Extrait des Archives de Zoologie expérimentale et générale
Tome 109, Fascicule 1, Année 1968

DÉVELOPPEMENT EN ÉLEVAGE ET SYSTÉMATIQUE D'*HYPERIA SCHIZOGENEIOS* STEBB. (AMPHIPODE HYPÉRIDE)

par

Philippe LAVAL
Station zoologique de Villefranche-sur-Mer

RÉSUMÉ

Hyperia schizogeneios parasite des Leptoméduses du genre *Phialidium*. Des élevages de l'Hypéride avec son hôte ont permis de suivre tout son développement au laboratoire.

Ce développement débute par une *période larvaire*, réduite à la phase protopléon (seconde phase chez d'autres Hypérides parasites). La morphologie très particulière de la larve est en rapport avec son dépôt sur l'hôte par la femelle. La période larvaire se termine, sur la méduse, par une métamorphose.

La période postlarvaire comprend typiquement 8 stades pour le mâle et 6 pour la femelle, mais les variations individuelles, dont les élevages ont montré la réalité, rendent ce schéma trop théorique. Ces stades théoriques correspondent chacun à une étape dans le développement des antennes, des péréionites et des pléopodes, mais ces étapes sont rarement réalisées de façon synchrone et avec la même intensité pour chaque partie de l'animal; c'est cette juxtaposition d'états de différenciation plus ou moins avancés qui donne lieu aux variations individuelles.

L'amplitude de ces variations ne dépasse pas certaines limites. Des expériences réalisées dans des conditions constantes montrent qu'elles sont en relation avec la quantité de nourriture absorbée pendant l'intermue.

L'influence de la température est mise en évidence. Son élévation accélère considérablement le développement. La durée de celui-ci, de la larve à l'adulte, est inférieure à 1 mois.

La synonymie de l'espèce est discutée, ainsi que les caractères du sous-genre *Parahyperia*.

SUMMARY

Hyperia schizogeneios is parasitic on Leptomedusae of the genus *Phialidium*. The complete development has been established by rearing experiments of the Hyperiid on its host.

The development begins with a *larval period*, reduced to the protopleon phase (second phase of other parasitic Hyperiids). The special morphology of the larva is related to its deposition on the host by the female. The larval period ends with a metamorphosis on the medusa.

The postlarval period typically includes 8 stages for the male and 6 for the female, but individual variations, the reality of which is confirmed by rearing experiments, make this scheme too theoretical. Each theoretical stage of the scheme corresponds to one step of the development of the antennae, the pereonites and the pleopods, but these steps are rarely achevied synchronously and to the same degree for each part of the animal ; it is this juxtaposition of more or less advanced states of differenciation that causes individual variations.

The range of these variations is limited. Experiments in constant conditions suggest that they are related to the quantity of food ingested during the intermolt.

The effect of temperature is indicated. Increase of temperature accelerates development considerably. The development, from the larva to the adult, lasts less than one month.

The synonymy of the species, and the characteristics of the sub-genus *Parahyperia*, are discussed.

ZUSAMMENFASSUNG

Hyperia schizogeneios parasitiert in Leptomedusen der Gattung *Phialidium*. Aufzuchten des Hyperiiden mit seinen Wirt erlaubten, seine ganze Entwicklung in Laboratorium zu verfolgen.

Diese seine Entwicklung beginnt mit einer auf die Protopleon-Phase reduzierten *Larvalperiode* (der zweiten Phase anderer parasitischer Hyperiiden). Die Morphologie der Larve ist sehr stark angepaßt, das Weibchen setzt sie direkt auf den Wirt ab. Die larvalperiode wird auf dem Wirt durch eine Metamorphose beendet.

Die Postlarvalperiode umfaßt im typischen Fall 8 Stadien bei den Männchen und 6 bei den Weibchen. Doch haben die Aufzuchten individuelle Variationen gezeigt, die dieses Schema ein wenig theoretisch erscheinen lassen. Jedes dieser theoretischen Stadien entspricht einer Entwicklungstufe der Antennen, der Mesosomsegmente und der Pleopoden, doch sind diese Stufen selten synchron und in der gleichen Ausprägung auf allen Körperteilen realiziert. Diese mosaikartige, mehr oder weniger fortgeschrittene Differenzierung verursacht individuelle Variationen.

Die Variationsbreite überschreitet bestimmte Grenzen nicht. Versuche unter konstanten Bedingungen zeigen eine Abhängigkeit von der Menge der Nahrung, die zwischen den Häutungen aufgenommen wird.

Der Einfluß der Temperatur wird aufgezeigt. Eine Erhöhung beschleunigt die Entwicklung beträchtlich. Diese dauert von der Larve zum Erwachsenen weniger als einen Monat.

Die Synonymie der Art und die Merkmale der Untergattung *Parahyperia* werden erörtert.

INTRODUCTION

L'étude des Hypérides a été jusqu'ici pratiquement limitée à l'examen des collections rapportées par les navires océanographiques. Ces apports hétérogènes ne sont pas toujours suffisamment complets pour juger de la variabilité de certaines espèces. La détermination des jeunes, toujours difficile chez des Crustacés du plancton, n'en est rendue que plus délicate. Des élevages de longue durée pourraient apporter une solution définitive à ces problèmes de systématique, mais ils ne sont réalisables que dans un laboratoire maritime disposant d'un accès commode et fréquent à la faune du large. De tels laboratoires sont rares, c'est pourquoi on possède si peu d'observations suivies sur la biologie de ce groupe.

Nous avons entrepris des élevages d'Hypérides à la Station zoologique de Villefranche-sur-Mer, qui remplit ces conditions très particulières. Le plancton, dont la richesse est connue depuis longtemps, y est apporté vivant tous les jours, peu de temps après sa pêche. Plusieurs années de pêches régulières nous ont montré que la moitié des espèces d'Hypérides connues en Méditerranée occidentale étaient présentes à Villefranche à un moment ou à un autre, certaines assez régulièrement et en relative abondance.

L'examen du plancton vivant nous a fourni également de nombreuses données biologiques. La plus remarquable est que, pour la plupart des espèces, les Hypérides vivent en association avec un hôte pélagique. Cette particularité était déjà connue pour certaines espèces, mais nous avons pu l'étendre à la majorité de celles que nous avons étudiées.

L'association entre l'Hypéride et son hôte est dans la plupart des cas détruite par l'action du filet à plancton. L'examen de nombreuses pêches de plancton vivant donne parfois l'occasion de découvrir l'Hypéride encore en place sur son hôte; des élevages permettent alors d'établir que l'association n'est pas accidentelle. Une autre méthode, toujours avec du plancton vivant, consiste à rechercher les larves d'Hypérides dans les tissus ou les cavités des animaux planctoniques,

où elles sont protégées des remous produits dans le filet. L'élevage de ces larves permet ensuite la détermination de l'espèce. Lorsqu'on ajoute du formol au plancton, l'Hypéride quitte son hôte et nage pour échapper au fixateur; aussi l'examen des échantillons fixés ne permet-il généralement pas de reconstituer l'association.

Cette étude est consacrée à l'une des espèces les plus fréquentes dans la rade de Villefranche, *Hyperia schizogeneios* Stebb., et concerne les modalités de son développement. Les résultats relatifs à son éthologie et à son écologie seront publiés séparément.

L'hôte d'*Hyperia schizogeneios* était inconnu jusqu'à présent. Nous avons pu établir que cette espèce se développe à Villefranche sur une Leptoméduse du genre *Phialidium*. Ce genre, qui correspond à *Clytia* pour la phase polype, comprend plusieurs espèces en Méditerranée; pour la plupart, les phases méduse ne peuvent encore être distinguées les unes des autres (PICARD, 1958). La localisation (*dans* les gonades ou le manubrium de la méduse) du premier stade et sa morphologie très particulière l'ont fait passer inaperçu. La suite du développement de l'animal est mieux connue. Les observations de CHEVREUX (1900), STEPHENSEN (1924) et YANG (1960) ont montré que, lorsque l'*Hyperia* grandit, le nombre de segments du mésosome (péréionites) soudés passe de 5 à 3 chez la femelle et de 5 à 2 légèrement soudés chez le mâle. YANG (1960), d'après du matériel fixé, a pu donner cinq figures de différents stades du mâle illustrant cette différenciation progressive des péréionites et les changements correspondants de la tête et des antennes.

I. — MATÉRIEL ET MÉTHODE D'ÉLEVAGE

Les pêches de plancton ont été effectuées trois fois par semaine pendant deux ans. Nos observations ont porté sur un peu plus de 390 individus, pêchés généralement à l'entrée de la rade de Villefranche, à la profondeur de 30 m, avec un filet de 1 m d'ouverture et de maille 680-700 μ. C'est la plus importante collection d'*Hyperia schizogeneios* après celle rassemblée par le « Thor » (STEPHENSEN, 1924). Environ 80 d'entre eux ont été mis en élevage.

Les *Hyperia* sont élevés individuellement dans des cristallisoirs de 250 ml en Pyrex, plongés dans un « bain-marie » servant de réfrigérant et de volant ther-

mique. Chaque jour, l'*Hyperia* est isolé dans un récipient plus petit, pendant que le bac d'élevage est nettoyé avec un chiffon de cellulose neuf et rincé, puis son eau est renouvelée. Cette eau est de l'eau de mer du large, non filtrée, et gardée quelques jours avant son emploi. L'aération avec une pompe à bulles est inutile et même nuisible.

Si l'Amphipode est élevé seul dans ces conditions, il se colle souvent en surface où il est maintenu par les forces de tension superficielle. Ce problème et celui de l'alimentation ont été résolus en introduisant l'hôte d'*Hyperia schizogeneios* dans le cristallisoir. L'*Hyperia* s'accroche alors de manière permanente au *Phialidium*. Celui-ci est nourri avec des métanauplius d'*Artemia salina*, dont une certaine quantité est mangée par l'Hypéride. La méduse elle-même peut également être dévorée par l'*Hyperia*.

II. — CARACTÈRES GÉNÉRAUX DU DÉVELOPPEMENT ET DÉFINITIONS

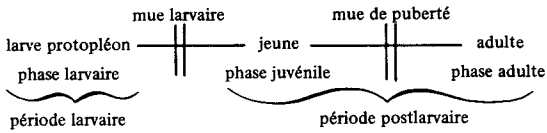
C'est à un stade précoce de son développement, alors que certains appendices sont encore à l'état d'ébauches, qu'*Hyperia schizogeneios* quitte la cavité incubatrice de la femelle. Nous avons retrouvé cette particularité, qui est liée au parasitisme, chez d'autres Hypérides. Alors que chez les autres Amphipodes le jeune quitte la mère avec une forme peu différente de celle de l'adulte, chez ces Hypérides on peut distinguer une *période larvaire* au début du développement, pendant laquelle la forme générale de l'animal est très différente de la forme spécifique. Ce n'est qu'après une, ou plusieurs métamorphoses (qui délimitent des *phases* du développement) que l'Hypéride va acquérir sa forme spécifique, et entrer dans la période postlarvaire de son développement, seule présente chez les autres Amphipodes. De même que chez d'autres Crustacés la période larvaire (avec les phases nauplius, zoé, mysis par exemple) correspond à une adaptation aux conditions particulières du milieu présentes à la naissance, chez ces Hypérides elle est en rapport avec le dépôt de la larve sur l'hôte par la femelle elle-même.

A la différence des Hypérides parasites du genre *Vibilia*, la période larvaire d'*Hyperia schizogeneios* est réduite à une phase (phase *protopléon*) ne comportant qu'un seul stade (LAVAL, 1965).

La période postlarvaire, comme chez les autres Amphipodes, peut

être divisée en deux phases, séparées par la mue de puberté. Nous les nommerons phase juvénile et phase adulte, pour nous conformer à la terminologie employée pour les Amphipodes. Elles correspondent aux phases prépubérale et postpubérale des Décapodes.

Nous schématiserons donc de la manière suivante le développement d'*Hyperia schizogeneios*.



III. — LA PÉRIODE LARVAIRE

1) La larve protopléon

Après leur incubation dans le marsupium de la femelle, les œufs éclosent et donnent naissance au premier stade, qui est la larve (Fig. 1). Celle-ci possède la plupart de ses organes dans un état si rudimentaire qu'on est tenté, comme STEPHENSEN (1924, p. 87) dans la liste des stations, de la qualifier d'embryon. Il ne s'agit pas en vérité d'un embryon mais bien du premier stade de l'animal, qui quitte la femelle avec cet aspect embryonnaire.

La taille de cette larve protopléon, mesurée du bord frontal à l'extrémité du telson, est très réduite : 0,40 mm; en fait sa forme est celle d'une sphère de 1/4 de mm de diamètre.

Elle n'a aucune pigmentation, et ses yeux ne sont pas différenciés.

