

LE DÉVELOPPEMENT LARVAIRE DE *PORCELLANA LONGICORNIS* PENNANT (CRUSTACÉ DÉCAPODE ANOMOURE GALATHÉIDE).

par

Auguste Le Roux

Faculté des Sciences de Rennes, Station de Biologie Marine de Bailleron.

Résumé

Le développement complet de *Porcellana longicornis* a été suivi au laboratoire et comparé à celui des larves capturées dans le plancton et élevées ensuite au laboratoire.

Dans les deux cas, à l'exception du stade Prézoé, il n'existe jamais que trois stades larvaires : Zoé I, Zoé II et Mégaloïpe. Pour chaque stade, la longueur du corps est relativement constante quelle que soit l'origine des larves.

Au cours du second stade Zoé, les troisièmes maxillipèdes, les pattes et les pléopodes croissent considérablement. Ce stade comprend les stades IIa et IIb ainsi sans doute que le stade IIc, définis par M.V. Lebour. D'autre part, la forme de la carapace varie avec le mode d'élevage des larves et les animaux élevés au laboratoire ont des épines antérieures et postérieures plus courtes que celles des spécimens pris au filet à plancton.

Une comparaison est faite entre la Mégaloïpe de *Porcellana longicornis* et celle de *Porcellana bluteli*.

INTRODUCTION

Au cours de ces dernières années, l'élevage au laboratoire des larves de plusieurs espèces de Crustacés Décapodes a permis de déterminer avec précision le nombre de leurs stades larvaires.

A de très rares exceptions près, les Brachyours passent par un nombre fixe de stades (Travaux de Costlow J.D. Jr., Bookhout C.G. et Monroe R. - 1960-1962). Il est par contre bien connu que, en général, les Macroours peuvent subir, au cours de leur vie larvaire, un nombre de mues très variable en fonction des conditions de milieu. Chez les Anomours, des développements à nombre de stades variable ont été décrits dans les trois tribus qui constituent cette section et Boyd C.M. et Johnson M.N. (1963) ont émis l'hypothèse que ce phénomène devait être général dans le groupe, à la suite de leur travail sur *Pleuroncodes planipes* Stimpson (Galathéidé).

Étudiant les larves de *Porcellana longicornis* Penn. et *P. platycheles* Penn. capturées dans le plancton ou écloses au laboratoire, M.V. Lebour (1943) a constaté qu'elles pouvaient se présenter sous des formes variables sans réussir complètement à les relier entre elles, ni à déterminer avec certitude le nombre de mues que subissent les larves avant d'atteindre le stade Mégaloïpe.

Nous avons, pour notre part, élevé les larves de *P. platycheles* au laboratoire sans noter de variations, ni dans le nombre de stades larvaires, ni dans la morphologie d'un stade donné chez cette espèce (Le Roux A., 1961). Il est vrai que nos conditions d'élevage, relativement stables, ne favorisaient pas l'apparition de telles modifications du cycle.

En ce qui concerne *P. longicornis*, son développement larvaire, dans les conditions naturelles, peut se résumer de la manière suivante d'après les données de M.V. Lebour : après le stade Prézoé viennent trois stades Zoé (Ib, IIa et IIb) puis un stade Mégaloïpe. Un troisième stade II (IIc), facultatif ou simple aspect plus évolué du stade IIb, se trouve également dans le plancton. Enfin, un stade I supplémentaire (Ia) apparaît lorsque l'éclosion se produit au laboratoire. Nous avons repris l'étude de la vie larvaire de cette espèce, au laboratoire, afin de tenter de préciser la succession des différents stades.

TECHNIQUE

Les femelles ovigères de *P. longicornis* ont été capturées en deux points différents :

- A Penvins, sur l'océan Atlantique, à basse mer ;
- Dans le golfe du Morbihan, entre l'île d'Arz et Ilur, à une profondeur de six mètres environ.

Dans les deux cas, les femelles ont été maintenues au laboratoire dans des aquariums en circuit fermé et les larves recueillies le plus tôt possible après l'éclosion.

