. (1959). — Production and viability of eggs in laboratory
cultured fairy Shrimp.
Proc. Louis. Acad. Sci., 22, p. 53 - 62.
- MOORE W. G. (1963). — Some interspecies relationships in Anostraca
populations of certain Louisiana ponds.
Ecology, 44, p. 131 - 139.
- MULLER R. (1918). — Der Eichener See.
Revue suisse Zool., 26, p. 361 - 408.
- MYINT THA (1956). — New details of existment of *Artemia salina* L.
Proc. Louis. Acad. Sci., 19, p. 24 - 28.
- NICHOLSON K. W. (1936). — The moulting of *Chirocephalus diaphanus*.
Annual rep. Proc. Bristol nat. Soc., Bristol, 8, p. 114 - 116.
- NITSCHÉ H. (1875). — Ueber der Geschlechtsapparat von *Branchipus grubei*.
Zeit. F. Wiss. Zool., suppl. 25, p. 281 - 296.
- NOURISSON M. (1958). — Existence d'une seule catégorie d'œufs chez
Chirocephalus stagnalis Shaw (Crustacé Phyllopo­de).
C. R. Acad. Sci., 246, p. 3122 - 3125.

- NOURISSON M. (1959 a). — Quelques données sur le développement post-embryonnaire du Crustacé Phyllopode *Chirocephalus stagnalis* Shaw.
La Terre et la Vie, **108**, p. 174-182.
- NOURISSON M. (1959 b). — Evolution d'une mare temporaire de haute altitude à *Chirocephalus stagnalis* Shaw.
C. R. Acad. Sci., **248**, p. 3052-3054.
- NOURISSON M. (1960). — Effet de l'assèchement sur le développement des œufs de *Chirocephalus stagnalis* Shaw (Crustacé Branchiopode).
C. R. Acad. Sci., **250**, p. 3223-3225.
- NOURISSON M. (1961 a). — Influence d'un thermopériodisme journalier sur le développement des œufs non asséchés de *Chirocephalus stagnalis* Shaw (Crustacé Phyllopode).
C. R. Acad. Sci., **253**, p. 1870-1872.
- NOURISSON M. (1961 b). — Existence d'un intervalle de température favorable au développement des œufs asséchés de *Chirocephalus stagnalis* Shaw (Crustacé Phyllopode).
C. R. Acad. Sci., **253**, p. 1994-1996.
- NOURISSON M. (1962). — Maturation, fécondation et segmentation de l'œuf de *Chirocephalus stagnalis* Shaw (Crustacé Phyllopode).
C. R. Acad. Sci., **254**, p. 3567-3569.
- NOURISSON M., AGUESSE P. (1961). — Cycle annuel des Phyllopodes d'une mare temporaire de Camargue.
Bull. Soc. Zool. Fr., **86**, p. 754-762.
- NOURISSON M., VEILLET A. (1960). — Régulation automatique à programme de la température de l'eau d'un aquarium en circuit ouvert.
Bull. Inst. océanogr., Monaco, numéro spécial 1 D, p. 121-125.
- OEHMICHEN A. (1921). — Die Entwicklung der äusseren Form des *Branchipus grubei* Dyb.
Zool. Ang., **53**, p. 241-253.
- PACAUD A. (1935 a). — Contribution à l'étude de la répartition de *Chirocephalus stagnalis*.
Bull. Biol. Fr. Belg., **69**, p. 47-58.
- PACAUD A. (1935 b). — Influence du pH et de la concentration sur le comportement de *Chirocephalus stagnalis* Shaw dans des milieux de composition définie.
C. R. Soc. Biol., **119**, p. 919-920.
- PACAUD A. (1935 c). — Nouvelles recherches sur le comportement d'un Chirocéphale dans des milieux de composition définie.
C. R. Soc. Biol., **119**, p. 1031-1032.
- PACAUD A. (1936 a). — Nouvelles observations sur la biologie de *Daphnia pulex* de Geer.
Bull. Soc. Zool. Fr., **61**, p. 117-125.
- PACAUD A. (1936 b). — Nouvelles observations sur la répartition de *Chirocephalus stagnalis* Shaw.
Bull. Biol. Fr. Belg., **70**, p. 233-239.

