

HIPPOLYTE VARIANS LEACH ET SA « VARIÉTÉ » FASCIGERA (CRUSTACÉ DÉCAPODE).

par

Colette Chassard-Bouchaud

Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences de Paris et Station Biologique de Roscoff.

Résumé

L'espèce *Hippolyte varians* présente deux types principaux, l'un *lisse* (L), l'autre *fascigera* (F), ce dernier étant caractérisé par l'existence de faisceaux de soies sensorielles disposées en éventail et réparties selon un ordre établi à la surface du corps de l'animal ; le type *fascigera* peut offrir, d'après la densité et la répartition des soies, trois aspects que je qualifie par ordre de sétosité décroissante de F++, F+ et F_e. Les facteurs de variations de la sétosité en fonction des caractères physiologiques intrinsèques de l'espèce sont nombreux. Les mâles sont en majeure partie du type *lisse* et ne présentent jamais le caractère *fascigera* F++ qui est au contraire particulièrement répandu chez les femelles ovigères. On ne remarque pas de fluctuation de la répartition des faisceaux de soies en fonction de la taille. Les individus à livrée chromatique « uniforme » sont en majorité du type *lisse* alors que les animaux à livrée « hétérogène » se partagent à peu près également les caractères *lisse* et *fascigera*. Les variations de la sétosité étudiée au cours de cycles d'intermue successifs chez des animaux considérés individuellement, se réalisent selon deux gradients axiaux, l'un localisé segmentairement, l'autre généralisé ; ils constituent un mode très particulier d'évolution du système des soies. On peut envisager enfin, comme cause externe de variation, la possibilité d'une action des facteurs du milieu : les basses températures semblent favoriser la réalisation du type *fascigera*.

En conclusion, les types *lisse* et *fascigera* sont l'expression, d'une variation phénotypique remarquablement étendue à l'intérieur de l'espèce *Hippolyte varians*.

Les divers problèmes originaux posés par *Hippolyte varians* justifient une étude approfondie de cette Crevette, dans les domaines respectifs de la physiologie, de la biologie et de la morphologie. Cette espèce doit en effet une de ses particularités physiologiques essentielles à sa capacité remarquablement étendue d'adaptation chromatique aux algues Rhodophycées, Chlorophycées et Phéophycées. Rappelons brièvement ici, ces données étant utilisées dans la suite de l'exposé, que cette adaptation chromatique, dont on ne trouve l'équivalent chez aucun autre genre, se traduit par des livrées de couleurs diverses, rouge, verte ou brune, associées à une répartition des chromatophores que l'on qualifie soit d'*uniforme* (U.) avec cellules pigmentaires appartenant à une seule catégorie et régulièrement réparties sur tout le corps, soit d'*hétérogène* (H.) avec cellules pigmentaires appartenant à des catégories différentes et concentrées en certaines zones du corps. Un individu donné peut ainsi se classer dans l'un des six types chromatiques considérés : soit U. rouge, vert ou brun, soit H. rouge, vert ou brun. Une étude détaillée de ces phénomènes a été publiée récemment (Chassard-Bouchaud 1965).

Parmi les études morphologiques intéressant cette espèce, il convient de citer le travail de Turkiër (1963) concernant le curieux dimorphisme

sexuel d'*H. varians* qui présente des caractères sexuels secondaires, les uns permanents, les autres uniquement limités aux stades juvéniles.

La présente note est consacrée à l'étude de la forme *fascigera* caractérisée, par rapport à la forme *lisse*, par la présence de touffes de soies plumeuses réparties à la surface du corps d'*Hippolyte varians* (Planche I). Cette particularité a attiré depuis longtemps l'attention de plusieurs auteurs. Gosse (1853) crée, en la séparant nettement d'*Hippolyte varians*, l'espèce *Hippolyte fascigera* caractérisée par ses « deciduous tufts of plumes ». Walker (1899), après une brève mise au point sur les discussions soulevées alors à ce sujet entre divers auteurs, montre que ces faisceaux de soies, n'étant pas limités à *H. fascigera* Gosse, puisqu'on les retrouve chez *H. gracilis* (Heller), perdent toute valeur spécifique et il conclut : *H. varians* Leach et *H. fascigera* Gosse constituent une seule et même espèce. Enfin Holthuis (1950) confirme cette synonymie.