Nous avons effectué nos élevages de deux manières différentes :

- par groupes d'une centaine de larves dans des récipients de trois litres, en matière plastique, dont l'eau, renouvelée chaque jour, est continuellement aérée ;
- par larves isolées dans de petits cristallisoirs en verre contenant 15 cm³ d'eau de mer préalablement exposée pendant une vingtaine de minutes environ, à une source d'ultra-violets afin de limiter la prolifération des bactéries. Ces cristallisoirs sont nettoyés tous les jours et l'eau y est renouvelée.

Afin de suivre les modifications morphologiques subies par les larves à chaque mue et au cours des intermues, elles sont observées et mesurées à intervalles réguliers (au microscope muni d'une chambre claire).

A tous les stades, les larves sont nourries de *nauplius* d'*Artemia salina*. D'excellents résultats ont été également obtenus en utilisant des *nauplius* de Balanes (*Balanus* Spp.). Les quantités disponibles de nourriture sont toujours largement excédentaires.

Nos élevages ont été normalement réalisés à une température voisine de 20° C, sauf une série qui s'est terminée à 10°.

Enfin, la capture de quelques larves dans le plancton nous a permis d'ébaucher une comparaison entre ce matériel et celui que nous avons élevé.

RÉSULTATS

Points communs à tous les modes d'élevage :

Quelles que soient les conditions dans lesquelles nous avons réalisé nos élevages, nous avons toujours obtenu le même développement comprenant quatre stades seulement : Prézoé, Zoé I, Zoé II et Mégaloïpe. Ce schéma constant de développement est identique à celui que nous avons déjà précisé pour *P. platycheles* et paraît s'opposer au schéma variable proposé par M.V. Lebour.

Les Zoés s'élèvent facilement et parmi les sujets isolés, 75 p. 100 du stock de départ atteint le stade Mégaloïpe. La mortalité est par contre très élevée chez les post-larves et seulement deux d'entre elles ont réussi, au cours de notre étude, à se métamorphoser en adulte juvénile.

Le groupement ou l'isolement des individus ne semble pas avoir d'influence notable sur la durée des stades larvaires.

A 20°, les Prézoés quittent leur cuticule embryonnaire au bout de trente minutes environ, les stades Zoé I et Zoé II durent de 9 à 10 jours en moyenne. Un abaissement de la température entraîne un allongement des stades et, à 10°, le stade Zoé II peut durer jusqu'à 30 jours. Quant au stade Mégaloïpe, il durerait trois semaines environ, mais cette indication n'a que peu de valeur, compte tenu de la mortalité élevée enregistrée pendant cette phase du développement.

Caractéristiques des différents stades.

Nous ne reviendrons pas sur les principaux détails morphologiques permettant la détermination spécifique des larves de *P. longicornis* et la caractérisation des grands stades Zoé I et Zoé II, nos observations étant conformes sur ces points aux données antérieures de M.V. Lebour. Par contre, il nous paraît utile de préciser les dimensions observées à ces différents stades ainsi que les variations possibles.

STADE ZOÉ I :

La longueur du corps de ces larves est très homogène, mais le rostre et les épines postérieures sont légèrement plus longs lorsque les adultes proviennent de la mer libre (et non du golfe).

D'une manière générale nos larves sont intermédiaires entre celles des stades Ia et Ib de M.V. Lebour et elles se rapprochent beaucoup des Zoés du même stade capturées dans le plancton du golfe du Morbihan (voir tableau I).

L'aspect des larves ne se modifie que très peu au cours de l'intermue : le corps proprement dit subit une croissance linéaire de 7 à 10 p. 100 en moyenne ; les ébauches des péréopodes s'allongent également, mais dans des proportions assez faibles. Ceci, ajouté aux observations du paragraphe précédent, nous a conduit à penser que les mensurations de Zoé I doivent varier en fonction de l'état physio-

TABLEAU I

Valeurs moyennes des mensurations, en millimètres, des larves Zoé I et Zoé II de *Porcellana longicornis* (élevages et plancton) et rappel des mensurations correspondantes indiquées par M.V. Lebour.