- PACAUD A. (1939). — Contribution à l'écologie des Cladocères.
Bull. Biol. Fr. Belg., suppl. **25**, p. 1-256. (Thèse Sci., Paris, 1939).
- PAI S. (1942). — Diploid intersex bei *Chirocephalus nankinensis* Shen.
Sci. Rec., Chungking, **8**, p. 187-197.
- POISSON R. (1961). — Embranchement des Arthropodes. In : *Traité de Zoologie*.
Publ. s. l. Direct. de P. P. GRASSE. I. Invertébrés, Paris, Masson, 1961, p. 563-564.
- POISSON R., LE CALVEZ J., SELLIER R. (1946). — Quelques observations sur *Chirocephalus diaphanus* Prévost (Crustacé Phyllopode).
C. R. Acad. Sci., **223**, p. 690-691.
- PRÉVOST B. (1803). — Histoire d'un Insecte (ou d'un Crustacé) que l'auteur a cru devoir appeler Chirocéphale diaphane.
Journ. Phys. Chim. Hist. nat. Arts, **57**, p. 37-54 et 89-106.
- PROPHET C.W. (1962). — Ecology and reproduction of five species of Anostraca in Oklahoma.
Dissert. Abstr. U. S. A., **23**, p. 1128-1129.
- RAVEN C. P. (1961). — Oogenesis : the storage of development information.
Pergamon Press., London, New York, Paris, 274 p.
- RÉAU DE LA GAIGNONNIÈRE L. DU (1908). — Note sur l'apparition fréquente de *Lepidurus productus* aux environs d'Angers.
Bull. Soc. Sci. nat. Ouest-Fr., Nantes, 2^e série, **8**, p. 187-191.
- REYNIER M. (1959). — Recherches sur le développement et la reproduction d'*Artemia salina*.
Bull. Soc. Sci. Nancy, p. 155-182 (D. E. S., Nancy, 1953).
- RICHARD J. (1894). — Contribution à la faune des Entomostracés de la France.
Feuille des Jeunes Naturalistes, Paris, **25**, p. 81-84, 103-108.
- RICHTERS F. (1880). — Zur Verbreitung der *Branchipus grubei*.
Zool. Anz., **3**, p. 359.
- ROSENBERG L. E. (1946). — Fairy Shrimp in California rice fields.
Science, **104**, p. 111-112.
- ROUBAULT M. (1930). — Sur les formations glaciaires du massif de Néoubiehle (Hautes-Pyrénées).
C. R. Acad. Sci., **190**, p. 1569.
- RZOSKA J. (1961). — Observations on tropical rainpools and general remarks on temporary waters.
Hydrobiologia, **17**, p. 265-280.
- SCHACHTER D. (1950). — Contribution à l'étude écologique de la Camargue. Le milieu aquatique et sa faune.
Ann. Inst. océanogr., **25**, p. 1-108. (Thèse Sci., Paris, 1949).
- SCHACHTER D., CONAT M. (1951). — Sur l'apparition massive de *Triops cancriformis* Bosc dans les rizières de la région camarguaise.
Vie et Milieu, **2**, p. 361-366.

- SCHMANKEWITSCH W. (1872). — Einfluss der physikalisch-chemischen Bedingungen auf die organisation von *Branchipus*.
Zeit. f. Wiss. Zool., **22**, p. 293-295.
- SELLIER R. (1945). — Note faunistique armoricaine.
Bull. Soc. Sci., Bretagne, **20**, p. 71-80.
- SELLIER R., MORICE J. (1946). — Dimorphisme morphologique chez *Chirocephalus diaphanus*.
Bull. Soc. Sci., Bretagne, **20**, p. 52-54.
- SHANTZ H. L. (1905). — Notes on the north american species of *Branchinecta* and theirs habitats.
Biol. Bull., **9**, p. 249-259.
- SHAW G. (1791). — Description of the *Cancer stagnalis* of Linnaeus.
Trans. Linn. Soc., London, **1**, p. 103-110.
- SIMON E. (1886). — Etude sur les Crustacés du sous-ordre des Phyllopoies.
Ann. Soc. entom. Fr., 6^e série, **6**, p. 393-460.
- SPANGENBERG F. (1875). — Zur Kenntniss von *Branchipus stagnalis*.
Zeit. f. Wiss. Zool., suppl. **25**, p. 1-64.
- TALLON G. (1958). — La végétation de la Camargue. Groupements plus particuliers au delta.
C. R. Soc. sav., **83**, p. 495-501.
- TÉTRY A. (1939). — Contribution à l'étude de la faune de l'Est de la France (Lorraine).
Mem. Soc. Sci., Nancy, **2**, 450 p. (*Thèse Sci.*, Nancy, 1938).
- TINTURIER-HAMELIN E. (1961). — Influence d'une ovariectomie totale sur la formation du marsupium chez *Idotea baltica* Pallas (Isopode valvifère). Recherches préliminaires.
Bull. Soc. Linn., Normandie, **2**, p. 65-66.
- VALOUSEK B. (1950). — *Chirocephalopsis grubii* Dybowski nascens et crescens observatus est.
Act. Acad. Sci. nat. Moravo-Silesiaca, **22** (5), p. 159-182.
- VANDEL A. (1924). — La spanandrie (disette de mâles) géographique chez un Crustacé Branchiopode : *Lepidurus apus* L.
C. R. Acad. Sci., **128**, p. 1759-1761.
- VEILLET A. (1945). — Recherches sur le parasitisme des Crabes et des Galathées par les Rhizocéphales et les Epicarides.
Ann. Inst. océanogr., Monaco, **22**, p. 193-341. (*Thèse Sci.*, Paris, 1944).
- VEILLET A., REYNIER M. (1953). — Note sur les rapports entre la mue et la ponte chez les Crustacés.
C. R. Ass. fr. avt. Sci., p. 486.
- VERNET-CORNUBERT G. (1958). — Recherches sur la sexualité du Crabe *Pachygrapsus marmoratus* (Fabricius).
Arch. Zool. exp., **96**, p. 101-276. (*Thèse*, Nancy, 1955).