Tous les péréionites sont *libres* (Fig. 1, A), on ne note aucune soudure des segments. Ce point est très inattendu; on pensait jusqu'ici que l'animal commençait sa croissance avec les 5 premiers segments du mésosome soudés (STEPHENSEN, 1924; YANG, 1960). Il permet de mieux comprendre ce phénomène de différenciation des segments au cours du développement, qui a obscurci la systématique de l'espèce. Les péréionites sont primitivement différenciés; la soudure des 5 premiers segments se réalise avec la métamorphose à la fin du stade I

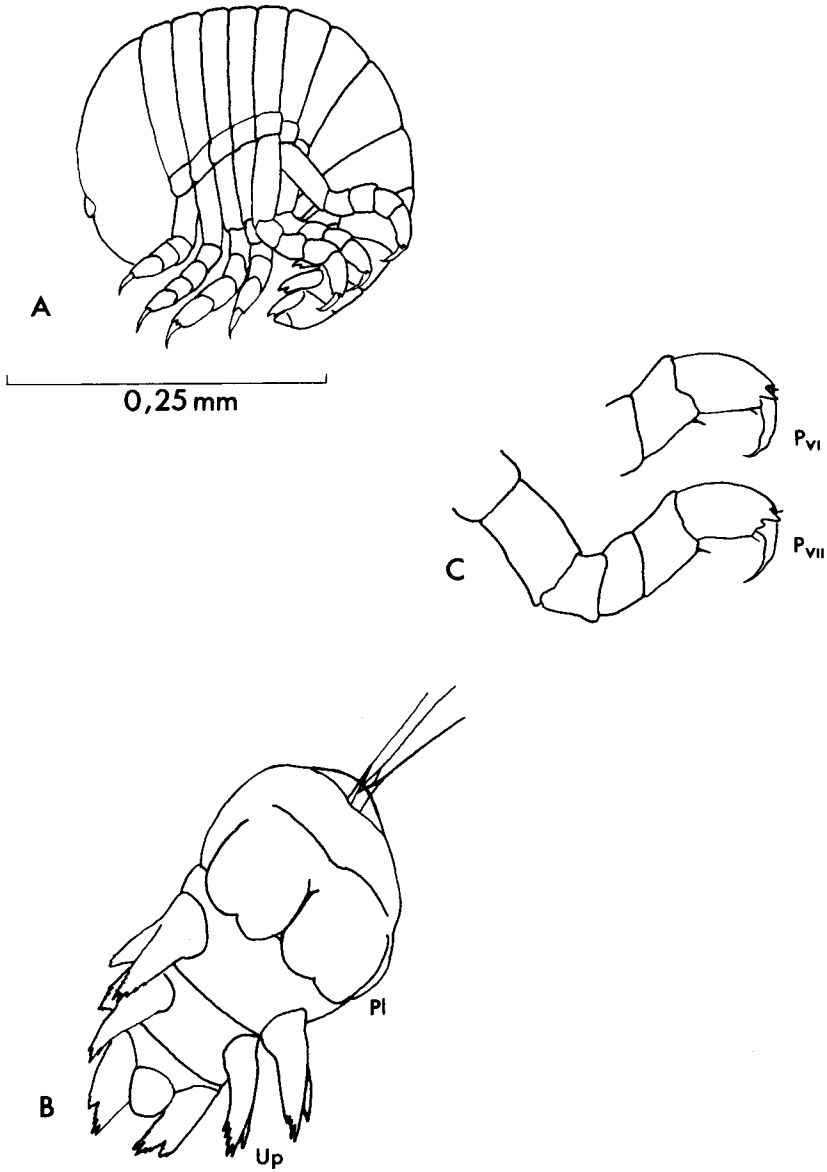


FIG. 1. — Larve protopléon d'*Hyperia schizogeneios*.
A : vue de profil.
B : dernier segment du métasome et urosome (Pl = pléopodes; Up = uropodes).
C : péréiopodes VI et VII.

(c'est le stade II qui a été pris pour le premier par les auteurs précédents) et ces segments soudés se redifférencient pendant la croissance.

Un autre caractère important de cette larve, puisqu'il s'agit de la caractéristique essentielle de la phase protopléon, est que les pléopodes sont rudimentaires, à l'état d'ébauches légèrement bilobées (Fig. 1, B).

Les péréiopodes, par contre, sont bien développés; les articles sont cylindriques et non aplatis comme chez l'adulte. Ils sont tous pourvus d'un dactyle long et acéré dont la base est entourée par deux prolongements pointus du propode garnis d'une soie. Le dactyle des péréiopodes VII est différent des autres (Fig. 1, C) : la partie terminale est longue et courbe, au lieu d'être en forme de crochet. Les péréiopodes sont ainsi remarquablement adaptés à l'ancrage et au déplacement sur les tissus mous de l'hôte.

Le carpe des gnathopodes est déjà légèrement prolongé.

Les uropodes sont rudimentaires; leur extrémité, bifurquée, forme deux branches inégales et dentelées (Fig. 1, B).

Les antennes I sont formées d'un seul article, pourvu de soies terminales.

2) Signification et caractéristiques de la période larvaire

Dans le marsupium, les larves (nous en avons compté jusqu'à 36) *restent au stade protopléon* sans muer, quelle que soit la durée de leur séjour. Lorsqu'elles quittent la cavité incubatrice pour être déposées sur un *Phialidium* par la femelle, elles se métamorphosent après un jour et demi environ.

On peut se demander s'il n'existerait pas un blocage hormonal de la mue larvaire par la mère, qui serait levé quand la larve quitte le marsupium. Pour répondre à cette question, nous avons extrait les larves de la cavité incubatrice d'une femelle et nous les avons placées dans un cristallisoir d'élevage, sans nourriture.

Après 10 jours toutes ces larves étaient encore au stade protopléon. Cinq d'entre elles ont alors été mises sur un *Phialidium;* elles se sont métamorphosées normalement après un jour et demi. Les autres étaient toujours au stade I et y sont restées jusqu'à leur mort, survenue de 3 à 5 jours après. L'absence de nourriture suffit donc à expliquer le blocage des larves au stade I.

Entre la ponte (1) et la métamorphose, les rames des pléopodes s'individualisent légèrement, les chromatophores apparaissent et la taille de la larve augmente (sans exuviation) jusqu'à 0,70 mm. Cette augmentation de volume a donc lieu sur l'hôte, alors que chez les Gammarides elle se produit à l'intérieur de la cavité incubatrice (PIRLOT, 1942). Le *Phialidium* joue ainsi pour *Hyperia schizogeneios* le rôle d'une cavité incubatrice secondaire, dans laquelle la larve, qui a quitté la femelle à un stade très précoce, prolonge son développement.

Nous pensons qu'il s'agit là d'une adaptation au parasitisme. En effet, nous avons vu que seuls les organes d'accrochage de la larve sont bien développés; elle est pour le reste aveugle et incapable de nager. Les larves possèdent donc dès l'éclosion l'équipement nécessaire au transfert sur l'hôte, ce qui permet à la femelle de les déposer immédiatement sur les méduses qu'elle rencontre, où elles vont poursuivre leur développement. Si la femelle reste longtemps sans trouver d'hôte, ces larves, comme nous venons de le voir, restent au stade protopléon.

IV. — LA PÉRIODE POSTLARVAIRE

1) Développement « normal »

Nous avons pu élever, souvent jusqu'à l'adulte, de nombreuses larves déposées au laboratoire sur des *Phialidium* par des femelles d'*Hyperia schizogeneios*.

Ces élevages ont tout d'abord apporté la preuve directe que le nombre de péréionites soudés décroissait avec l'âge de l'animal, ainsi que le pensaient déjà CHEVREUX (1892), STEPHENSEN (1924) et YANG (1960). Les 5 premiers péréionites des stades jeunes sont coalescents, les animaux plus âgés ont 4, puis 3 péréionites soudés (chez les deux

(1) Pour simplifier l'écriture, nous appellerons ponte le dépôt de la larve sur l'hôte par la femelle (la ponte, au sens propre, étant celle des ovules dans la cavité incubatrice).

sexes); les mâles sub-adultes n'ont plus ensuite que 2 segments soudés et les mâles adultes ont leurs 2 premiers péréionites légèrement soudés.

Mais les élevages nous ont également permis de voir que les stades réalisés, ainsi que le nombre de mues, diffèrent légèrement selon les individus. Si les stades réalisés varient d'un individu à l'autre, chaque animal passe néanmoins par un certain nombre de *stades caractéristiques,* correspondant à l'acquisition de nouvelles différenciations.

Plus exactement, il existe des stades dans la différenciation de chaque partie du corps. Les mues surviennent alors que ces différenciations sont plus ou moins avancées. Nous verrons de plus que certains appendices peuvent se différencier plus vite que d'autres. Il en résulte que chaque mue révèle ces divers états de différenciation de chaque appendice, qui se juxtaposent dans le même individu, lui conférant ainsi une forme originale.

Nous allons donc décrire maintenant un développement théorique d'*Hyperia schizogeneios* qui nous servira de référence. Les stades choisis correspondent à des états de différenciation moyens pour chaque partie de l'animal. Les développements individuels réalisés dans la nature pourront toujours être ramenés, en plus ou en moins, à cette suite théorique, que nous appellerons développement « normal ».

2) Différents stades du développement normal

Avant d'exposer les caractéristiques de chaque stade, quelques remarques s'imposent à propos des figures 3, 4 et 5. Pour illustrer chaque stade, nous avons dessiné, le plus exactement possible, un individu, fixé au formol, possédant les caractères les plus proches que nous ayons pu trouver du stade théorique correspondant. Il ne s'agit donc pas de dessins des stades successifs d'un *même* individu (qui ne suit pas le cours « normal », qui est théorique), mais de dessins d'individus distincts; c'est pourquoi chaque partie du corps ne s'accroît pas toujours d'une façon harmonieuse d'un dessin à l'autre.

Pour chaque stade, les proportions ont été contrôlées au moyen d'une trentaine de mesures au micromètre. Les dessins sont tous à la même échelle; les péréiopodes n'ont pas été figurés.

A) ***Stade II***

La comparaison du stade I et du stade II (Fig. 1, A et Fig. 2, A) montre bien qu'il se produit une métamorphose entre les deux. Les différences sont telles qu'on peut se demander au premier abord si des stades intermédiaires n'ont pas échappé à l'observation. Nous avons observé à plusieurs reprises sous la loupe binoculaire une telle transformation; elle ne nécessite qu'une mue.

Le jeune au stade II mesure environ 0,70 mm. Il est pourvu de nombreux chromatophores bruns, et la partie centrale des yeux montre une trace pigmentée, en forme de bâtonnet (Fig. 2, B).

Les antennes I sont formées de deux articles.

Les 5 premiers péréionites sont soudés; la segmentation primitive est encore apparente au niveau des plaques coxales. Les pléopodes sont différenciés (Fig. 2, C). Ils se composent maintenant, comme chez l'adulte, d'un pédoncule sur lequel s'articulent deux rames. Celles-ci ne sont pas segmentées et se composent donc d'un seul podomère. Elles se terminent par une paire de soies non plumeuses. Au début du stade, les pléopodes sont animés de tressaillements, sans battre de façon coordonnée.

Les péréiopodes sont légèrement aplatis. La base du dactyle de chacun d'eux est encadrée par deux soies. Le carpe porte à sa partie inférieure une épine distale.

Les branches des uropodes se terminent en pointe aiguë, la branche interne étant plus grande que l'externe. Les segments II et III de l'urosome sont soudés.

Le telson est semi-circulaire, à peine plus grand que la moitié du pédoncule des uropodes III.

L'allure générale de l'animal au stade II est maintenant celle d'un *Hyperia,* ce qui montre que l'animal est entré dans la phase juvénile.

Le stade II dure environ deux jours. Vers la fin du stade, les pléopodes battent régulièrement; les mouvements des trois paires sont coordonnés.

La partie pigmentée des yeux devient bien marquée, en forme de triangle sans échancrure à la base.