Stade	Origine	Longueur du rostre	Longueur de l'épine postérieure	Longueur du corps (I)	Longueur totale
Zoé I	Elevage à partir de femelles de l'océan	3,50	1,21	1,65 - 1,80 (1,50-1,90)	/
	Elevage à partir de femelles du golfe	3,08	1,15	1,70 - 1,80 (1,50-1,90)	5,20
	Plancton du golfe	3,60	1,23	1,66	5,83
Zoé II	Elevage à partir de femelles de l'océan	5,46	1,25	2,26 - 2,45 (2,10-2,50)	8,16
	Elevage à partir de femelles du golfe	4,55	1,18	2,28 - 2,48 (2,20-2,60)	7,18
	Plancton du golfe	6,60	2,00	2,36	11,00
Rappel des données de M.V. Lebour					
Zoé Ia	Plancton	2,9	1,1	1,6	4,5-4,8
Zoé Ib	—	3,3	1,5	2,2	5,8
Zoé IIa	—	5,6	2,5	2,6	8,8
Zoé IIb	—	5,0	2,5	3,0	9-11
Zoé IIc	—	Mensurations peu différentes de celles de IIb			

- (1) Pour la longueur du corps les deux données :
 — supérieures, en chiffres gras, correspondent aux moyennes de début et de fin de stades pour les sujets d'élevage isolés ;
 — inférieures, entre parenthèses, aux valeurs extrêmes.

logique des géniteurs (taille, âge, fécondité et état de nutrition) et aussi, pour ce qui concerne la longueur des épines en particulier, des conditions dans lesquelles se produit l'éclosion. Il arrive fréquemment que le rostre se casse au cours de ce stade ; si cet accident se produit suffisamment tôt, cette épine régénère à la mue suivante, mais atteint une longueur inférieure à la normale qui ne peut donc pas constituer une donnée très sûre pour l'étude du stade II.

STADE ZOÉ II :

Nous considérerons successivement deux points :

a) Corps.

Sa longueur ne varie pas selon le mode d'élevage, elle s'accroît de 8 à 9 p. 100 au cours de l'intermue. Une croissance beaucoup plus importante a lieu au niveau des ébauches de la troisième paire de maxillipèdes, des péréiopodes et des pléopodes, elle contribue à modifier considérablement l'aspect de la larve. A titre d'exemple, la lon-

gueur des maxillipèdes III se trouve multipliée par 2,5, celle de la première paire de pattes par 4. En fin de stade, l'ensemble de ces appendices finit par remplir presque complètement la partie postérieure de la carapace, ce qui donne à la larve un aspect massif très différent de celui qu'elle présente aussitôt après la mue (Fig. I, A et B). Quant aux pléopodes, ce ne sont d'abord que simples petits bourgeons fripés de 0,1 mm de long environ ; en fin de stade, ils peuvent atteindre la longueur de 0,8 mm pour la première paire, les autres s'allongent dans des proportions moindres.

A la fin de la période d'intermue, l'antenne a un aspect annelé et les ébauches des pinces sont visibles sous la cuticule de la première et de la dernière paire de pattes.