- VIVIER P. (1946). — La vie dans les eaux douces.
Collection « Que sais-je ? », **233**, 123 p.
- VOGT C. (1872). — Rapport des sexes chez *Branchipus diaphanus* et *Artemia salina* (rareté des mâles).
Arch néerland. Sci. exactes et nat., p. 30. Analyse in : *Ann. Mag. nat. Hist.*, **10**, p. 405-406.
- VUILLAUME M. (1955). — Microclimat en écologie aquatique.
Vie et Milieu, **6**, p. 318-322.
- WADDINGTON H. J. (1913). — Notes on *Chirocephalus diaphanus* and *Artemia salina*.
Journ. Roy. micr. Soc., London, p. 250-254.
- WEAVER C. R. (1943). — Observations on the life cycle of the fairy Shrimp. *Eubranchipus vernalis*.
Ecology, **24**, p. 500-502.
- WEISZ P. B. (1947). — The histological pattern of metameric development in *Artemia salina*.
Journ. Morph., **81**, p. 45-89.
- WHITAKER D. M. (1940). — The tolerance of *Artemia* cysts for cold and high vacuum.
Journ. exp. Zool., Philadelphia, **83**, p. 45-89.
- WOLF E. (1908). — Die geographische Verbreitung der Phyllopoden mit besonderer Berücksichtigung Deutschlands.
Verh. D. Z. Ges., **18**, p. 129-140.
- ZOGRAF N. (1907). — Phyllopodenstudien.
Zeit. f. Wiss. Zool., **86**, p. 446-522.
-

NOTES SUR LA BIOLOGIE
DE « DYNAMENE BIDENTATA » ADAMS
(ISOPODE SPHAEROMATIDÆ) (*)

par

Roland BOURDON

Travaillant sur l'Epicaride *Ancyroniscus bonnieri* Caullery et Mesnil, parasite de *Dynamene bidentata*, nous avons eu l'occasion d'examiner de nombreux hôtes et d'effectuer chaque mois des récoltes à Roscoff (Finistère) pendant l'année 1961. Les observations sur cette espèce étant jusqu'à présent rares et fragmentaires, nous donnerons un bref aperçu de la biologie de *Dynamene*.

L'espèce *Dynamene bidentata* se rencontre dans la zone intercotidale, soit sous les pierres, soit parmi les Algues (*Fucus*, *Cystoseira*), voire sous les plaques de *Lithothamnion*, mais les tests vides de *Balanus perforatus* Bruguière constituent leur habitat caractéristique, ainsi que l'avait déjà constaté HESSE (1873) et que l'ont noté depuis CAULLERY et MESNIL (1920) et TORELLI (1930). A la station de Blosson, c'est uniquement dans ces Cirripèdes que les *Dynamene* forment de véritables populations et que l'on peut les obtenir en grand nombre, leur forte densité en cet endroit permettant d'en récolter plusieurs centaines en une seule marée.

Les *Dynamene* sont généralement groupées dans les Balanes. Chaque Balane en contient un nombre plus ou moins élevé suivant le volume interne du test ; le maximum observé est de neuf. Il est toutefois nécessaire pour que les Isopodes en fassent leur habitat, que l'intérieur de la Balane soit propre et dépourvu de tout autre animal : Chiton, Actinie, Annélide, etc... ou d'Algues. Une particu-

(*) Note présentée à la séance du 14 novembre 1963, transmise par M. VEILLET.

larité intéressante à relever au sujet de ces « nids » est que chacun d'eux, quel que soit le nombre d'individus réunis, ne compte qu'un seul mâle ; les femelles peuvent être à des stades différents (juvéniles, ovigères ou ayant déjà pondu) ; le mâle n'abandonne pas ses femelles, même lorsqu'elles se sont libérées de leurs embryons. Nous n'avons jamais trouvé de femelle isolée, mais les mâles solitaires sont fréquents.