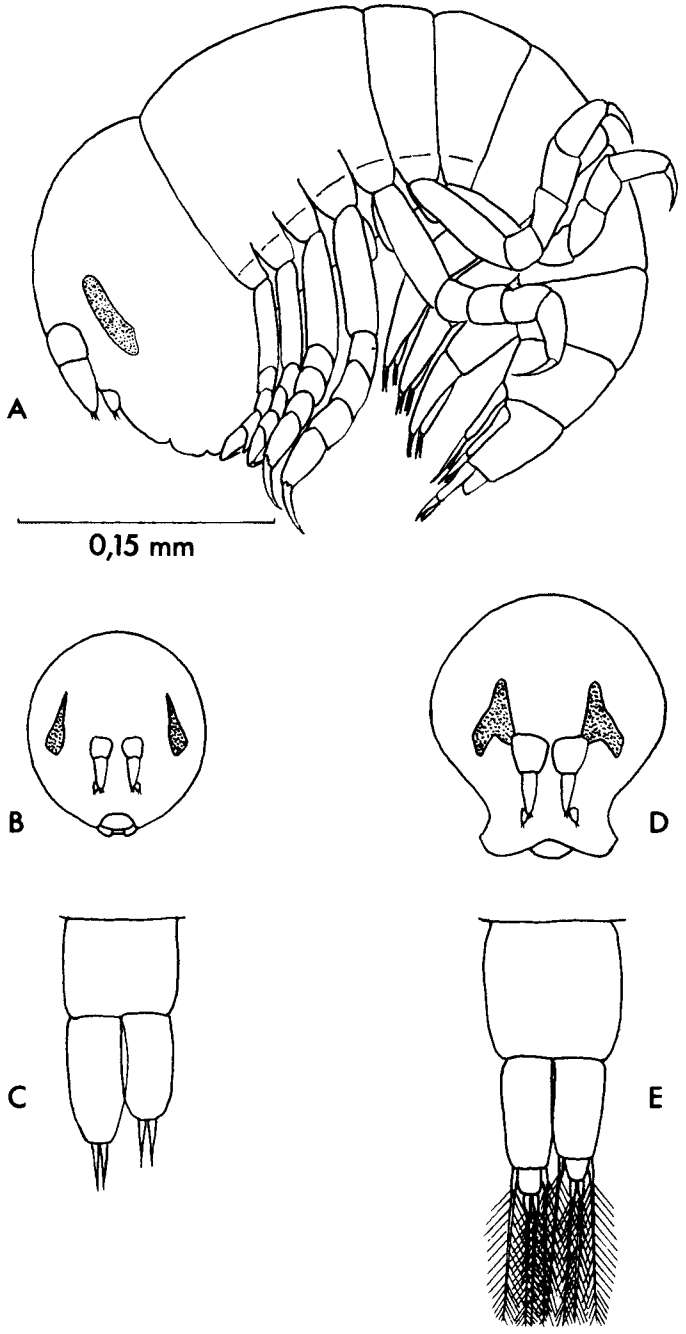


FIG. 2. — A : Hyperia schizogeneios, jeune au stade II; B : tête vue de face; C : pléopode; D : stade III, tête vue de face; E : pléopode.

B) ***Stade III***

Après la première mue de la période post-larvaire, l'aspect général de l'*Hyperia* (Fig. 3) est peu différent de celui du stade précédent, *les 5 premiers péréionites étant toujours soudés.*

Les principales différences portent sur les points suivants :

— la taille est plus importante : 0,90 mm environ;

— les prolongements inférieurs de la tête, caractéristiques de cette espèce, sont bien nets;

— le triangle formé par la partie pigmentée des yeux est échancré à la base, d'abord légèrement, puis de façon plus marquée à la fin du stade (Fig. 2, D). Ceci correspond à la différenciation de chacun des yeux en œil supérieur et œil latéral; les ommatidies, qui se différencient à ce stade, sont pigmentées à la partie proximale, et les extrémités pigmentées de chacune des deux parties de l'œil sont confondues, sauf au départ, ce qui forme les deux bords de l'échancrure;

— les rames des pléopodes, dont les battements sont réguliers et bien coordonnés, sont maintenant formées de 2 podomères, chacun d'eux portant une paire de longues soies, dont les barbules se sont écartées de la hampe (Fig. 2, E).

La mue a lieu environ deux jours après le début du stade.

C'est à partir du stade suivant qu'on peut déceler à l'observation au binoculaire des différences entre le développement de la femelle et celui du mâle. Ces différences iront en s'accentuant, de telle sorte qu'après six mues, par exemple, le stade VII atteint par le mâle est assez différent du stade VII femelle.

C'est pourquoi nous allons d'abord décrire le développement complet de la femelle, illustré par la figure 3, pour reprendre ensuite le développement du mâle au stade IV.

C) ***Stade IV femelle***

A ce stade les 5 premiers péréionites sont toujours soudés. L'animal mesure environ 1,3 mm.

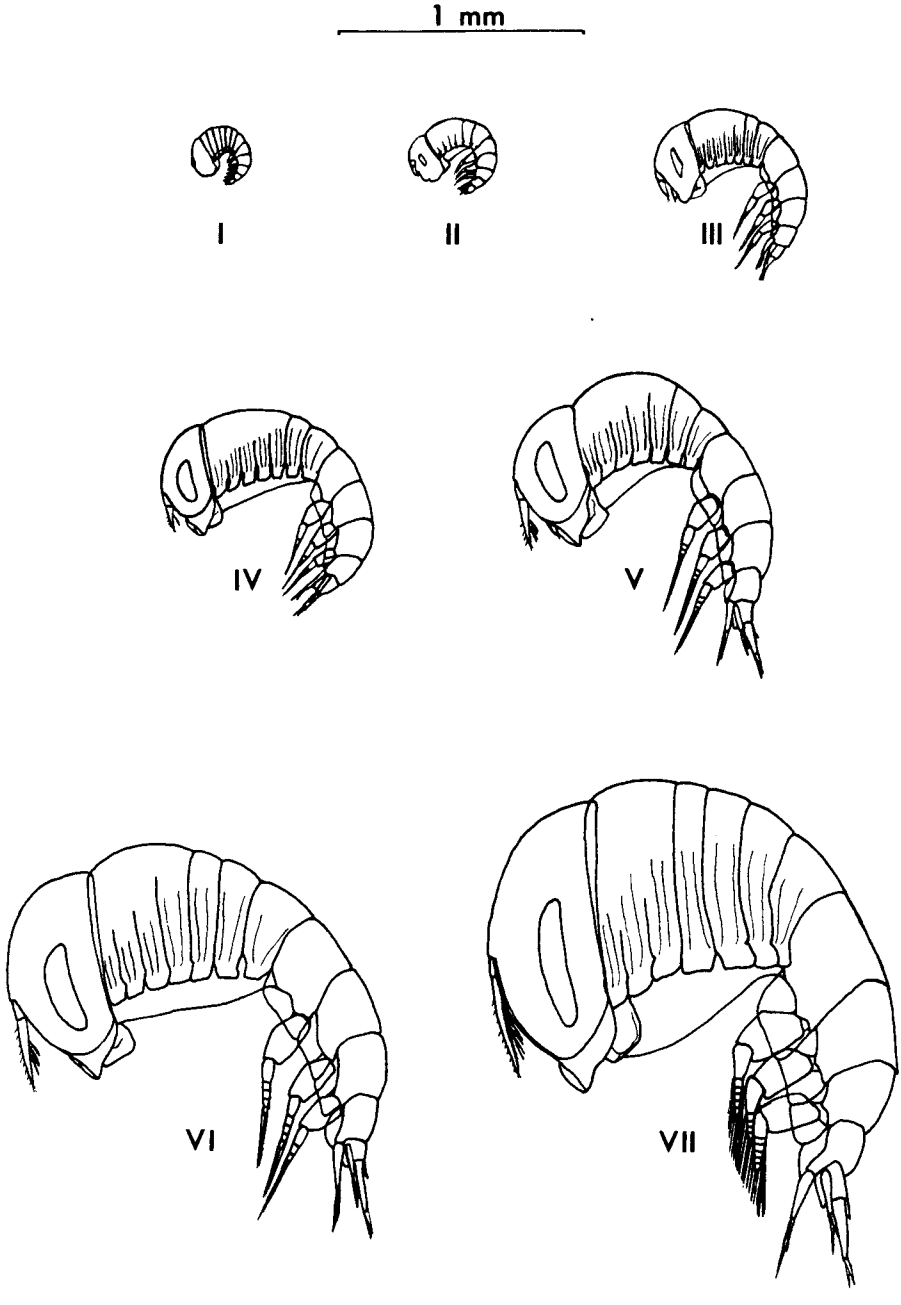


FIG. 3. — Stades « normaux » du développement d'*Hyperia schizogeneios* femelle.

Les antennes I se composent à ce stade, et à tous les suivants chez la femelle, d'un pédoncule formé d'un seul article et d'un flagellum formé également d'un seul article. Au stade IV, ce flagellum est étroit et pourvu à l'apex de trois soies terminales et au bord inférieur d'une paire de tigelles sensorielles.

Les pléopodes comprennent 3 podomères, dont chacun porte une paire de longues soies plumeuses.

Les péréiopodes sont aplatis; l'article basal s'est élargi à sa partie distale.

Le prolongement du carpe des gnathopodes I atteint le quart du propode, celui des gnathopodes II le tiers. Les propodes ne sont pas encore garnis de soies supéro-internes.

Le stade IV femelle a une durée variable, comprise entre 3 et 7 jours.

D) *Stade V femelle*

C'est le dernier stade présentant les 5 premiers péréionites soudés. La femelle mesure alors environ 1,5 mm.

Le flagellum des antennes I, un quart plus grand que le pédoncule, porte une paire de tigelles sensorielles supplémentaire.

Les oostégites sont absents.

Les branches des pléopodes sont formées de 4 podomères.

Le prolongement du carpe des gnathopodes I est un peu plus grand que le quart du propode, celui des gnathopodes II que le tiers. Les propodes des deux paires de gnathopodes sont pourvus d'une soie supéro-interne.

Le stade V femelle dure en général au moins 3 jours.

E) *Stade VI femelle*

Ce stade est caractérisé par l'*individualisation du cinquième péréionite,* ce qui réduit le nombre de segments du mésosome soudés à 4.

Il peut être considéré comme une étape de *prépuberté,* car la femelle est alors pourvue d'oostégites rudimentaires.

Elle mesure de 1,8 à 2,0 mm.

Le flagellum des antennes I, un peu plus de 2 fois plus grand que le pédoncule, est étroit et courbé vers le bas, et porte trois paires de tigelles sensorielles à son bord inférieur, et une rangée de courtes soies à son bord supérieur.

Les branches des pléopodes sont composées de 5 podomères.

Le prolongement du carpe des gnathopodes I atteint presque la moitié du propode, celui du gnathopode II la dépasse légèrement.

Ce stade dure de 2 à 5 jours et se termine par la sixième mue, qui est la *mue de puberté.*

F) *Stade VII femelle*

C'est la *femelle adulte,* dont les oostégites sont complètement développés.

Elle mesure environ 2,3 à 2,5 mm.

Un nouveau segment du mésosome s'est différencié, réduisant le nombre des péréionites soudés à 3. Ce nombre ne variera plus dans la suite du développement de la femelle.

Le flagellum des antennes I, deux fois et demie plus long que le pédoncule, porte quatre paires de tigelles sensorielles.

Les branches des pléopodes sont formées de 6 podomères.

G) *Stades femelles suivants*

La croissance d'*H. schizogeneios* est indéfinie, l'animal continuant à muer après la mue de puberté. Dans un cas favorable, nous avons pu obtenir trois mues successives chez une femelle adulte; celle-ci, au moment de sa mise en élevage, était déjà adulte (avec une taille assez grande : 3,3 mm) et portait des larves, ce qui pourrait indiquer qu'elle avait déjà mué depuis la mue de puberté. Dans plusieurs cas, nous avons obtenu deux mues postpubérales de femelles entrées en élevage bien avant la puberté. Ces mues sont séparées par un intervalle de 10 à 15 jours. Les oostégites ne régressent pas entre ces mues, contrairement à ce qui se produit chez certains Gammarides.

Comme chez *Orchestia gammarella* (CHARNIAUX-COTTON, 1957), il semble que la descente des œufs dans la cavité incubatrice ne s'accomplisse que lorsqu'il y a eu accouplement, car la cavité incubatrice des femelles adultes venant de muer est toujours vide. Les ovules, visibles à travers le tégument, dégénèrent pendant l'intermue, pour être remplacés par une nouvelle génération d'ovocytes à la mue suivante. Il nous faut signaler cependant deux cas de femelles mortes en élevage, en accomplissant leur mue de puberté, dans la cavité incubatrice desquelles nous avons trouvé deux sacs muqueux entourant la ponte de chaque ovaire, semblables à ceux décrits par LE ROUX (1933) chez les Gammarides; il est possible que la descente des ovules dans ces deux cas soit liée à cette mue anormale, la femelle n'ayant pu se dégager de son exuvie.

A chaque mue postpubérale, la femelle continue à grandir, mais l'augmentation des dimensions porte beaucoup plus sur celles de la tête que sur la longueur totale. Prenons par exemple le cas de la femelle ayant subi trois mues postpubérales, dont il a été question plus haut :

	Entrée en élevage	Après 3 mues	Accroissement
Longueur totale	3,3 mm	3,8 mm	15,2 %
Hauteur de la tête	1,30 mm	1,68 mm	29,2 %
Largeur de la tête	0,50 mm	0,75 mm	50,0 %

Le nombre de podomères n'augmente plus après la puberté, ou très peu (s'il s'était formé des demi-podomères, ceux-ci achèvent leur différenciation).

En résumé, la femelle devient adulte après 6 mues; le nombre de péréionites soudés qui était de 5 chez les plus jeunes femelles, passe à 4 puis à 3 et ne varie plus par la suite.