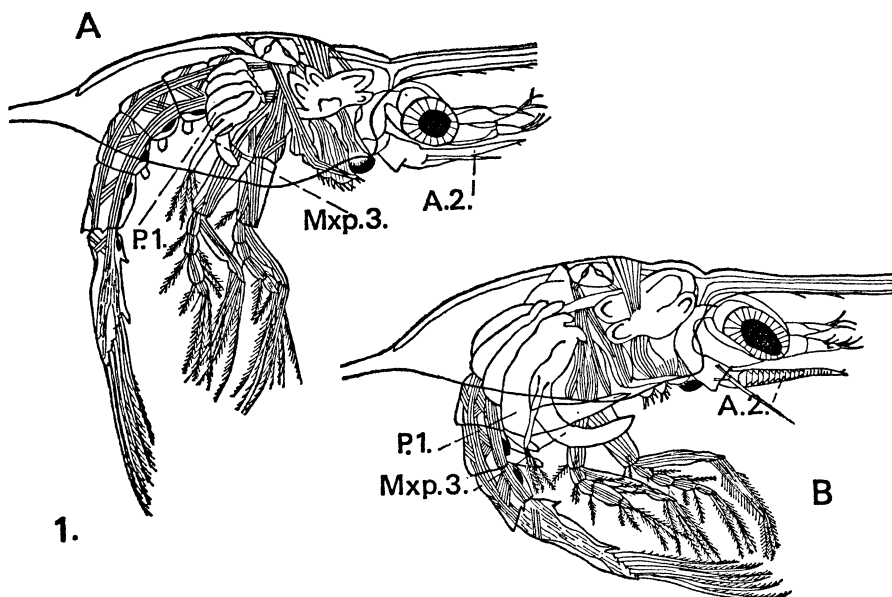


FIG. 1

Zoé II de *Porcellana longicornis* au début (A) et à la fin (B) du stade.

A 2 : Antennes. La série des anneaux de l'antenne est visible en fin de stade. MXP 3 : troisième maxillipède et P 1 : première patte, appendices présentant une forte croissance.

Ainsi que nous l'avons rappelé, M.V. Lebour distingue, groupés dans un grand stade II, trois stades : IIa, IIb et IIc.

Mme Bourdillon-Casanova (1956, 1960), travaillant sur *Porcellana bluteli* (Risso) Alvarez, ne leur accorde que la valeur de « formes », caractérisées par « le plus ou moins grand développement des péréopodes et des pléopodes ». Dans nos élevages, le passage d'une forme à l'autre s'effectue toujours par simple croissance.

b) Carapace et épines.

Les larves élevées au laboratoire possèdent, en général, un rostre et des épines postérieures beaucoup plus courts que ceux des larves du plancton. Il faut cependant remarquer que parmi ces dernières,

M.V. Lebour et Mme Bourdillon-Casanova signalent, pour *P. longicornis* et *P. bluteli* respectivement, des formes à épines courtes se rapprochant beaucoup de celles que nous avons obtenues.

La forme de la carapace proprement dite varie selon les modes d'élevage. Chez les larves élevées en masse, la carapace s'élargit progressivement à partir de la base du rostre, sa largeur reste ensuite constante, ses bords étant parallèles, sur la moitié de sa longueur environ, puis elle se rétrécit vers l'arrière pour donner naissance aux

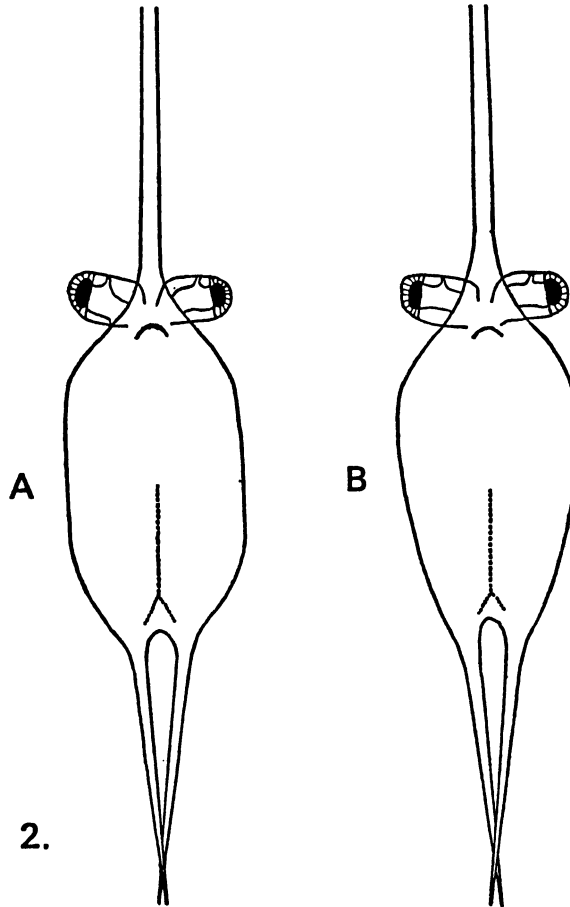


FIG. 2

A : Larve Zoé II de *Porcellana longicornis* provenant d'un élevage en masse.
B : Larve du même âge élevée en isolée.