Le problème étant ainsi posé et le terme *fascigera* reconnu actuellement comme celui d'une « variété » de l'espèce *H. varians*, fait que nous discuterons plus loin, il importait d'en définir les différents aspects. En effet, l'organisation de ces faisceaux de soies n'est pas contingente, elle est soumise à une répartition topographique précise à la surface du corps de l'animal ; elle affecte certaines catégories d'individus plus que d'autres et selon une densité variable ; enfin le maintien d'animaux en élevage nous en a fait apparaître une évolution quantitative régulière. J'ai effectué à Roscoff (Nord-Finistère) pendant les mois d'été de six années consécutives (1953 à 1958), des relevés d'animaux récoltés sur la grève à marée basse autour de l'Île Verte ; un effectif total de plus de 1.300 spécimens a été examiné et le biotope dans lequel les Crevettes étaient capturées, consigné dans chaque cas.

Le plan général de notre étude sera le suivant :

- I) Structure et répartition des faisceaux de soies.
 - 1) Structure morphologique.
 - 2) Organisation et répartition : distinction de quatre types.
- II) Variations de la sétosité en fonction des caractères physiologiques intrinsèques de l'espèce.
 - 1) Variation en fonction du sexe et de l'état lié à la reproduction.
 - 2) Variation en fonction de la taille.
 - 3) Variation en fonction de la livrée chromatique.
 - 4) Etude de la variation au cours de cycles d'intermue successifs.
- III) Possibilité d'une action des facteurs du milieu sur la variation de la sétosité.
- IV) Conclusions.

I. STRUCTURE ET RÉPARTITION DES FAISCEAUX DE SOIES.

1. Structure morphologique (Fig. 1).

La désignation de « soies plumeuses » (« plumose hairs » ou « plumose bristles ») généralement utilisée par les auteurs anglo-saxons (Gosse, Walker) est contestée par Niezabitowski (1913) pour la raison suivante : la structure des soies d'*H. varians* ne correspond pas à celle rencontrée habituellement chez les autres Crustacés ; en conséquence, il choisit les termes de « fächerförmige Sinneshaare » pour lesquels je propose la traduction « soies sensorielles disposées en éventail ».

Nous ne décrirons que sommairement les soies dont la morpho-

logie comparée chez différentes espèces d'*Hippolyte* a été traitée par Niezabitowski. Chaque faisceau comporte un nombre plus ou moins grand de soies allant généralement de 1 à 10 ; celles-ci sont alignées dans un même plan et ont une taille qui, croissant jusqu'au milieu du faisceau occupé par la soie la plus grande, décroît ensuite ; leur hauteur s'échelonne entre 60 et 800 μ selon les cas. Chaque soie est formée d'une hampe, à section aplatie dans le plan général du faisceau, sur laquelle s'insèrent à angle aigu, de chaque côté, une rangée de « barbes » qui donnent à l'ensemble une certaine analogie de forme avec une plume. La structure interne de la hampe montre une dissymétrie qui va en s'estompant de la base au sommet : elle comporte

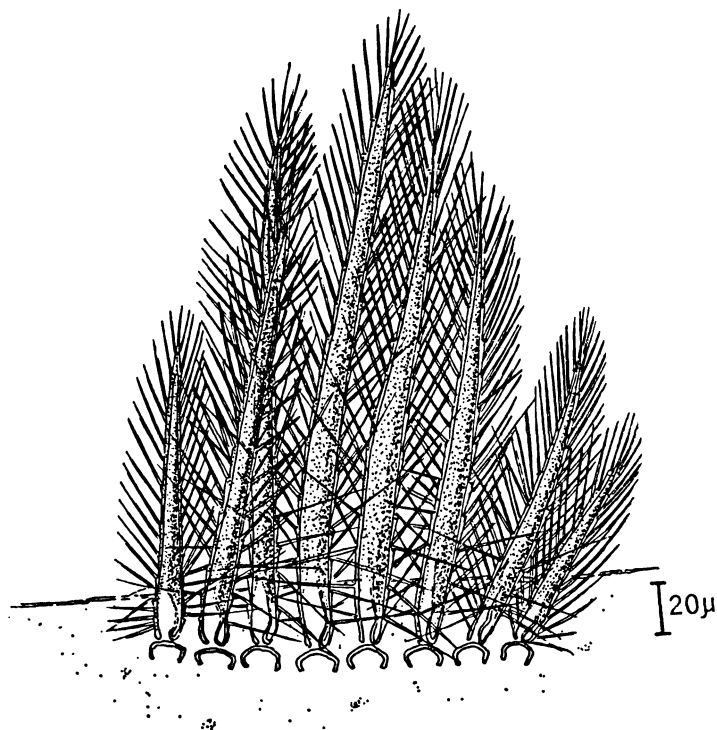


FIG. 1

Un faisceau de soies disposées en éventail, caractéristique du type *fascigera* d'*Hippolyte varians*.

une partie granuleuse et une partie hyaline. Chaque soie s'insère au niveau d'une petite ornementation circulaire qui persiste lorsque la soie est accidentellement sectionnée, fait qui arrive fréquemment étant donné leur fragilité.