La richesse de la population est fort différente selon la saison, les *Dynamene* étant beaucoup plus nombreuses en hiver qu'en été. Il est évidemment difficile de chiffrer ces fluctuations ; disons simplement, à titre indicatif, que, pour un même volume de Balanes (10 dm³), nous avons obtenu 759 individus en décembre 1962 et seulement 128 en août 1963. On peut donc estimer que la densité varie dans les proportions de un à six au cours de l'année.

On ne rencontre toujours dans ce biotope que des individus adultes ou proches de la maturité. Les jeunes *Dynamene* abandonnent très tôt les Balanes pour gagner d'autres endroits, non déterminés, mais se trouvant à des niveaux inférieurs, car aucun des premiers stades n'a jamais été rencontré ni dans les *Balanus perforatus* ni dans *Chthamalus stellatus* ou *Lichina pygmaea* dans lequel abonde un autre Sphéromien, *Campecopea hirsuta*.

Il n'est pas rare de pêcher dans le plancton de jeunes *Dynamene* (FAGE, 1933). Il s'agit alors d'animaux gagnant occasionnellement la surface, mais qui vivent ordinairement au milieu des Algues (notamment les *Cystoseira*) dans lesquelles on les prend à marée basse. On remarquera que la majorité des spécimens pris dans ces Algues sont loin d'être adultes, ce qui permet de penser que les *Dynamene* y effectuent leur croissance.

Leur développement achevé, elles émigrent alors vers le haut de la zone intercotidale où elles s'établissent, selon la nature du substrat et de la faune sessile, dans les fissures des roches ou plus communément dans les Balanes vides, stations où s'accomplissent la mue de puberté et la ponte.

A leur arrivée dans les Balanes, toutes les femelles sont encore juvéniles. Elles sont ordinairement de deux teintes : verte ou rouge ; elles étaient autrefois considérées comme espèces distinctes sous les noms de *viridis* et *rubra*. Les premières sont de beaucoup les plus communes (87 %). Leur taille est comprise entre 6 et 7 mm. Toutes sont en gamétogénèse, le développement des oocytes étant d'autant plus avancé que la mue pré-ovigère est proche.

La migration des juvéniles commence à se manifester en août et le graphique 1 montre que leur pourcentage est fort élevé en hiver (78 et 70 % en décembre et janvier) ; mais dans les mois suivants, on assiste à une diminution régulière de ces femelles juvéniles tandis que le nombre des ovigères augmente. Parallèlement, le taux de masculinité (sex-ratio des auteurs anglo-saxons) qui était à dominance femelle à la remontée des *Dynamene*, se renverse progressivement et, à la fin de la période de reproduction, il ne reste plus guère que des mâles (graphique 2). Ce fait ne doit pas être imputé à un retour des femelles vers les niveaux inférieurs après la ponte, mais est consécutif à la mortalité des ovigères après la ponte. La survie des mâles, plus longue, est d'ailleurs confirmée par les élevages et explique la présence fréquente d'Algues épiphytes telles que *Enteromorpha*, *Dasya*, *Ceramium*, etc..., sur leur telson ⁽¹⁾.

La mue de puberté s'effectue en deux temps comme pour les autres mues, la partie postérieure étant rejetée la première (un « lapsus calami » fait dire l'inverse à CAULERY et MESNIL). Entre le rejet des deux demi-exuvies s'écoule, en élevage, un intervalle de deux ou trois jours. La durée de ce phénomène semblerait indiquer que l'animal éprouve des difficultés à se dégager de l'ancienne cuticule, en particulier de la partie antérieure qui peut rester partiellement adhérente plusieurs jours après la ponte. PANOUSE (1940) avait également observé que l'exuviation paraissait longue et pénible chez *Campeopea hirsuta*.

Le passage de l'état juvénile à l'état pubère s'accompagne d'une décoloration des téguments (sur lesquels il devient difficile de reconnaître la variété chromatique à laquelle les individus appartenaient), de l'acquisition d'oostégites formant une cavité incubatrice bien close et, caractéristique importante de cette mue, de la régression des appendices buccaux qui ne permettent plus aux femelles pubères de se nourrir (HANSEN, 1916). Il se produit également une légère diminution de la taille. Alors que la modale des juvéniles était de 6,5 mm, elle n'est plus que de 6,1 mm chez les pubères (tableau I), fait confirmé par les élevages, quoique donnant alors des chiffres légèrement plus faibles.