épines postérieures ; il en résulte que sa forme est grossièrement rectangulaire en vue dorsale. Les larves provenant du plancton, se présentent également sous cet aspect. Il en est autrement chez les larves isolées dans les petits cristallisoirs : après s'être élargie comme précédemment, la carapace commence presque immédiatement à s'effiler vers l'arrière. Sa forme est approximativement ovale et demeure semblable à celle du stade I (Fig. II, A et B). Cette différence de

courbure dans la partie postérieure de la carapace est également visible de profil, mais beaucoup plus difficile à discerner.

Ce polymorphisme rappelle, dans une certaine mesure, celui des Daphnies (*Daphnia longispina* et *D. cucullata*) dû, selon Dürken (1932) à l'action de la température, mais que Hrbacek (1959) attribue à l'agitation de l'eau. Compte tenu des conditions dans lesquelles nous avons effectué nos élevages (les bacs se trouvent dans le même local, l'eau qu'ils contiennent a la même origine et n'est agitée que dans les aquariums des élevages en masse par un dispositif d'aération), la température ne peut être mise en cause, par contre l'influence de l'agitation de l'eau nous semble hautement probable. Un autre facteur susceptible d'intervenir serait la concentration de l'oxygène dans l'eau. L'action du groupement ou de l'isolement qu'il n'est pas possible de rejeter à priori ne semble pas devoir être retenue. Une étude expérimentale ultérieure sera nécessaire pour préciser la part de chacun de ces agents extérieurs dans l'apparition de ce polymorphisme.

Nous avons tenté d'obtenir le dédoublement du stade Zoé II en sous-alimentant les larves : elles ne reçoivent alors de nourriture qu'un jour sur deux. Cette méthode allonge le développement d'*Hippolyte inermis* (Décapode Macroure) en multipliant le stade précédant la post-larve, stade comparable, par sa position, au stade Zoé II (Le Roux, 1963). Pour *P. longicornis*, les seules conséquences de cette situation très défavorable ont été, d'une part, une augmentation considérable de la mortalité et, d'autre part, un allongement important de la période d'intermue, mais dans tous les cas les mues donnent naissance à des Mégaloques.

Le fait que nos larves sont plus petites que celles des stades IIa, IIb et IIc de M.V. Lebour ne doit pas être considéré comme un caractère anormal car elles sont aussi grandes, pour ce qui concerne la longueur du corps, que les Zoés des différentes formes capturées dans le plancton du golfe du Morbihan (voir tableau I).

Il nous semble donc, au moins dans notre région, difficile et artificiel de considérer que les formes IIb et IIc ont valeur de stade. Il n'est cependant pas exclu que, sous certaines conditions, une mue puisse venir scinder le stade II mais nous ne l'avons jamais observée dans nos élevages (1).

En conclusion, il apparaît que le stade Zoé II est essentiellement polymorphe, d'une part parce que les ébauches des appendices thoraciques et abdominaux accomplissent une croissance importante et, d'autre part, parce que la larve montre des modifications morphologiques considérables portant sur la forme de sa carapace et la longueur de ses annexes (épines), modifications qui sont peut-être liées aux conditions de vie.

STADE MÉGALOPE.