Nous allons maintenant reprendre le développement du mâle où nous l'avions laissé, c'est-à-dire à partir du stade IV (Fig. 4 et 5).

H) *Stade IV mâle*

Ce stade ne se différencie du stade correspondant de la femelle que par une plus grande largeur des antennes I. L'ornementation du flagellum est semblable à celle de la femelle.

Le stade IV mâle dure environ 2 jours.

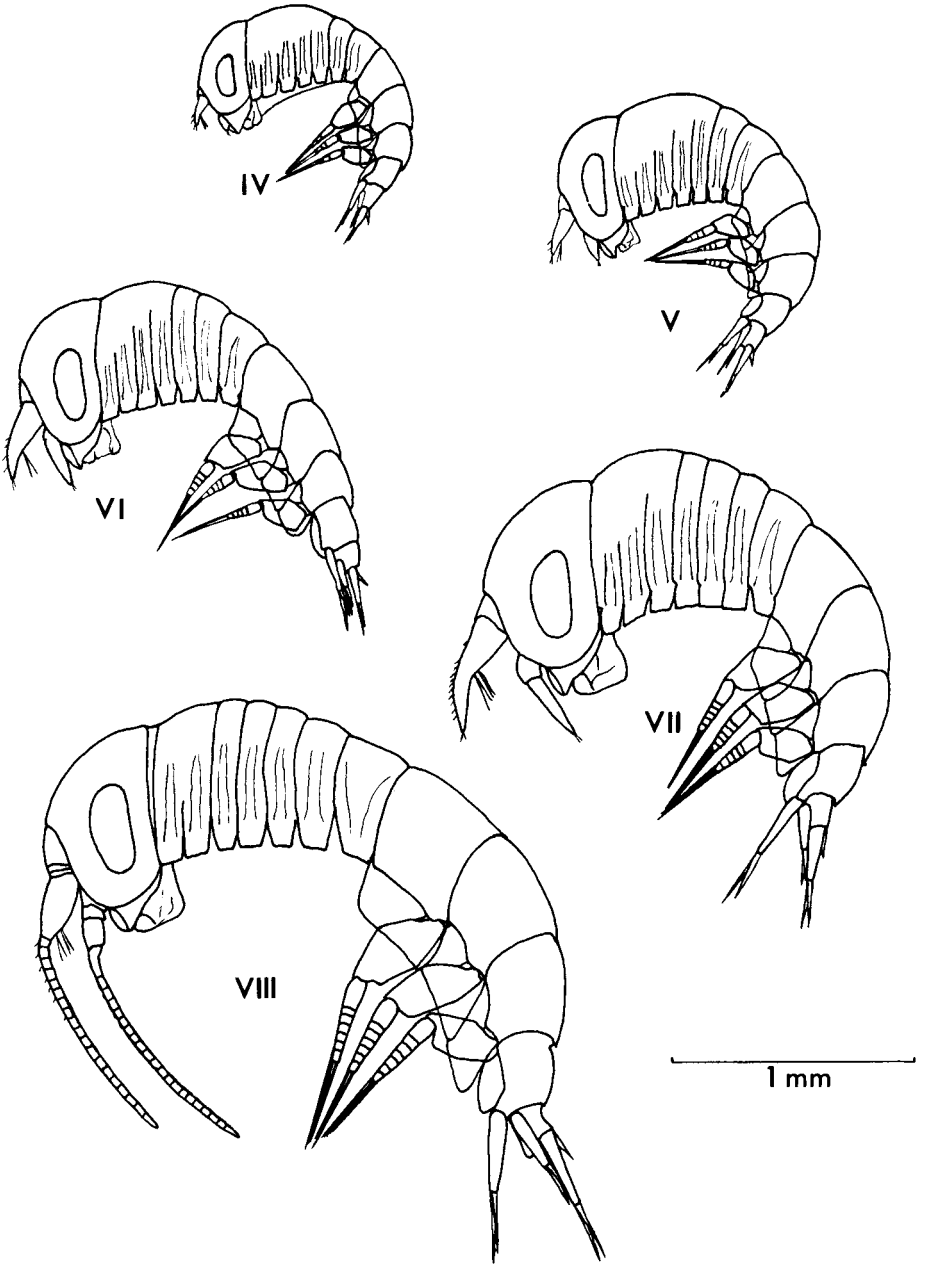


FIG. 4. — Stades « normaux » (IV à VIII) du développement d'*Hyperia schizogeneios* mâle.

I) ***Stade V mâle***

Ce stade est également assez semblable au stade V de la femelle. Comme chez celle-ci, *c'est le dernier stade comportant les 5 premiers péréionites soudés.* Les seules différences portent, comme au stade précédent, sur les antennes.

Les antennes I sont encore droites comme chez la femelle, mais beaucoup plus dilatées. Le flagellum porte 2 paires de tigelles sensorielles à son bord inférieur, quelques soies au bord supérieur et 3 soies apicales.

Les antennes II, qui sont rudimentaires chez la femelle à tous les stades, prennent de l'importance à partir de ce stade chez le mâle. Elles sont formées d'un seul article et atteignent le niveau de l'extrémité des pointes inférieures de la tête.

Ce stade dure de 3 à 5 jours environ; l'animal mesure 1,3 mm environ.

J) ***Stade VI mâle***

Le mâle à ce stade possède encore une forme peu différente de celle de la femelle, *avec les 4 premiers péréionites soudés.* La seule différence notable est toujours l'aspect des antennes.

Le flagellum des antennes I (Fig. 7) montre une double courbure, d'abord vers le haut, puis vers le bas. Une tigelle sensorielle s'est ajoutée à son bord inférieur et plusieurs soies à son bord supérieur.

Les antennes II dépassent maintenant l'extrémité des pointes de la tête d'environ 1/3 de leur propre longueur.

L'animal mesure à peu près 1,5 mm; le nombre de podomères est de 5.

Ce stade dure de 2 à 3 jours.

K) ***Stade VII mâle***

La forme de l'animal est encore assez voisine de celle de la femelle, qui, rappelons-le, est adulte à ce stade.

Les 3 premiers péréionites sont soudés, la forme générale est encore globulaire.

Les antennes I (Fig. 7) sont toujours formées de 2 articles, le flagellum gardant la double courbure du stade précédent, mais plus accentuée. Il y a maintenant 7 tigelles sensorielles au bord inférieur et une rangée de soies sur le bord supérieur.

Les antennes II dépassent largement, de la moitié de leur longueur, l'extrémité des pointes de la tête.

Ni les antennes I, ni les antennes II ne sont annelées.

L'animal mesure environ 2,0 mm et possède 6 podomères.

Ce stade dure 3 jours environ.

L) *Stade VIII mâle*

Ce stade marque une brusque discontinuité dans la croissance du mâle, qui suivait jusqu'ici une évolution comparable à celle de la femelle.

Un nouveau péréionite s'est individualisé; seuls les 2 premiers segments sont donc encore coalescents.

La partie postérieure du corps s'est considérablement développée, donnant à celui-ci une forme allongée, alors que nous avons vu que chez la femelle c'était la partie antérieure du corps qui se développait, lui donnant une forme globulaire.

Les antennes se sont métamorphosées :

— le pédoncule des antennes I (formé d'un seul article jusque-là) est maintenant composé des 3 articles typiques des Amphipodes, tandis que le flagellum se compose d'un premier article large et renflé, portant 8 tigelles sensorielles à son bord inférieur, et d'une vingtaine d'articles aussi longs que larges (Fig. 7). Les antennes I sont un peu plus longues que le mésosome;

— les antennes II sont maintenant formées d'un pédoncule de 3 articles, et d'un flagellum d'une vingtaine d'articles aussi longs que larges; elles sont un peu plus courtes que les antennes I.

Ce stade est de toute évidence une *étape de prépuberté,* les caractères sexuels secondaires n'étant pas encore totalement réalisés. Notons

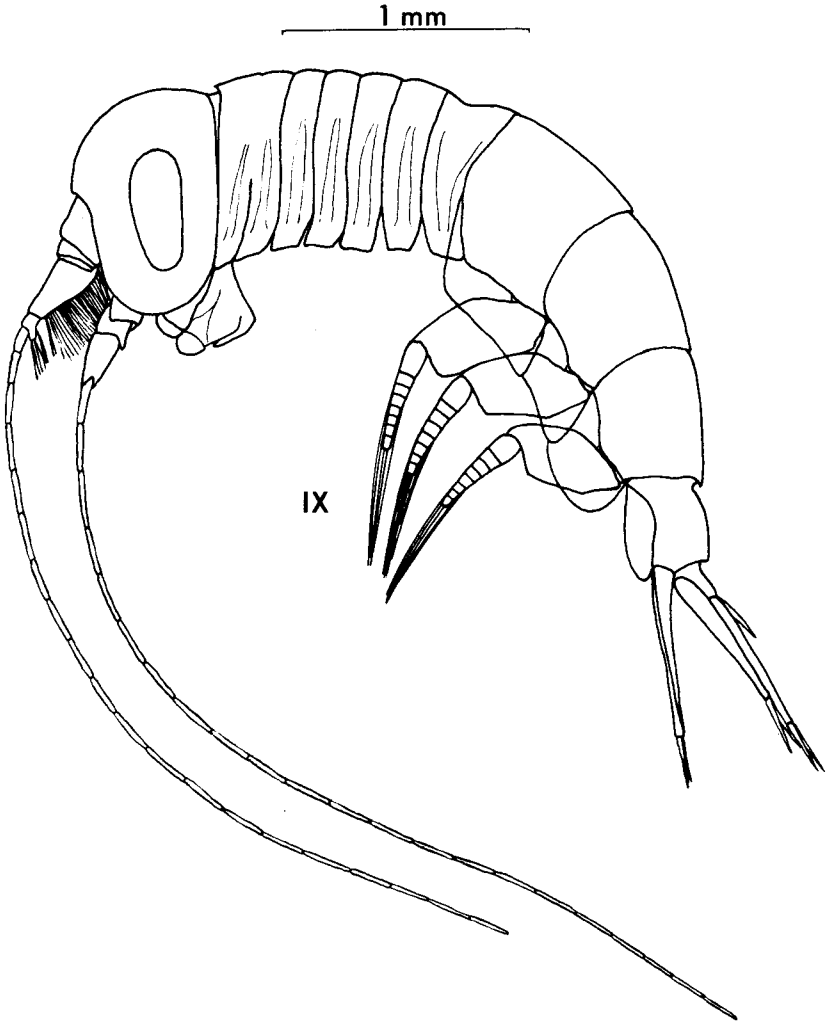


FIG. 5. — Mâle adulte d'*Hyperia schizogeneios*.

que la maturité sexuelle est déjà atteinte, car on trouve des spermatozoïdes dans les testicules, comme le montrent les préparations réalisées par la technique du « squash » au carmin.

Le mâle mesure environ 3,3 mm; les pléopodes sont composés de 7 podomères.

Ce stade dure de 3 à 5 jours; la mue qui le termine est la *mue de puberté*.

M) ***Stade IX mâle***

Le mâle est donc *adulte* à ce stade. Il mesure de 3,5 à 4,0 mm.

Les 2 premiers péréionites sont toujours soudés, mais la limite entre les deux est visible dans certaines conditions d'éclairage, ainsi que l'a déjà remarqué YANG (1960). C'est l'*Hyperia promontorii* décrit par STEBBING (1888). La partie postérieure du corps est très développée par rapport au mésosome.

Les antennes I et II sont un peu plus grandes que le corps. L'allongement des antennes I (Fig. 7) est dû d'une part à la formation de nouveaux articles (3 à 4) par la partie distale du premier article du flagellum, comme chez *Parathemisto pacifica* Stebb. (BOWMAN, 1960), le ou les articles proximaux nouvellement formés héritant des tigelles sensorielles; le premier article du flagellum est maintenant orné de deux rangées (une interne médiane et une inférieure) de nombreuses tigelles néo-formées, plus fines que les précédentes. L'accroissement de taille provient d'autre part de l'allongement de chacun des articles restants, qui deviennent 7 à 8 fois plus longs que larges.

Les pléopodes se composent de 8 podomères.

Une échancrure à bords denticulés est apparue à la base des rames des uropodes (c'est ce que KANE (1963*a*) appelle « excavate organ »); c'est un caractère sexuel secondaire des *Hyperia* mâles, ce qui, avec l'allongement des antennes, permet de dire que la puberté est atteinte. Les vésicules séminales contiennent de nombreux spermatozoïdes.