Les femelles ovigères se rencontrent toute l'année, mais c'est surtout entre avril et juillet qu'elles sont les plus nombreuses (entre 85 et 76 %), époque qui marque le sommet d'une courbe régulière.

(1) La résistance des mâles au jeûne est considérable : des adultes ont pu être conservés en captivité du 1^{er} octobre 1962 au 12 juin 1963, soit 254 jours sans aucune nourriture.

TABLEAU I

Longueur en mm	5.4	5.6	5.8	5.9	6.1	6.3	6.5	6.6	6.8
♀ juvéniles ...		1.1	3.3	8.8	16.5	20.9	29.7	10.9	8.8
♀ pubères	3.4	10.2	13.6	16.9	25.4	11.9	15.2	1.7	1.7

Taille de 151 ♀ juvéniles et 100 ♀ ovigères de *D. bidentata*
récoltées en janvier et février 1961 (en %)

Le graphique 3 indique que le nombre des œufs pondus est compris entre 69 et 161 et que, tout en montrant des écarts individuels assez importants, il est en rapport avec la taille de la femelle. A titre de comparaison, nous indiquerons qu'à Roscoff *Sphaeroma serratum*, de taille cependant plus grande, pond entre 19 et 96 œufs et que le minuscule *Campecopea hirsuta*, qui ne mesure que 2 à 3 mm, a une fécondité très réduite et n'émet que 6 à 9 œufs.

Les œufs, d'abord sphériques, d'un diamètre initial de 0,3 à 0,4 mm, sont de couleur jaune, puis orange ; à l'approche de l'éclosion, leur forme s'est considérablement allongée et ils mesurent $0,75 \times 0,30$ mm environ ; la ponte apparaît alors verdâtre au travers du marsupium fortement distendu. La durée d'incubation semble relativement longue ; dans les quatre cas où elle a été suivie 50, 57, 61 et 68 jours ont été nécessaires au développement complet des embryons (température moyenne : 15° C). L'évolution n'est d'ailleurs pas synchrone pour toutes les larves ; on trouve presque toujours des stades moins évolués dans une ponte prête à être libérée. Un fait analogue s'observe également chez les *Sphaeroma serratum* (BOCQUET, C., communication personnelle). La première mue post-larvaire se produit à l'intérieur du marsupium maternel ; les jeunes *Dynamene* mesurent alors environ 1 mm au moment où elles abandonnent la poche incubatrice.

Après l'éclosion, les femelles qui ne s'alimentent plus depuis la mue de puberté, meurent. La faible proportion de post-ovigères dans toutes les récoltes, toujours inférieure à 11 % (graphique 1) indique que leur survie doit être assez courte. Cependant, quelques individus ont pu être conservés vivants pendant plus d'un mois après la libération des jeunes.

**

Nous terminerons ce rapide exposé sur la biologie de l'espèce par deux observations qui paraissent intéressantes à signaler bien que nous ne soyons pas encore fixés sur leur signification.

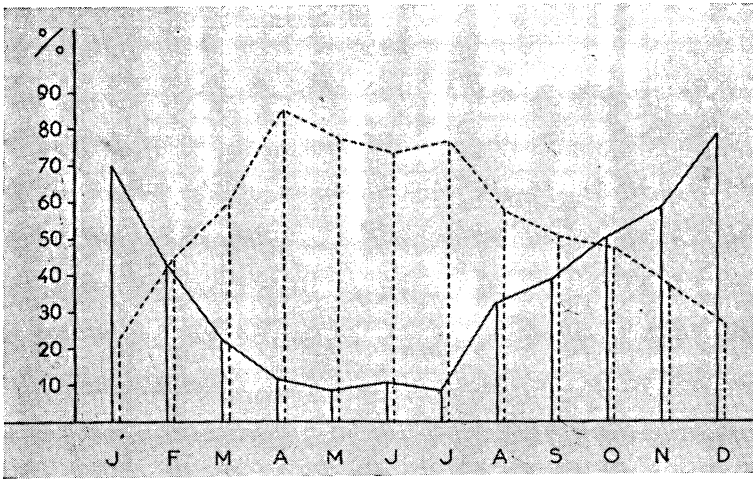
— Sept femelles de *Dynamene* ont été rencontrées qui différaient de la forme typique par plusieurs caractères. Alors que les ovigères normales mesurent au minimum 5,4 mm de longueur, ces spécimens avaient des dimensions nettement inférieures, variant entre 4 et 4,4 mm. La coloration, au stade juvénile, était d'une nuance rose particulière. Le profil du telson, plus bombé, rappelle

celui des premières formes post-larvaires. Trois mâles, de tailles voisines et ayant un chromatisme comparable ont été également trouvés. S'agit-il d'une variété de l'espèce ou plus simplement d'individus ayant « sauté » une ou deux mues ? C'est ce que l'élevage permettra peut-être de préciser ultérieurement.