M.V. Lebour a décrit et figuré ce stade, mais Mme Bourdillon-Casanova a émis l'hypothèse que le précédent auteur avait dû con-

(1) Une dizaine de larves correspondant au stade IIa, et capturées dans le plancton, nous ont fourni directement des Mégaloques.

fondre la post-larve de *P. longicornis* avec celle de *P. bluteli*. La taille mise à part (voir tableau II), les Mégaloques que nous avons obtenues sont conformes aux descriptions de M.V. Lebour (op. cit.).

TABLEAU II

	longueur carapace	largeur carapace
M.V. Lebour ...	1,6	1,3
Elevage	1,4	1,0

La Mégaloque de *P. longicornis* (Fig. 3, A) se distingue de celle de *P. bluteli*, telle que Mme Bourdillon-Casanova la représente (Fig. 3, B), par les caractères suivants :

— lobe médian du front moins proéminent, portant des épines en nombre variable mais généralement plus nombreuses et plus fines que chez *P. bluteli* ;

— pas de grosses épines dans le creux orbitaire *au-dessus* de l'œil ;



FIG. 3

Silhouette frontale de la Mégaloque de *Porcellana longicornis* (A)
et de celle de *Porcellana bluteli* (B).
(Second schéma, d'après Mme Bourdillon-Casanova.)

— carpopodites des chélipèdes renflés en leur milieu, sur leur face interne et portant sur la marge supérieure de ce renflement deux grosses épines au lieu de trois ;

— d'une manière générale, pilosité moins forte et épines moins nombreuses sur la carapace et les appendices.

Alors que les larves des stades Zoés sont franchement prédatrices, les Mégaloques se nourrissent à la manière des adultes par filtration de l'eau de mer. Ce changement dans le comportement et les exigences alimentaires expliquent la mortalité élevée des post-larves au laboratoire.

CONCLUSION

L'élevage des larves de *P. longicornis* au laboratoire confirme les résultats déjà obtenus pour *P. platycheles* et montre que, dans nos régions, ces espèces ont un développement larvaire strictement déterminé. Ce développement ne comporte que quatre stades ; nous revenons ainsi à un cycle à deux stades Zoé semblable à celui proposé par Sars (1889) et considérablement plus simple que celui établi par M.V. Lebour.

Bien que les conditions de vie en élevage et dans le plancton soient différentes et difficilement comparables, nous pensons que ce schéma peut être valable dans les deux cas, compte tenu de sa remarquable stabilité vis-à-vis des conditions extérieures et, en particulier, vis-à-vis d'une sous-alimentation sévère.

Les subdivisions établies à l'intérieur des stades Zoé I et Zoé II peuvent s'expliquer par le fait que la morphologie de ces larves est particulièrement variable. Une partie seulement du polymorphisme des Zoés II est imputable à la croissance de certains appendices. Les variations notées pour la carapace et les épines nous paraissent d'autant plus intéressantes à étudier qu'elles laissent persister un schéma d'ensemble fixe pour le développement.

Enfin, nous avons précisé les caractères morphologiques de la Mégaloïpe. Le comportement et les exigences alimentaires de cette larve, totalement différentes de ceux des précédentes, méritent une étude spéciale.

Summary

The whole development of *Porcellana longicornis* has been followed in the laboratory and compared with the evolution of larvae caught in the plancton and reared in the laboratory.

In both cases, the Prezoë stage excepted, there are only three stages: Zoë I, Zoë II and Megalopa.

For each stage the body-length is relatively constant whatever the origin of larvae may be.

During the second Zoë stage, the third maxillipeds, the legs and the pleopods undergo a very important growth. This stage includes the stages IIa, IIb and presumably IIc defined by M.V. Lebour. On the other hand the form of the carapace varies according to the mode of larvae-rearing and the animals reared in the laboratory have their anterior and posterior spines shorter than those belonging to the specimens netted in the plancton.

A comparison is done between the Megalopae of *Porcellana longicornis* and *Porcellana bluteti*.

Zusammenfassung

Die Entwicklung des *Porcellana longicornis* wurde gänzlich im Laboratorium ausgeführt und mit derjenigen der Larven, die aus dem Plankton entzogen wurden und deren weitere Entwicklung ebenfalls im Laboratorium beobachtet wurde, verglichen.