Nous verrons dans la suite de l'exposé les modalités d'existence de ces faisceaux de soies car la théorie de Niezabitowski n'est plus totalement soutenable ; il écrivait notamment : « ce qui est le plus frappant est que ces soies se présentent chez un certain nombre d'individus tandis que chez d'autres on n'en trouve aucune trace. L'existence ou l'absence des soies ne présente aucune relation avec l'âge ou le sexe des individus ».

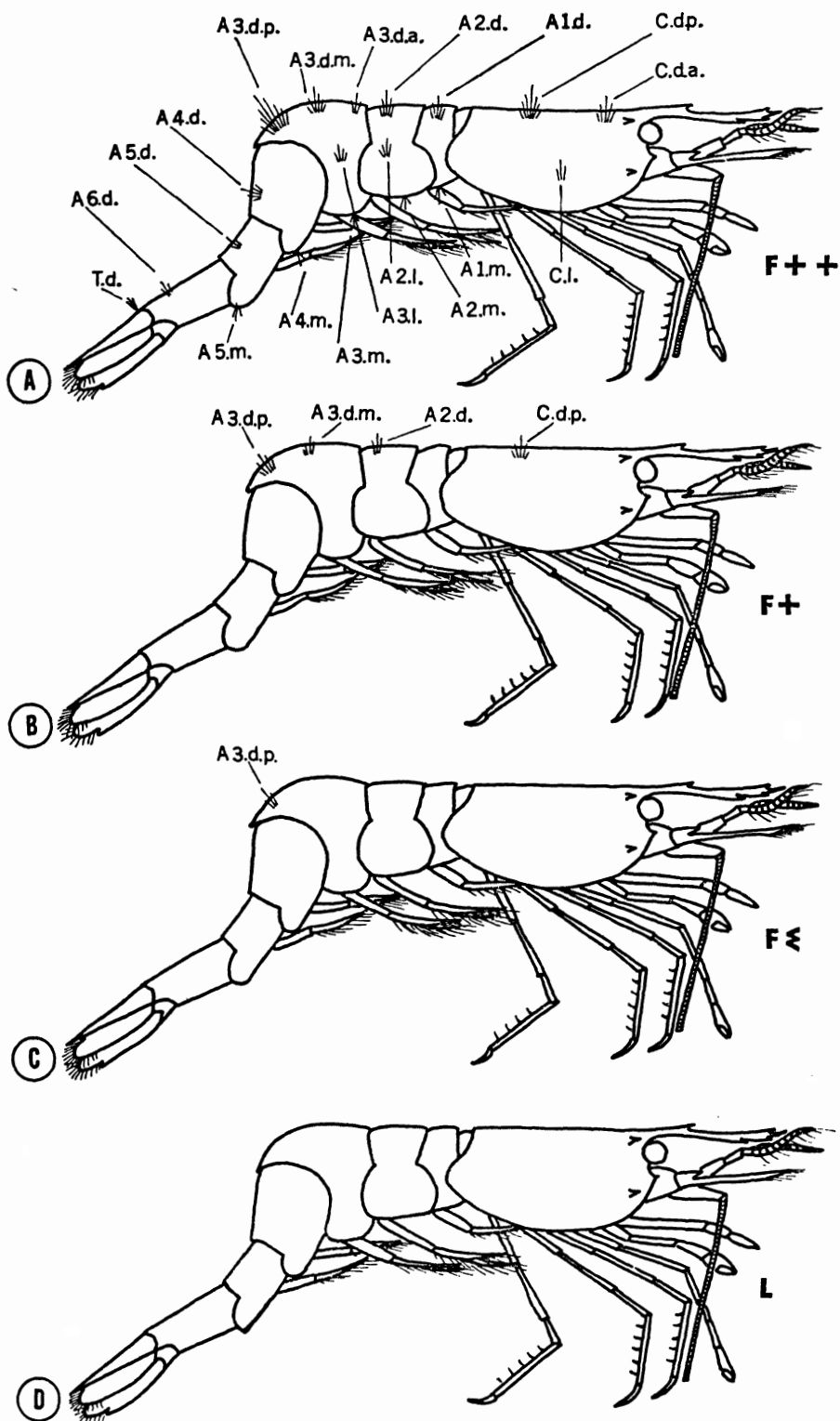


FIG. 2

Hippolyte varians, vues latérales.