— D'autre part, deux individus de 6,3 et 6,6 mm, montrant toutes les apparences de femelles juvéniles, présentaient des rudiments d'épines dorsales sur la face dorsale du périéron. Cette ornementation, qui constitue un caractère sexuel secondaire propre aux mâles, est complètement développée avant que ceux-ci n'aient atteint cette taille. Il semble que nous soyons en présence de cas d'intersexualité. Ces anomalies sont toutefois d'une exceptionnelle rareté puisque ce sont les seuls exemples observés sur les 5.279 *Dynamene* examinées jusqu'à ce jour.

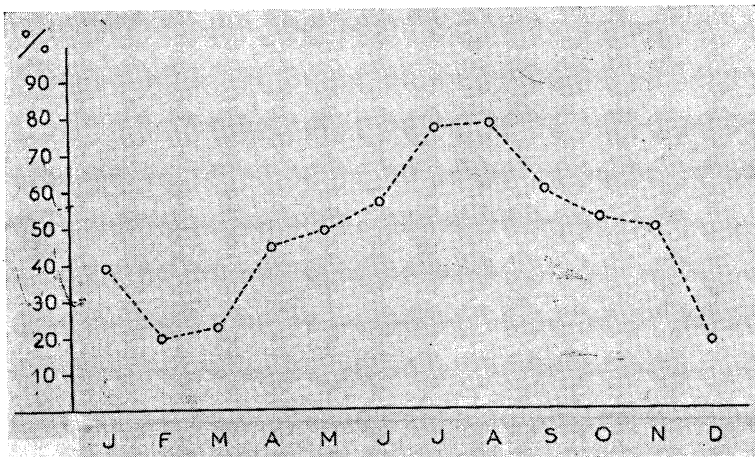
BIBLIOGRAPHIE

- CAULLERY (M.) et MESNIL (F.). — *Bull. Biol. France-Belgique*, 1920, **53**, fasc. 4, p. 1-36.
- FAGE (L.). — *Arch. Zool. gén. exp.*, 1933, **76**, p. 105-248.
- HANSEN (H. J.). — *Quart. J. Micros. Sc.*, 1916, **49**, p. 69-135.
- HESSE (M.). — *Ann. Sc.*, 1873, sér. 5, **17**, p. 1-35.
- PANOUSE (J. B.). — *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 1940, **65**, p. 93-98.
- OMER-COOPER (J.) et RAWSON (J. H.). — *Rep. Dove mar. Lab. Cullercoats*, 1934, n° 2, p. 22-58.
- TINTURIER-HAMELIN (E.). — *C. R. Acad. Sci.*, 1962, **254**, p. 3906-3908.
- TORELLI (B.). — *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, 1930, **10**, p. 297.



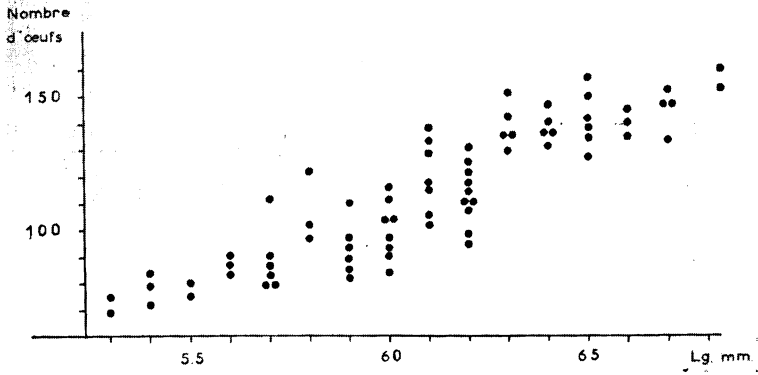
GRAPHIQUE 1

Variation mensuelle des pourcentages de juvéniles (—) et des ovigères (-----) chez *D. bidentata*.



GRAPHIQUE 2

Variation mensuelle du taux de masculinité chez *D. bidentata*.



GRAPHIQUE 3

Nombre d'œufs pondus par les ♀♀ de *D. bidentata*
en fonction de la taille des ovigères.

E R R A T A

Tome 3 - Numéro 4 - Juin 1964

Article Pierre L. MAUBEUGE

LE BASSIN FERRIFERE LORRAIN

Lire : Page 14, 4^e ligne : s'ennoie.

Page 13, 14^e ligne : faciès souabe.

Page 25, 4^e ligne : si on.

Page 39, 16^e ligne : plus à l'Ouest.