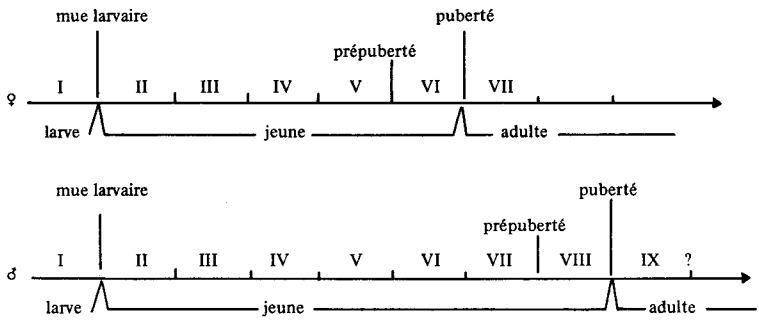
Les mâles parvenus à ce stade en élevage n'ont jamais mué par la suite, mais ceci est peut-être dû aux difficultés d'élevage plus grandes à ce moment (problème de nutrition surtout), car leur éthologie semble différente de ce qu'elle était jusque-là. Il est probable que, comme chez la femelle, l'intermue est plus long après la puberté. Un seul individu est mort 19 jours après le début du stade IX sans muer, les autres ont vécu moins longtemps.

Nous résumerons le développement du mâle en disant que ce dernier passe d'abord par des stades dont la forme générale diffère peu de ceux de la femelle, à l'exception des antennes. *Mais alors que les différenciations de la femelle s'arrêtent au stade à 3 péréionites soudés,*

le mâle subit encore 2 mues (mue de prépuberté et mue de puberté) qui vont lui permettre de différencier un nouveau péréionite et d'acquérir une forme allongée, après être passé par la forme globulaire de la femelle.

Celle-ci a donc en quelque sorte son développement brusquement ralenti au stade VII, ce qui vient peut-être de ce que les synthèses sont alors surtout dirigées vers la vitellogenèse plutôt que vers de nouvelles différenciations morphologiques.

Pour résumer ce chapitre, nous pouvons schématiser ainsi le développement « normal » d'*Hyperia schizogeneios :*



V. — LES VARIATIONS INDIVIDUELLES

1) Étendue

Le développement de chaque individu ne suit jamais exactement le cours que nous venons d'indiquer.

La différenciation des péréionites est souvent plus poussée (une ligne de suture, sans membrane articulaire, délimite déjà un nouveau segment) que celle du stade « normal » correspondant. De même les antennes et les pléopodes peuvent être plus ou moins différenciés que dans le stade théorique. Enfin il y a parfois dédoublement d'un ou plusieurs stades, c'est-à-dire que la mue donne naissance à un stade très peu différent du précédent (seulement une légère augmentation de taille; quelques articles nouveaux peuvent s'ajouter aux antennes

ou aux pléopodes). Nous appellerons ces stades : « stades répétés », et les stades plus ou moins avancés que les stades théoriques : stades « avancés » et « imparfaits ».

Il faut souligner que les stades avancés peuvent l'être par leurs antennes, leurs péréionites ou leurs pléopodes indifféremment, suivant les individus. La figure 6 donne une exemple de stade avancé.

Les variations affectent aussi les proportions des différentes parties du corps de l'animal. Deux individus réalisent rarement le même stade avec les mêmes proportions, et à plus forte raison deux individus qui ont eu des développements différents (plusieurs stades répétés chez l'un, des stades avancés chez l'autre) sont distincts par leur taille et leurs proportions lorsqu'on compare deux étapes correspondantes.

Enfin les avances ou les retards dans la différenciation des organes par rapport aux stades « normaux » peuvent être perdus ou rattrapés à la mue suivante, ou après plusieurs mues. Ainsi un mâle dont les antennes sont plus différenciées que celle du stade normal n'a pas obligatoirement des antennes avancées au stade suivant.

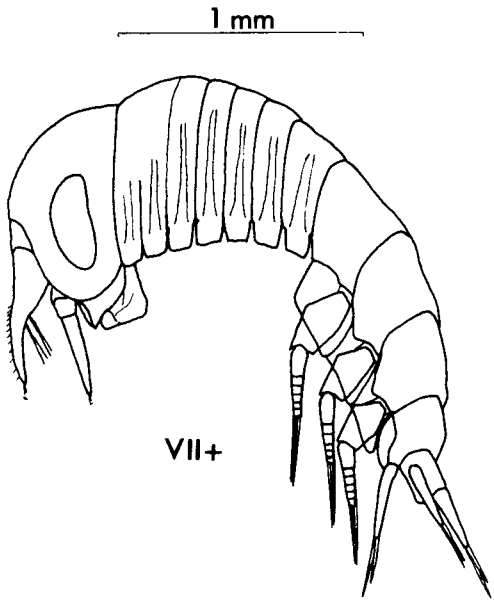


FIG. 6. — Un stade VII avancé d'*Hyperia schizogeneios* mâle.
On pourra comparer cette figure avec celles des stades VII et VIII « normaux » (Fig. 4). Les antennes sont plus grandes qu'au stade VII, mais les différenciations caractéristiques du stade VIII ne sont pas présentes (le pédoncule des antennes II possède cependant un article supplémentaire) ; une ligne de suture individualise déjà le troisième péréionite.

2) Origine

A) *Étude du nombre de podomères*

Pour connaître plus en détail les modalités de ces variations individuelles, nous allons prendre le cas particulier des pléopodes.

Une étude de la différenciation des pléopodes chez *Parathemisto gaudichaudii* (Guér.) a déjà été menée par KANE (1963*a*), sur du matériel fixé. Le nombre de podomères augmente avec la taille de l'animal, à raison, semble-t-il, d'un par mue pour l'exopodite de la première paire de pléopodes. La croissance de l'endopodite paraît moins régulière. KANE a pu observer quelque temps après (1963*b*) une mue d'un individu de *Parathemisto gracilipes* Norman et dénombrer les podomères. Elle a ainsi constaté qu'un nouveau podomère s'ajoutait à l'exopodite des trois paires de pléopodes, mais que seul l'endopodite de Pl_1 gagnait un podomère, tandis que celui de Pl_2 n'en acquérait qu'un demi et celui de Pl_3 restait dans le même état.

Nous avons suivi l'évolution du nombre de podomères des trois paires de pléopodes pendant la croissance de 20 *Hyperia schizogeneios*, en utilisant les exuvies; de nombreux individus à différents stades ont été également examinés. On peut tirer de cette étude les conclusions suivantes :

a — Si en général l'exopodite gagne un podomère à chaque mue, il peut dans certains cas en gagner deux, ou bien aucun, ou parfois un demi (la segmentation n'intéressant que la moitié de la rame, avec différenciation d'une seule soie). Dans une même paire de pléopodes, l'exopodite droit peut augmenter d'un podomère sans que le gauche en fasse autant, et inversement.

Les différenciations de l'exopodite ne se font donc pas aussi régulièrement que le supposait KANE (1963*a*). Le nombre de podomères de l'exopodite ne peut servir à déterminer exactement le rang de la mue.

b — Les gains de l'endopodite sont au plus égaux à ceux de l'exopodite; si une seule rame gagne un podomère, c'est toujours l'exo-

podite. Dans ce cas l'inégalité des deux rames persiste. Il existe cependant une exception à cette règle : chez la femelle le nombre de podomères des exopodites n'augmente plus après la puberté (le maximum observé est de 7, après plusieurs mues postpubérales), tandis que la différenciation des endopodites peut continuer jusqu'à rattraper leur retard éventuel.

Après le même nombre de mues deux individus n'ont donc pas toujours le même nombre de podomères, de même qu'ils ne sont pas obligatoirement au même stade, s'il y a eu intercalation de stades répétés. Nous avons vu également que les tailles atteintes sont souvent différentes. Tout ceci explique la large gamme de tailles correspondant à un nombre donné de podomères qu'on trouve dans le graphique de KANE (1963*a*), et que toutes ces tailles se chevauchent largement. Cet éventail est d'ailleurs d'autant plus large que la taille augmente, les différents retards et accélérations pouvant s'additionner à chaque nouvelle mue.

c — Les constatations précédentes s'appliquent aux trois paires de pléopodes. On peut alors se demander s'il existe un synchronisme ou au contraire un gradient dans la différenciation des trois paires. L'observation de KANE (1963*b*) fait penser à un gradient antéro-postérieur pour l'endopodite.

Mais nos observations, plus nombreuses, montrent que ce cas particulier ne peut être généralisé. Les gains de podomères de l'exopodite et de l'endopodite se produisent de façon imprévisible sur n'importe laquelle des trois paires, à chacune des mues.

Ce résultat est important, car on retrouve ici les constatations déjà faites à propos des antennes et des péréionites : il n'y a aucun ordre d'apparition des nouvelles différenciations; tantôt la segmentation des antennes est en avance sur celle des péréionites, tantôt elle est en retard, ou bien les deux se différencient simultanément.

B) *Cause de ces variations*

La différenciation d'un nouvel article se prépare avant la mue, sous la cuticule. Prenons par exemple le cas des antennes I du mâle : leur forme chez l'adulte, bien différente de ce qu'elle était chez le

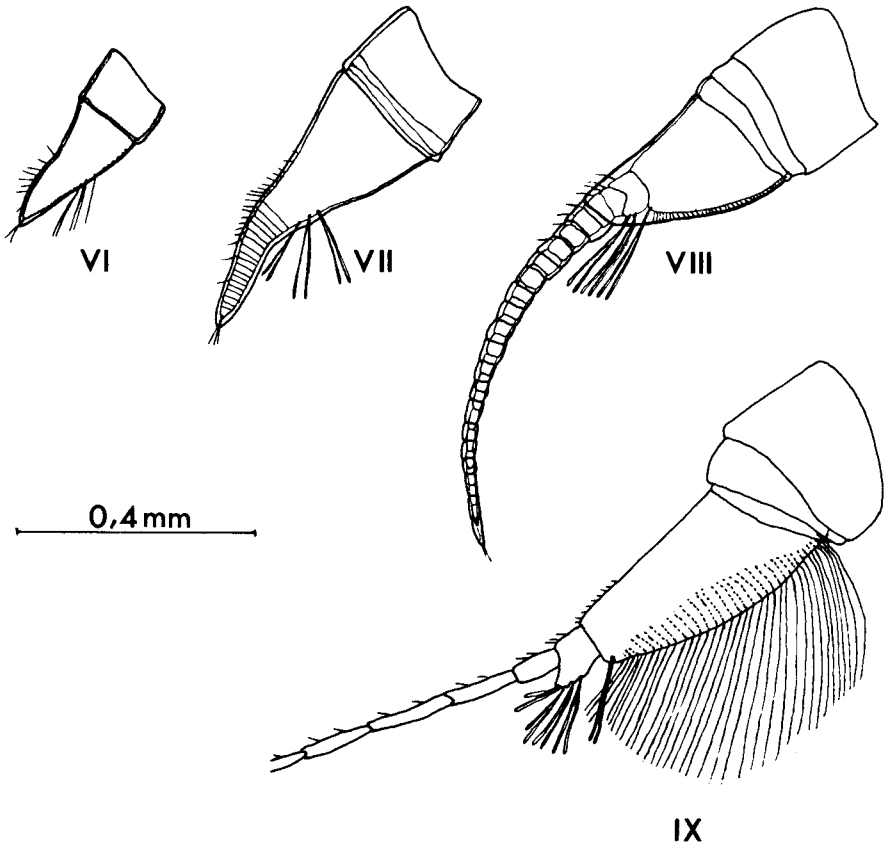


FIG. 7. — Evolution des antennes I du mâle pendant les stades VI à IX du développement. Les antennes des stades VI à VIII ont été disséquées pendant l'étape D du cycle d'intermue; on distingue chaque fois la forme de l'antenne du stade suivant en préparation sous la cuticule.

jeune, se réalise non pas par un simple accroissement, mais par étapes. Chaque étape se prépare sous la cuticule de l'étape précédente. Ainsi la forme caractéristique des antennes du stade VIII est déjà visible — à partir de l'étape D du cycle d'intermue — sous la cuticule du stade VII, celle du stade IX sous la cuticule du stade VIII (Fig. 7). On comprend que les antennes du stade IX ne peuvent pas se préparer à l'intérieur de celles du stade VII, car leurs formes diffèrent trop. Il y a donc un nombre minimum d'étapes, et c'est pourquoi on peut affirmer qu'*Hyperia schizogeneios* ne peut acquérir la forme adulte qu'après un minimum de 8 mues pour le mâle et de 6 mues pour la femelle.

La forme caractéristique de chaque stade oppose ainsi une limite supérieure à la différenciation du nouvel organe. La limite inférieure étant constituée par la forme de l'organe elle-même (c'est-à-dire qu'aucune différenciation nouvelle ne se produit), on voit qu'entre ces deux limites il existe une certaine gamme de possibilités. Nous avons vu que dans le cas des podomères par exemple, la limite supérieure est de deux (à chaque mue, deux nouveaux podomères au maximum peuvent se former à l'intérieur de l'article proximal), mais il peut ne s'en former qu'un et demi, un, un demi ou aucun. Le même phénomène existe pour les antennes, où le nombre d'articles formés peut varier entre deux limites. Il nous faut comprendre pourquoi, entre ces limites, ce nombre n'est pas le même pour chaque individu.