Organisation et répartition des faisceaux de soies du type *fascigera* (F++, F+ et Fξ) et type *lisse* (L.). Abréviations : A 1. à A 6. : segments abdominaux 1 à 6 ; C. : céphalothorax ; faisceaux de soies d. : dorsaux ; d.a. : dorsaux antérieurs ; d.m. : dorsaux moyens ; d.p. : dorsaux postérieurs ; l. : latéraux ; m. : marginaux ; T. : telson.

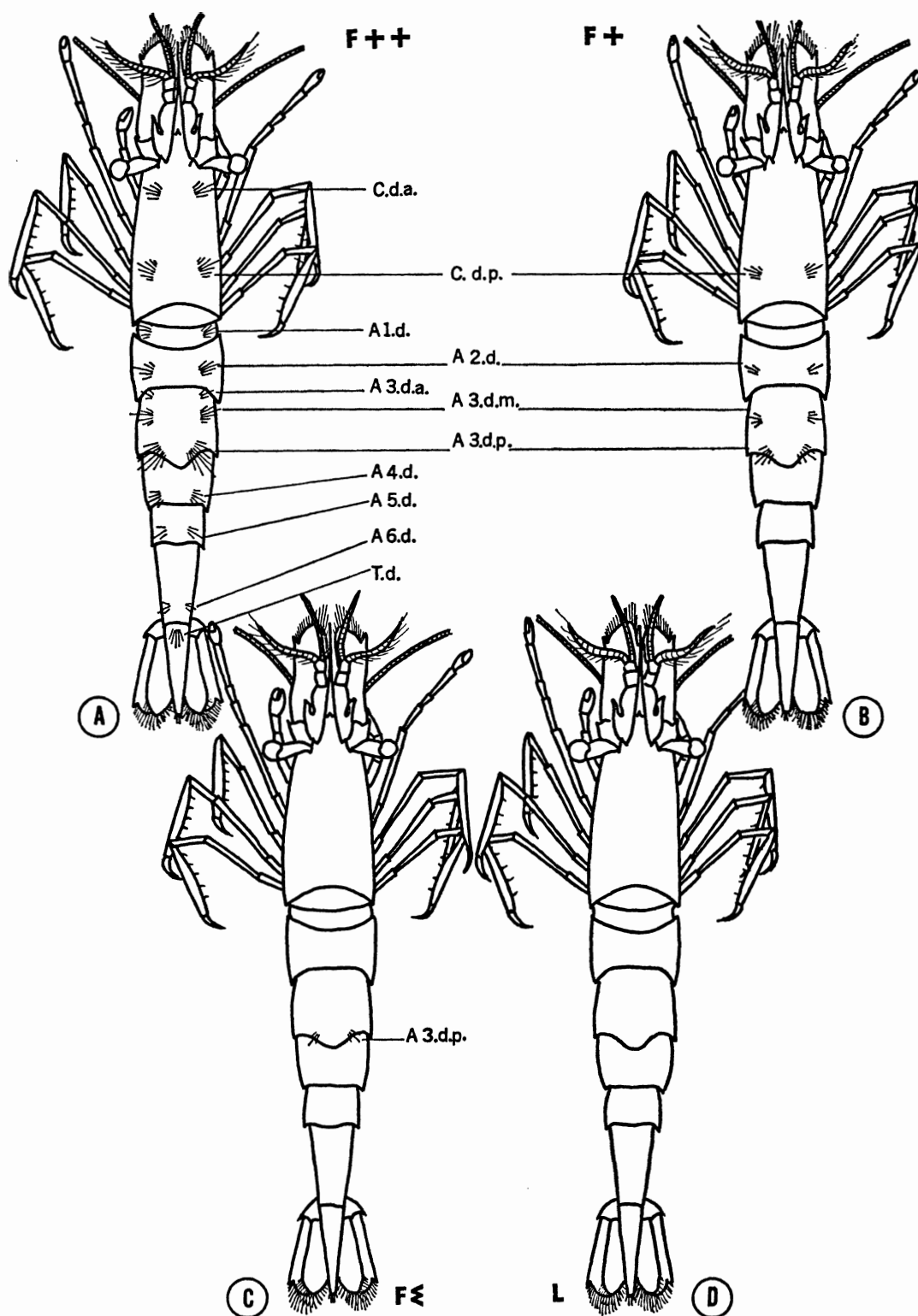


FIG. 3

Hippolyte varians, vues dorsales.

Organisation et répartition des faisceaux de soies du type *fascigera* (F++, F+ et Fξ) et type *lisse* (L). Mêmes abréviations que Fig. 2.