Article Emile BOUILLON

VESTIGES DE L'INDUSTRIE MOUSTERIENNE
A LANEUVEVILLE-DEVANT-NANCY

Pages 46 et 47 interverties — *Lire* : Pages 46 à 47 et 47 à 46.

Article Gérard FLORSCH

CONDITIONS DE VISIBILITÉ A NANCY
DE L'ECLIPSE TOTALE DE LUNE DU 25 JUIN 1964

Intervertir les contenus des pages 69 et 70.

Lire : Page 69, tableau III : à coordonnées séléno-graphiques cartésiennes ; 7^e ligne, 1^{re} colonne : + 0,979.

Page 70, 8^e ligne : + 23° 23' 49'' 91 — 0' 03'' 80

9^e ligne : — 23° 31' 46'' 14 — 1' 57'' 47

20^e ligne : μ : 474'' 93

Page 20, bas de page, formules (11), (12), (13) : les signes $\overline{+}$ doivent être axés en face de la fraction.

les formules (12) et (13) ont été interverties

Lire : $[(\varphi_0 + \varphi_L)^2 - \mu_2] \frac{1}{2}$ en (12)
les mêmes termes devenant :

$[(\varphi_0 - \varphi_L)^2 - \mu_2] \frac{1}{2}$ en (13)

Page 71, 13^e ligne :

Lire : et $\varphi_i = \arcsin \frac{\mu}{\varphi_0 + \varphi_L}$

Bilan financier :

4^e ligne, *lire* : Cotisations année 1963.

COMPTE RENDU DE LA VISITE INDUSTRIELLE

DU 22 JUIN 1963

Cette visite était consacrée à la nouvelle centrale de production de vapeur à haute pression des Etablissements SOLVAY, à Dombasle-sur-Meurthe. Notre compagnie a pu disposer de cette faveur exceptionnelle grâce à M. L. PAVAGEAU, Directeur des Usines de Dombasle ; la visite est évidemment restée strictement limitée à cette Centrale, la plus moderne d'Europe à ce moment.

Entouré de M. QUARRÉ, Sous-Directeur et d'un groupe d'Ingénieur, M. PAVAGEAU avait tenu à recevoir et guider lui-même les nombreux participants. A l'issue de la visite, une charmante réception était offerte aux participants par M^{me} PAVAGEAU. M. le Professeur WERNER a exprimé les remerciements officiels de notre groupement et des visiteurs au terme de cette mémorable après-midi.

Une notice technique résume ci-après les données concernant le Groupe SOLVAY, dont l'Usine de Dombasle est un des plus beaux fleurons de l'industrie lorraine.

**

La Société SOLVAY et Cie, fondée en 1863, a son siège social à Bruxelles.

COMPOSITION DE LA SOCIÉTÉ :

- 24 usines : 11 sous le nom de SOLVAY,
- 12 sous le nom de filiales.

PRODUCTION ANNUELLE DE LA SOCIÉTÉ :

- 3 millions de tonnes de produits sodiques ;
- 55 % du marché européen occidental.

PERSONNEL :

- environ 30.000 personnes.

DIFFÉRENTS SERVICES :

L'Usine de Dombasle comprend des services de fabrications, de manutentions et d'expéditions et d'entretien, une carrière et des sondages. La carrière de Maxéville, 200 personnes environ, possède un petit atelier d'entretien.

Les services de fabrication travaillent à feu continu et font un horaire moyen de 42 heures par semaine, en quatre équipes. Trois équipes se succèdent chaque jour (3×8) et une est au repos. Certains secteurs des manutentions suivent le même horaire, tandis que d'autres ne travaillent pas, sauf nécessité, les samedis et dimanches.

Le service entretien, constitué en majorité par un atelier de mécanique et d'électricité de 400 ouvriers, travaille 40 heures par semaine. Les heures supplémentaires ne sont faites qu'en cas de nécessité.

Depuis quelques années, un service « régulation-mesure » est chargé de l'étude et de l'entretien des appareils de mesure et de régulation. Ce service fait appel en particulier à des techniciens de l'électronique.

Un laboratoire contrôle les produits finis au cours de leur élaboration et avant leur expédition.

Un service essais étudie de nouveaux procédés en liaison avec la Direction Générale Technique de la Société.

Le sel est extrait des sondages forés par la Société dans la concession d'Haraucourt.

Dès les premières années du siècle, la Société a cessé de prendre son sel dans les sondages de Flainval situés trop près de la Ville de Dombasle.

TRAVAUX NEUFS :

Une chaudière super-pression vient d'être mise en route. Construite par la Société BABCOCK, elle est d'un type nouveau, à foyer cyclone. Elle peut fournir 100 t/h de vapeur à 165 kg/cm^2 de pression.