Le mécanisme de ces variations doit être recherché au niveau de l'épiderme. Si aucune mitose ne s'y produisait pendant l'intermue, il n'y aurait ni accroissement de taille ni nouvelles différenciations. Lorsqu'un certain nombre de mitoses se produisent, elles vont augmenter la surface du nouvel épiderme, qui se trouvera donc plissé sous chaque segment de l'ancienne cuticule. Après l'exuviation et l'absorption d'eau, chaque nouveau segment sera plus grand. Si le nombre de mitoses est plus important, elles pourront alimenter de nouvelles constrictions de l'épiderme. En d'autres termes, une fois la croissance maximum de l'organe assurée, les matériaux encore disponibles servent à produire les différenciations nouvelles. Il y a donc un *seuil* à partir duquel commencent ces différenciations. Si ce seuil (qui correspond sans doute à une certaine quantité de substances mises en réserve dans l'hépatopancréas pendant l'intermue) n'est pas atteint, on obtient un stade « répété ». Quand le seuil est atteint, plus il y a de substances disponibles, plus la différenciation est poussée. Les cas de formation de demi-podomères, que nous avons vus plus haut, correspondent ainsi à une quantité de substances de réserve un peu au-dessus du seuil. On voit donc que les variations individuelles dans la différenciation proviennent de la quantité plus ou moins grande de réserves emmagasinées pendant l'intermue.

C) *Mise en évidence expérimentale*

Selon l'hypothèse que nous venons d'exposer, les différences entre les stades réalisés tiennent en dernière analyse à une alimentation

différente pendant l'intermue. Il est malheureusement impossible, en raison de la biologie de l'animal, de contrôler expérimentalement la quantité de nourriture qu'il absorbe. Comme nous le montrerons ultérieurement, *Hyperia schizogeneios* mange les proies capturées par son hôte, ou les tissus de l'hôte si les proies viennent à manquer. Ainsi l'alimentation de chaque individu est essentiellement variable. A défaut de pouvoir étudier l'effet de différentes quantités de nourriture, nous pouvons garder les autres conditions constantes et voir si des variations individuelles se produisent avec seulement une alimentation variable.

Nous emploierons les bacs individuels décrits plus haut, plongés dans un même « bain-marie » de refroidissement. Afin d'éliminer l'influence possible de races locales distinctes, d'erreurs de détermination et de facteurs non contrôlés intervenus avant la capture, ce sont *les larves protopléon présentes dans la cavité incubatrice d'une seule femelle d'Hyperia schizogeneios qui seront élevées* lors de chaque expérience.

Ces femelles portant des larves sont très rares dans le plancton. Il faut de plus disposer au moment de leur capture d'un nombre suffisant de *Phialidium*, et pouvoir les renouveler au cours de l'expérience. Malgré ces limitations, nous avons pu réaliser un petit nombre d'expériences de ce type, qui montrent sans ambiguïté la réalité de ces variations.

Comme la femelle dépose généralement plusieurs larves à la suite sur un *Phialidium*, sans qu'il soit possible de la retirer entre chaque ponte, on procède de la façon suivante. On laisse la femelle déposer sur le même *Phialidium* un nombre de larves suffisant pour l'expérience; la méduse est ensuite soigneusement découpée avec des aiguilles montées, de façon à isoler chaque larve, cramponnée à un petit morceau de tissu ombrellaire. Le morceau de tissu avec la larve est ensuite pipeté et déposé sur un nouveau *Phialidium*, préalablement isolé dans chaque cristallisoir numéroté. La larve, très mobile, quitte rapidement le morceau de tissu pour s'accrocher à l'ombrelle de l'hôte.

Lorsque chaque *Phialidium* est pourvu d'une larve, s'il y a lieu on tire au sort les « témoins » et les « traitements ». Les cristallisoirs sont alors déposés dans le même bain-marie de refroidissement sur une ou deux lignes, en faisant alterner témoins et traitements. C'est toujours dans cet ordre qu'on s'occupera des bacs par la suite (examen, changement d'eau, nourriture, mesures) afin d'éviter de traiter une série différemment de l'autre.

La figure 8 montre le déroulement d'un premier élevage de trois larves A, B et C, ayant donné des mâles, pondues par la même femelle.

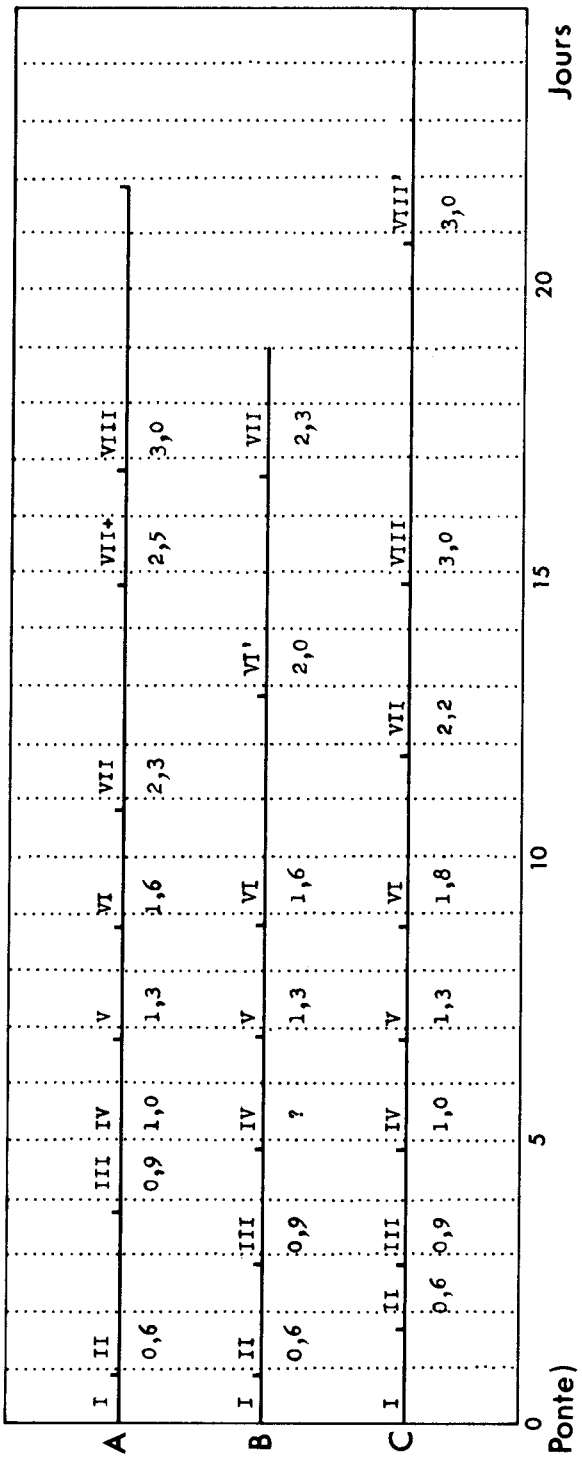


FIG. 8. — Développement de 3 larves (mâles) d'*Hyperia schizogeneios* provenant de la même femelle.
Les repères verticaux indiquent la date des mues, les chiffres arabes la taille de l'animal en mm, les chiffres romains les stades réalisés.
VII + = stade VII avancé; VI' = stade VI répété. Explications dans le texte.

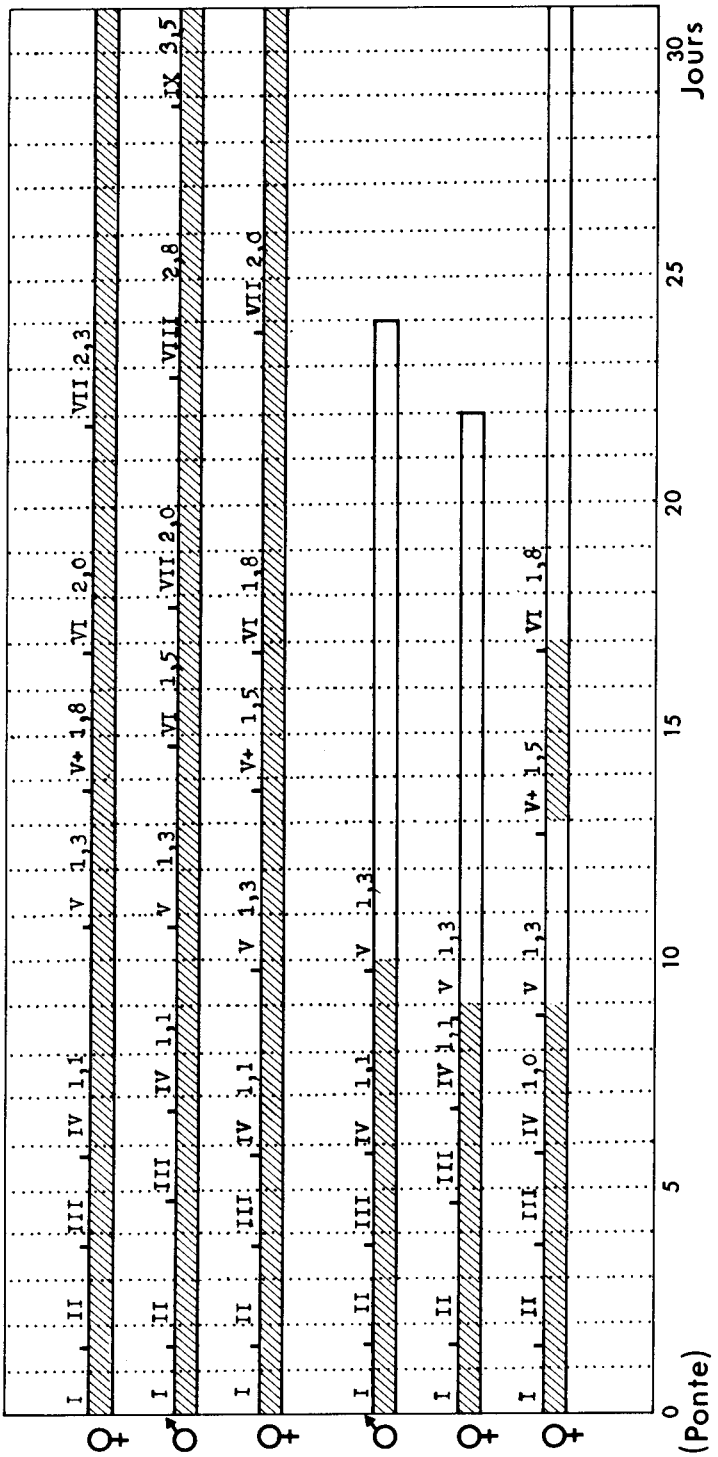


Fig. 9 — Développement de 6 larves provenant de la même femelle.
▨ avec hôte et nourriture; ▭ sans hôte ni nourriture.
Autres symboles comme pour la figure 8.

On constate que les dates des mues sont variables selon les individus, ainsi que les stades réalisés (un stade VII avancé chez la larve A, un stade VI répété chez B, un stade VIII répété chez C) et la taille de chacun d'eux.

Or ces trois mâles sont élevés dans les mêmes conditions de température (les bacs sont refroidis dans le même bain-marie), de salinité (c'est l'eau de la même prise qui est utilisée) et d'éclairement. Seules les conditions de nutrition sont variables.

Une deuxième série d'élevages est schématisée dans la figure 9. Dans cette expérience, 6 larves provenant d'une même femelle ont été élevées dans des conditions identiques, avec des *Artemia* en abondance, jusqu'au stade IV inclus. Peu de temps après la mue qui termine ce stade, 3 d'entre elles (qui avait été désignées par tirage au sort au début de l'expérience) ont été privées d'hôte et de nourriture. Pour éviter que ces *Hyperia* sans hôte ne se collent en surface, on les emprisonne dans un borrel renversé sur le bac d'élevage, dans lequel on a fait monter l'eau en aspirant l'air résiduel avec un tube fin (cathéter).

Le développement des trois témoins (deux femelles et un mâle) élevés sur un *Phialidium* nourri d'*Artemia*, donc dans des conditions de nutrition légèrement variables, montre quelques variations individuelles, bien que les stades réalisés par les deux femelles soient les mêmes, avec des tailles différentes cependant.

Le sort des trois individus (deux femelles et un mâle) privés d'hôte et de nourriture est différent. Deux d'entre eux (une femelle et un mâle) ne muent plus et finissent par mourir au bout d'une longue période (les deux femelles témoins sont déjà adultes lorsque la femelle privée de nourriture meurt, sans avoir mué). Ceci indique que, comme chez les Décapodes, la sécrétion de l'hormone de mue n'est pas automatique, mais est sous le contrôle du système nerveux central. La femelle restante a mué quand même, après un temps égal à celui des femelles témoins; le stade réalisé est peu avancé, mais ceux des témoins ne le sont pas plus. Cela ne peut s'expliquer que si cette femelle a pu prendre suffisamment de nourriture entre la mue et son isolement dans le borrel. Cette éventualité est possible car les bacs

n'ont été visités que toutes les 24 heures. D'ailleurs une nouvelle privation d'hôte et de nourriture, après la mue suivante, a empêché cette femelle de muer jusqu'à la fin de l'expérience, comme les deux autres. C'est donc bien la nourriture prise pendant le *dernier* intermue qui détermine le stade réalisé.