In beiden Fällen, begreift diese Entwicklung, ausser dem Prezoë Stadium, nur drei Stadium : Zoë I, Zoë II und Megalopa.

Für jedes Stadium ist die Länge des Körpers verhältnismässig unveränderlich, Welches die Herkunft der Larve auch sein mag.

Während des Zoë II-Stadiums, tritt ein sehr bedeutender Wuchs der 3. Kieferfüsse, Füsse und Pleopoden auf. Dieses Stadium vereinigt die IIa, IIb und

wahrscheinlich IIc-Stadium, die von M. V. Lebour festgesetzt wurden. Andererseits verändert sich die Form des Rückenschilds, je nach der Aufzuchtart und die ausgezogenen Tiere haben kürzere Vorder- und Hinterstacheln, als diejenige aus dem Plankton entzogen.

Der Vergleich zwischen den Megalope des *Porcellana longicornis* und des *Porcellana bluteli* wurde ausgeführt.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BOURDILLON-CASANOVA, L., 1956. — Note sur la présence de *Porcellana bluteli* (Risso) Alvarez dans le golfe de Marseille et sur le développement larvaire de cette espèce. *Comm. intern. Explor. sci. Mer Méditerranée, Rapp. proc.-verb.* 13, pp. 225-232.
- BOURDILLON-CASANOVA, L., 1960. — Le méroplancton du golfe de Marseille : les larves de Crustacés Décapodes. *Rec. Trav. St. Mar. Endoume*. Fasc. 30, Bull. 18, pp. 1-286.
- BOYD, C.M. and JOHNSON, M.W., 1963. — Variations in the larval stages of a Decapod Crustacean, *Pleuroncodes planipes* (Galatheidæ). *Biol. Bull.* 124, 2, pp. 141-152.
- BROAD, A.C., 1957. — The relationship between diet and larval development of *Palaemonetes*. *Biol. Bull.* 112, pp. 162-170.
- COSTLOW, J.D. JR., BOOKHOUT, C.G. and MONROE, R., 1960. — The effect of salinity and temperature on larval development of *Sesarma cinereum* (Bosc) reared in the laboratory. *Biol. Bull.* 118, pp. 183-202.
- COSTLOW, J.D. JR., 1962. — Salinity-temperature effects on the larval development of the crab *Panopeus herbstii* Milne-Edwards, reared in the laboratory. *Physiol. Zool.* 35, 1, pp. 79-93.
- DÜRKEN, B., 1932. — Experimental analysis of development. W.W. Norton and C° Inc. New York, pp. 1-288.
- GURNEY, R., 1939. — Bibliography of the larvae of Decapod Crustacea. *Ray Soc. London* 125, 123 pp.
- GURNEY, R., 1942. — Larvae of Decapod Crustacea. *Ray Soc. London* 129, 306 pp.
- HRBACEK, J., 1959. — Circulation of water as a main factor influencing the development of helmets in *Daphnia cucullata* Sars. *Hydrobiologia* 13, 1-2, pp. 170-185.
- LEBOUR, M.V., 1943. — The larvae of the genus *Porcellana* (Crustacea Decapoda) and related forms. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 25, 4, pp. 721-737.
- LE ROUX, A., 1961. — Contribution à l'étude du développement larvaire de *Porcellana platycheles* Pennant (Crustacé Décapode). *C.R. Acad. Sc. Paris* 253, pp. 2146-2148.
- LE ROUX, A., 1963. — Contribution à l'étude du développement larvaire d'*Hyppolyte inermis* Leach (Crustacé Décapode Macroure). *C.R. Acad. Sc. Paris* 256, pp. 3499-3501.
- ZARIQUIEY-ALVAREZ, R., 1951. — Decapodos españolas. Sobre el genero *Porcellana* Lamarck. *Publ. Inst. Biol. Aplic. Barcelona IX*, pp. 131-139.