La construction d'un « hall d'essais » pour l'étude de nouveaux procédés s'achève et on monte actuellement un nouveau chargement des fours à chaux qui remplacera les grues placées au-dessus des fours.

Des travaux sont en cours en soudière pour augmenter la production de soude légère et améliorer les installations d'emballages et de chargement, et en saline pour augmenter la capacité de production de sel fin.

On étudie une électrolyse de chlorure de sodium qui devra être mise en route fin 1964 et fabriquer 50 t/j de chlore liquide. Les lessives caustiques seront recyclées dans les circuits de fabrication du carbonate de soude.

Cette Usine constituera le premier essai de rajeunissement du procédé SOLVAY de fabrication de la soude à l'ammoniaque qui a fêté son centième anniversaire en 1963.

COMPTES RENDUS DE SEANCES

Séance du 18 juin

La séance est ouverte à 17 h. 05, sous la présidence du Professeur FLORENTIN.

Le Président transmet les excuses et regrets de nos Collègues empêchés d'assister à la séance par des examens, déplacements, vu le changement de date de notre réunion : MM. le Docteur WEBER, R. CAMO, R. LIENHART, E. BOUILLON, M^{mes} FRANÇOIS, BESSON, Professeur LEGAIT.

En l'absence de ce dernier, M. MAUBEUGE donne lecture du procès-verbal de la réunion du mois de mai. Celui-ci est adopté sans observations.

Le Secrétaire Général communique, en outre, les documents transmis par l'Académie Berrichonne, à Bourges, qui nous tient au courant de ses activités et convie à des relations. Il signale aussi la demande du Service des Echanges de l'Académie des Sciences d'U.R.S.S., sollicitant une série supplémentaire de nos travaux, compte tenu de la masse plus considérable envoyée de son côté.

La candidature de M. le Professeur P. ARNOULD ayant été agréée, celui-ci est proclamé membre-associé de la Société Lorraine des Sciences.

La candidature de M. DESCOUTURELLE, maître-assistant délégué en Biologie à la Faculté des Sciences, est transmise avec présentation par M^{me} BALESSENT et M. FRENTZ. Egalement celle de M^{me} Marguerite MEYER, pharmacien, licenciée ès-Sciences, à Algrange (Moselle), par M^{me} BESSON et M. MAUBEUGE.

Le Secrétaire Général signale encore que notre Collègue M. ANTOINE convie les membres à participer à la visite qu'il a organisée le jeudi 25 juin, au nouveau Central Téléphonique, rue Emile-Bertin, à Nancy, à 14 h. 30. Puis il mentionne la réception de la subvention du Conseil Général du Département des Vosges. Le Président souligne à ce propos que celle-ci étant accompagnée en contre-partie d'envois de publications de notre côté, cette subvention présente paradoxalement pour nous un caractère déficitaire.

Le Président donne ensuite la parole à M. Michel NOURISSON qui résume son mémoire de thèse consacré à des « Recherches écologiques et biologiques sur le Crustacé Branchiopode *Chirocephalus diaphanus* : étude expérimentale du déterminisme du développement de l'œuf ». Le Président demande diverses précisions à la suite de ce travail, félicitant l'auteur à ce propos.

Puis M^{me} M.-L. BALESSENT expose le résultat de ses études, accompagné de projections en couleurs : « Recherches sur la sexualité et le déterminisme des caractères sexuels d'*Asellus aquaticus* Linné (Crustacé Isopode) ». Le Professeur FLORENTIN demande la nature de la fixation des préparations et des détails sur les colorants, félicitant l'auteur sur son travail et la beauté de ses préparations.

Ces deux travaux pourront vraisemblablement paraître dans nos publications *in extenso* à la suite de subventions, sans qu'il en coûte à nos finances d'ailleurs très obérées.

L'ordre du jour appelle ensuite une conférence de MM. P. FLORENTIN et Cl. CHARDOT : « Le problème des cancers latents. Essai d'interprétation biologique ». La conférence hautement appréciée et suivie avec un très grand intérêt est illustrée de nombreuses projections en couleurs, d'ordre histologique et pathologique. M. le Professeur FLORENTIN introduit la question et souligne les aspects originaux de ce problème qui donne une orientation nouvelle à toutes les études médicales concernant le cancer chez les humains. Le Docteur CHARDOT développe le sujet avec une série d'exemples choisis pour étayer les idées nouvelles et commente les projections. M. le Professeur FLORENTIN tire ensuite quelques conclusions générales au cours d'un échange de vues auquel participent plus particulièrement M. le Professeur WERNER, M^{me} BALESDENT et M. MAUBEUGE.

La séance est levée à 19 h. 05.