Pour la troisième série d'élevages (Fig. 10), nous utiliserons une partie de l'expérience sur l'action de la température qui sera exposée plus loin. La série de larves élevées à 18° (provenant de la même femelle) montre des variations individuelles, alors que ces animaux sont soumis seulement à des conditions de nutrition variables. Si l'on compare le développement des trois femelles, on constate que l'une présente une série « normale » de stades, une autre un développement avec un stade VI répété, alors que la troisième, qui a eu peu de contacts survenue lors de la quatrième mue rendant l'accrochage difficile), a répété deux fois celui-ci.

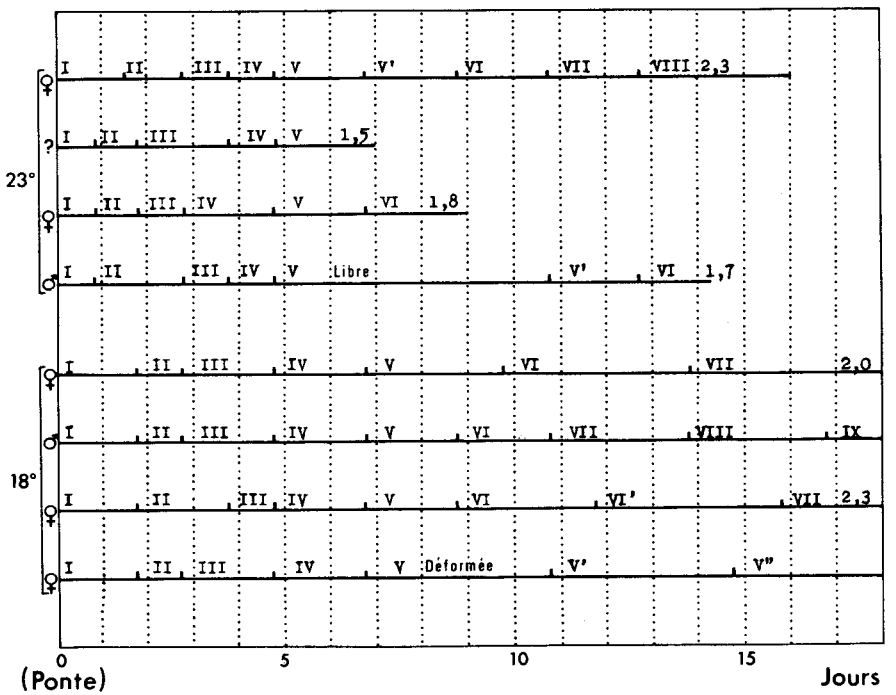


FIG. 10. — Développement comparé, à 18° et 23°, de 8 larves provenant de la même femelle. Mêmes symboles que pour la figure 8.

En plus de ces trois séries, réalisées chacune à partir de la ponte d'une femelle, nous avons effectué de nombreux élevages d'individus prélevés, à des stades variés, dans les pêches régulières de plancton. Plus de 60 individus ont ainsi mué au laboratoire, très souvent plusieurs fois.

Ces élevages nous ont montré que *les variations individuelles sont présentes à tous les stades du développement et chez les deux sexes.*

Ces variations ne traduisent pas l'existence de races locales ou d'écotypes dont le développement particulier (présence de stades « avancés » par exemple) serait le reflet de certaines conditions hydrologiques, car elles se trouvent même parmi les individus d'une seule portée, élevés dans des conditions physico-chimiques identiques.

La température de l'eau, si elle n'intervient pas dans la production des variations individuelles, joue cependant un rôle important pendant le développement.

VI. — INFLUENCE DE LA TEMPÉRATURE SUR LA DURÉE DU DÉVELOPPEMENT

La connaissance de la durée du développement présente, du point de vue de l'écologie, un intérêt certain. Les données que l'on possède pour les Hypérides résultent d'évaluations, obtenues de façon indirecte, faute d'élevages. Le développement au laboratoire, malgré les erreurs qu'il entraîne peut-être (nourriture différente, espace réduit), apporte des résultats beaucoup plus sûrs, qui peuvent servir de point de comparaison pour l'étude des cycles biologiques. Les difficultés de capture et d'élevage d'*Hyperia schizogeneios* ne permettent pas une expérimentation sur une grande échelle, aussi avons-nous essayé d'exploiter au mieux les données souvent éparses dont nous disposions.

Nous avons d'abord porté sur un graphique (Fig. 11) la durée du développement en fonction de la température de toutes les larves que nous avons pu élever jusqu'au stade VII. Dans ces conditions la détermination spécifique de chaque individu est certaine (ils ont tous été pondus au laboratoire par une femelle d'*Hyperia schizogeneios*)

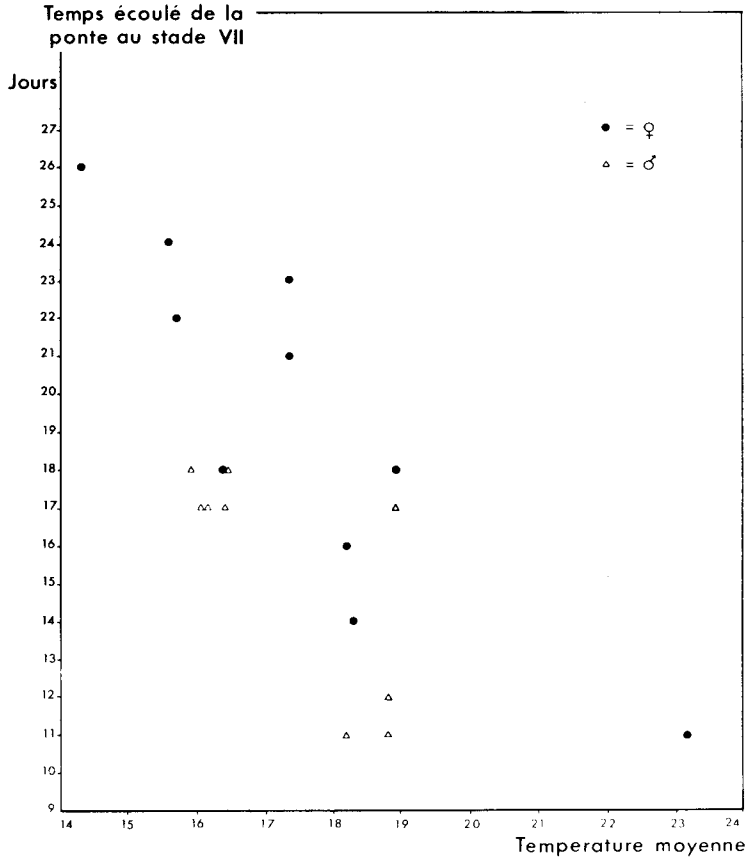


FIG. 11. — Influence de la température sur la durée du développement d'*Hyperia schizogeneios.*

et la durée du développement dans son ensemble est connue. Ces développements ont été réalisés à diverses époques de l'année pendant deux ans, à des températures (de 14° à 24°) qui couvrent à peu près la gamme que montrent les eaux de la rade de Villefranche.

On ne peut pas s'attendre à une grande précision, car les temps de développement ne sont connus qu'à un jour près et les conditions de nutrition variables. On ne devra donc considérer les chiffres obtenus que comme un ordre de grandeur.

La température portée en abscisse est la moyenne des températures journalières de l'eau pendant le développement; nous avons pu vérifier, avec un thermomètre enregistreur, que la température des bacs plongés dans le bain-marie est relativement constante, l'amplitude des variations ne dépassant pas 1°.

En ordonnée figure le temps écoulé de la ponte au début du stade VII, en jours. Nous avons vu que pour la femelle, ce temps correspond à la mue de puberté, alors que le mâle doit encore passer par deux stades avant d'y parvenir. Nous n'avons pas porté sur le graphique le temps mis par le mâle pour parvenir à la mue de puberté, car nous n'avons réussi à élever qu'un petit nombre de mâles jusqu'à ce stade.

Le graphique montre que plus la température est élevée, plus le développement est court. Les coefficients de corrélation sont : $r = -0{,}862$ pour les femelles et $r = -0{,}751$ pour les mâles. Ces valeurs élevées sont obtenues à partir d'un petit nombre de mesures, mais la méthode de la « corrélation transformée » (exposée par VESSEREAU, 1960), indiquée dans ce cas, montre que les deux valeurs sont significatives.

Ce résultat n'est pas surprenant. Il est plus intéressant de noter que l'accélération du développement avec la température est rapide (26 jours à 14°, contre 11 jours seulement à 23°) et que le développement d'*Hyperia schizogeneios* est remarquablement court. On peut comparer cette durée avec celles obtenues de façon indirecte (au moyen des pourcentages des différentes classes de tailles dans les pêches de plancton) par divers auteurs pour des espèces de la même famille.

BOWMAN (1960) trouve quelques mois, ou moins, pour *Parathemisto pacifica,* qui vit à des latitudes plus élevées. DUNBAR (1957) propose 18 mois à 2 ans pour *P. libellula,* et BOGOROV (1940) met en évidence un cycle de 2 ans pour *P. abyssorum,* ces deux espèces étant à répartition arctique. On sait, ainsi que le rappelle DUNBAR (1957), que les poïkilothermes marins des eaux chaudes parviennent plus rapidement à maturité que ceux des eaux froides.

Cette durée très brève du développement permet à *Hyperia schizogeneios* d'accomplir toute sa croissance sur la même méduse.

Le graphique de la figure 11 montre également que les mâles parviennent plus rapidement au stade VII que les femelles. Comme nous l'avons vu le stade VII du mâle n'est pas le stade adulte. Le décalage entre les deux courbes correspond aux deux stades qu'il lui reste à accomplir. Nos élevages ont montré en effet que mâles et femelles deviennent adultes en même temps.

Les durées de développement qui ont été portées sur le graphique sont celles d'individus provenant de coups de filets effectués à diffé-

rentes époques de l'année. Les animaux élevés à des températures supérieures à 18° proviennent de femelles pêchées en mars (1964 et 1965), ceux élevés à des températures plus basses, de femelles pêchées en février (1964 et 1965). Les animaux pêchés au printemps pourraient appartenir à une race à développement rapide, adaptée à des eaux plus chaudes, et ceux d'hiver à une race à développement plus long. C'est pourquoi nous avons élevé à des températures différentes (18° et 23°) des larves provenant d'une même portée. Nous aurons de plus ainsi une démonstration directe de l'influence de la température.

Huit larves pondues par une même femelle ont été isolées, chacune sur un *Phialidium*, puis quatre d'entre elles, tirées au sort, ont été placées dans un bain-marie à 18°, et les quatre autres dans un bain-marie à 23°. Les huit *Phialidium* sont nourris avec approximativement la même quantité d'*Artemia*. Le schéma des développements a été donné figure 10.

Les animaux n'ont été dans des conditions comparables que jusqu'au stade V. Au-delà, certains (3 sur 4 parmi ceux élevés à 23°, 1 sur 4 parmi ceux élevés à 18°) ont quitté leur hôte et se sont collés en surface où ils ont mué et sont restés déformés par la suite. La première partie du développement, normale, suffit pour montrer des différences notables : les quatre animaux élevés à 18° ont mis 7 jours pour atteindre le stade V, alors que ceux élevés à 23° sont tous parvenus à ce stade en 5 jours. L'accélération du développement est également nette pour la pigmentation des yeux : à 18° la pigmentation apparaît chez toutes les larves le troisième jour, prend la forme d'un triangle allongé le quatrième jour et d'un triangle échancré à la base le cinquième jour; alors qu'à 23° les yeux se pigmentent dès le deuxième jour, sont en forme de triangle allongé le troisième jour et de triangle échancré le quatrième jour.

Cette expérience montre également que le stade VI est atteint en même temps par le mâle et par la femelle. Le développement plus rapide du mâle, que l'on constate dans la figure 11, ne provient donc que de la réalisation plus précoce du stade VII chez ce dernier.

VII. — SYSTÉMATIQUE

1) Synonymie

PIRLOT (1939), qui a été suivi par plusieurs auteurs, assimilait à une même espèce *Hyperia schizogeneios, H. promontorii, H. zebui* et *H. dysschistus* Stebbing, *H. mediterranea* (Costa), *H. bengalensis* (Giles), *H. hydrocephala* et *H. macrophthalma* Vosseler, *H. gilesi, H. latissima* et *H. thoracica* Bovallius, et *Themistella steenstrupi* Bovallius.

Seule l'assimilation de *H. promontorii,* qui est la forme mâle d'*H. schizogeneios* comme l'a montré STEPHENSEN (1924), et de *H. zebui,* qui n'en diffère que par quelques détails, est justifiée.

YANG (1960) a redécrit, et distingué d'*H. schizogeneios, H. macrophthalma* Voss. Il est probable que *H. hydrocephala* est synonyme de ce dernier comme le pense STEPHENSEN (1924).

Nous ne suivrons par CHEVREUX et FAGE (1925), qui mettent ces deux espèces en synonymie avec *H. latissima* Bov. En effet nous avons trouvé à Villefranche plusieurs femelles adultes dont les 4 premiers péréionites sont soudés, qui coïncident parfaitement avec les descriptions de BOVALLIUS (1889) et CHEVREUX et FAGE (1925) d'*H. latissima;* elles montrent par contre des différences notables avec l'*H. macrophthalma* redécrit par YANG (1960). Nous pensons qu'*H. latissima* est une espèce valide, mais nous attendons pour en avoir la certitude de disposer de mâles adultes, obtenus si possible en élevage.

Les différents stades d'*H. schizogeneios* que nous avons décrits ne correspondent pas à *H. dysschistus* Stebb. Cette forme pourrait bien être synonyme d'*H. atlantica* Voss. (comparer notamment avec la figure de la femelle jeune donnée par YANG, 1960).

Themistella steenstrupi, qui est sans doute un *Hyperia,* et qui n'a jamais été revue depuis sa description par BOVALLIUS (1889), est bien distincte d'*H. schizogeneios,* en particulier par la forme de l'urosome et du telson.

H. thoracica Bov., dont il serait utile de faire une redescription, est certainement aussi une espèce différente.

Il reste *H. mediterranea* (Costa), qui est un nom qui n'a aucune valeur car la diagnose de Costa (1865) est trop insuffisante (1). On devrait dans l'intérêt général abandonner la dénomination de *mediterranea,* ainsi que celles d'*H. minuta* (dont il n'existe même pas de description) et d'*H. fera* (Dana). Notons au passage que l'*H. agilis* Dana est sans doute une *Vibilia,* comme le font supposer la forme des antennes, des yeux, du septième péréiopode, et l'association avec les Salpes.

Enfin le cas d'*H. bengalensis* nous retiendra plus longtemps, car c'est le nom qui a priorité dans la synonymie de Pirlot. La description de Giles (1887), si elle est beaucoup plus complète que celles dont nous venons de parler, contient des erreurs (par exemple, ainsi que le fait remarquer Bovallius, 1889, le telson est mal observé). D'autre part les points qui ont aujourd'hui une importance décisive dans la systématique des *Hyperia* sont imprécis (soudure des péréionites, forme des péréiopodes). Yang (1960) montre que, si l'on considère le nombre de péréionites soudés, *H. macrophthalma* mâle (2 péréionites soudés) n'est pas identique au mâle d'*H. bengalensis* (tous les péréionites libres). Mais si Giles a dessiné tous les péréionites distincts dans sa figure du mâle adulte, il dit dans le texte que les 5 premiers segments sont difficiles à distinguer (« the junctions of the terga of the first 5 thoracic segments (...) being hard to make out »). De plus il dit de sa figure du mâle jeune (dans laquelle les 5 premiers péréionites sont soudés) qu'elle concorde avec sa figure du mâle adulte pour toutes les particularités essentielles, excepté le développement moindre du flagelle des antennes. Il n'est donc pas certain que tous les péréionites du mâle adulte d'*H. bengalensis* soient distincts.

Quoi qu'il en soit, le stade VIII du mâle d'*H. schizogeneios,* qui correspond au mâle jeune dessiné par Giles, possède ses deux pre-

(1) Contrairement à l'opinion de Chevreux (1900) nous pensons que, même si on retrouvait le « type » de Costa et qu'il s'avérait qu'il soit semblable à *H. schizogeneios,* le nom de *mediterranea* n'aurait aucune priorité. C'est le premier auteur qui a donné une description suffisamment précise pour permettre d'identifier l'animal qui a priorité, et non le premier qui a mis l'animal dans du formol.

miers péréionites soudés, et non pas ses cinq premiers, ce qui ne peut être mis sur le compte des variations individuelles. La femelle adulte d'*H. schizogeneios* comporte trois segments soudés et non pas cinq comme celle de GILES. Il semble donc que *H. bengalensis* soit une espèce distincte d'*H. schizogeneios*. Pour préciser ses caractères, le recours au type serait indispensable; selon GILES (1887), les spécimens utilisés ont été déposés à l'Indian Museum de Calcutta. Le Directeur de cette institution nous a obligeamment fait savoir que le matériel de GILES ne figurait pas dans les collections du Museum. Dans ces conditions il paraît préférable d'abandonner le nom de *bengalensis*.

2) Le sous-genre *Parahyperia*

VOSSELER (1901) avait suggéré que les *Hyperia* dont les femelles ne possédaient pas de palpe mandibulaire (c'est le cas d'*H. schizogeneios*) pourraient être réunies dans un sous-genre particulier. Cette idée a été reprise par BOWMAN (1953, non publié, cité par YANG, 1960) qui crée le sous-genre *Parahyperia*, avec la diagnose suivante :

« Palpe mandibulaire absent chez la femelle. Un certain nombre de péréionites soudés. Pédoncule des antennes I formé d'un seul segment. Antennes II de la femelle généralement rudimentaires, sauf chez *H. macrodactyla*. Carpe et propode des gnathopodes avec seulement quelques épines. P_{5-7} aussi longs, ou plus longs, que P_{3-4} (légèrement plus courts chez *H. macrodactyla*). Espèces petites, de 3 à 6 mm ».

Cette définition paraît à première vue un peu artificielle. Trois caractères ne s'appliquent qu'à la femelle (les 3 articles du pédoncule des antennes I du mâle sont bien distincts chez toutes les espèces, et non soudés comme pourraient le faire croire la plupart des dessins de YANG, 1960). De plus *H. macrodactyla* fait exception à deux des caractères. Enfin la femelle d'*H. crucipes* Bov., si l'on en croit la description originale (BOVALLIUS, 1889), posséderait des antennes à pédoncule tri-articulé, des antennes II non rudimentaires, mais 3 péréionites soudés; les mandibules ne sont pas décrites. C'est pourquoi nous avons d'abord pensé que les espèces du genre *Hyperia*

formaient une série continue, dont *H. macrodactyla* et *H. crucipes* constitueraient des formes de transition.

Mais nous avons eu l'occasion, grâce à M. R.I. DICK, de l'Université de Cape Town, que nous remercions ici, de nous procurer plusieurs exemplaires femelle d'*H. crucipes*. La dissection de ces spécimens nous a permis de voir que la description de BOVALLIUS (1889) était erronée : les antennes I (Fig. 12) ont un pédoncule formé d'un seul article, les antennes II sont rudimentaires; de plus, le palpe des mandibules est absent chez la femelle.

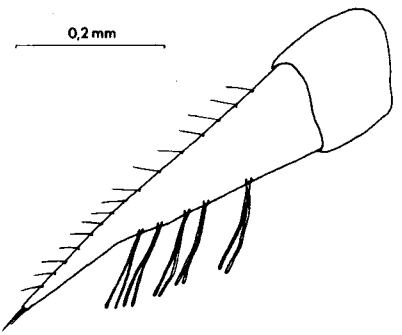


FIG. 12. — Antenne I d'*Hyperia crucipes* Bov. femelle adulte.

H. crucipes appartient donc bien au sous-genre *Parahyperia*. En outre, on peut considérer que les antennes II de *H. macrodactyla* femelle, si elles sont plus longues que celles des autres *Parahyperia*, n'en sont pas moins rudimentaires : le pédoncule n'est formé que d'un article; ce pédoncule est soudé à la tête chez *H. crucipes*.

La distinction entre les deux sous-genres apparaît donc bien justifiée. Nous pouvons même ajouter un caractère à la diagnose de BOWMAN : *les plaques coxales sont soudées au segment correspondant* chez tous les *Parahyperia*, mâles et femelles.

Il faudrait remarquer que le nom de *Parahyperia* n'a pas été donné par VOSSELER, comme le pensent BOWMAN et YANG, pour désigner le sous-genre nouveau qu'il proposait, mais était avancé pour son *Hyperia longipes* (qui ne lui semblait pas appartenir au genre *Hyperia*, ce en quoi il avait raison). Mais ce n'est qu'un détail; le nom de *Parahyperia* s'applique fort bien à ce sous-genre, et il est parfaitement valable car il n'a pas été réemployé.

BIBLIOGRAPHIE

1940. Bogorov (B.G.). — Longevity and ecological characteristics of *Themisto abyssorum* in the Barents Sea. *Dokl. Akad. Nauk SSSR*, **27** (1), 68-70.

1889. Bovallius (C.). — Contribution to a monograph of the Amphipoda Hyperiidea, I : 2. *K. svenska Vetensk Akad. Handl.*, **22** (7), 1-434.

1960. Bowman (T.E.). — The pelagic amphipod genus *Parathemisto* (Hyperiidea : Hyperiidae) in the North Pacific and adjacent Arctic Ocean. *Proc. U.S. nat. Mus.*, **112** (3439), 343-392.

1957. Charniaux-Cotton (H.). — Croissance, régénération et déterminisme endocrinien des caractères sexuels d'*Orchestia gammarella* (Pallas), Crustacé Amphipode. *Ann. Sci. nat.* (b), 11e série, **19** (27), 411-560.

1892. Chevreux (E.). — Sur le mâle adulte d'*Hyperia schizogeneios* Stebbing. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **17**, 233-237.

1900. Chevreux (E.). — Amphipodes provenant des campagnes de l'Hirondelle (1885-1888). *Résult. Camp. sci. Monaco*, **16**, 1-195.

1925. Chevreux (E.) et Fage (L.). — Amphipodes. *Faune de Fr.*, **9**, Paris, Lechevalier, 488 p.

1865. Costa (A.). — Sopra una specia mediterranea del genere *Lestrigonus*. *R.C. Accad. Napoli*, **4**, 1.

1957. Dunbar (M.J.). — The determinants of production in northern seas : a study of the biology of *Themisto libellula* Mandt. Calanus Series n° 14. *Canadian J. Zool.*, **35**, 797-819.

1887. Giles (G.M.). — Natural History notes from H.M.'s Indian marine survey steamer " Investigator ", n° 6 : on 6 new Amphipods from the Bay of Bengal. *J. Asiatic Soc. Beng.*, **56** (2), 212-229.

1963a. Kane (J.E.). — Stages in the early development of *Parathemisto gaudichaudii* (Guér.) (Crustacea Amphipoda : Hyperiidea). *Trans. roy. Soc. N.Z.*, **3** (5), 35-45.

1963b. Kane (J.E.). — Observations on the moulting and feeding of a Hyperiid Amphipod. *Crustaceana*, **6** (2), 129-132.

1965. Laval (P.). — Présence d'une période larvaire au début du développement de certains Hypérides parasites (Crustacés Amphipodes). *C.R. Acad. Sci. Paris*, **260**, 6195-6198.

1933. Le Roux (M.-L.). — Recherches sur la sexualité des Gammariens. *Bull. biol.*, suppl. **16**, 1-138.

1958. Picard (J.). — Origines et affinités de la faune d'Hydropolypes (Gymnoblastes et Calyptoblastes) et d'Hydroméduses (Anthoméduses et Leptoméduses) de la Méditerranée. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, **14** (N.S.), 187-199.

1939. Pirlot (J.M.). — Sur des Amphipodes Hypérides provenant des Croisières du Prince Albert Ier de Monaco. *Résult. Camp. sci. Monaco*, **102**, 1-63.

1942. PIRLOT (J.M.). — La ponte et l'incubation chez divers Hypérides. *Ann. Soc. zool. Belg.*, **73**, 212-218.

1888. STEBBING (T.R.R.). — Report on the Amphipoda. *Rep. Voy. Challenger 1873-76*, Zool., **29**, 1-1737.

1924. STEPHENSEN (K.). — Hyperiidea-Amphipoda. *Rep. Danish oceanogr. Exped. Medit.*, II, Biol., D. 4, 71-149.

1960. VESSEREAU (A.). — Méthodes statistiques en biologie et en agronomie. *Recherche et expérimentation en agriculture*, tome II, Paris, Baillère, 538 p.

1901. VOSSELER (J.). — Die Amphipoden der Plankton - Expedition, I : Hyperiidea. *Ergebn. Atlant. Planktonexped.*, **2**, G.e., 1-129.

1960. YANG (W.T.). — A study of the Sub-genus *Parahyperia* from the Florida current (Genus *Hyperia;* Amphipoda : Hyperiidea). *Bull. Mar. Sci. Gulf Caribb.*, **10** (1), 11-39.