2. Organisation et répartition : distinction de quatre types.

Les faisceaux sont disposés par paires de part et d'autre de l'axe longitudinal du corps, à la surface des tergites et pleurites céphalo-thoraciques et abdominaux ; il n'en existe qu'un seul impair, situé sur le telson, au voisinage de son extrémité proximale. Une diversité étonnante affecte à la fois le nombre des faisceaux présents chez les individus, la quantité de soies composant les différents faisceaux et enfin la taille de chaque soie ; aussi ai-je été amenée à distinguer quatre types désignés par F++, F+, F_ε et L, F signifiant *fascigera*, F++ correspond à la sétosité la plus intense qui diminue progressivement en allant vers le type F+, puis F_ε chez lequel la sétosité encore présente, est réduite au maximum ; enfin L indique le type *lisse* ; il est le signe d'absence totale de soies.

Avant de décrire la répartition générale des soies, il faut mentionner la variabilité topographique se manifestant en outre, à l'intérieur de chacun des quatre types ; en conséquence, j'établis pour chacun d'eux une formule de sétosité maximale et une formule de sétosité minimale, entre lesquelles les divers aspects intermédiaires peuvent être rencontrés. La nomenclature adoptée est simple : les faisceaux étant disposés de part et d'autre de l'axe longitudinal de l'animal, les plus proches de cet axe, situés sur les tergites, sont qualifiés de *dorsaux* ; ceux situés sur les pleurites sont appelés *latéraux* ; on nomme enfin *marginaux* les faisceaux qui se trouvent sur le bord ventral libre des pleurites. Dans l'aire limitée de chaque somite les soies dorsales s'organisent de l'avant vers l'arrière en faisceaux *antérieurs*, *moyens* et *postérieurs* (céphalothorax et 3^e segment abdominal) ; lorsqu'il n'existe qu'un seul groupe dorsal, celui-ci est généralement situé à la limite antérieure du dernier tiers du segment (segments abdominaux 1, 2, 4, 5 et 6).

Le tableau 1 schématise l'organisation et la répartition des faisceaux de soies chez *H. varians* ; les figures 2 et 3 représentent les quatre types et, pour chacun d'eux, celui qui est le plus fréquemment rencontré : pour le type F++, sétosité maximale, pour les types F+, F_ε et L, sétosité minimale. Nous allons voir maintenant en détail, en procédant du plus complexe au plus simple, les quatre types que je propose de distinguer.

a) Type F++ (Fig. 2 A, 3 A et Planche I).

Il correspond au type *fascigera* le plus complet : nombre maximum de faisceaux dont les soies, en quantité maximale, présentent la taille la plus haute. La nomenclature peut se résumer comme suit, avec, entre parenthèses, les abréviations caractérisant la place de chaque faisceau.

- Céphalothorax (C.). Faisceau dorsal antérieur (d.a.) et dorsal postérieur (d.p.).
Faisceau latéral (l.).
- Abdomen :
1^{er} segment (A 1.). Faisceau dorsal (A 1.d.).
Faisceau marginal (A 1.m.).

2 ^e segment (A 2.).	Faisceau dorsal (A 2.d.). Faisceau latéral (A 2.l.). Faisceau marginal (A 2.m.).
3 ^e segment (A 3.).	Faisceau dorsal antérieur (A 3.d.a.), dorsal moyen (A 3.d.m.), dorsal postérieur (A 3.d.p.). Faisceau latéral (A 3.l.). Faisceau marginal (A 3.m.).
4 ^e segment (A 4.).	Faisceau dorsal (A 4.d.). Faisceau marginal (A 4.m.).
5 ^e segment (A 5.).	Faisceau dorsal (A 5.d.). Faisceau marginal (A 5.m.).
6 ^e segment (A 6.).	Faisceau dorsal (A 6.d.).
Telson (T.).	Faisceau dorsal impair (T.d.).

Dans chaque segment, le nombre de soies dorsales par faisceau croît de l'avant vers l'arrière : les faisceaux postérieurs sont les plus fournis. Le nombre de soies marginales et latérales est faible : il est rarement supérieur à cinq.

La description ci-dessus correspond à l'état de sétosité maximale fréquent du type F++ ; la sétosité minimale est donnée dans le tableau 1 ; tous les intermédiaires entre ces deux états extrêmes ont été rencontrés lors des récoltes effectuées au cours d'années successives.

Un individu exceptionnel a été capturé en août 1958 (il s'agissait d'une femelle ovigère longue de 16 mm) ; ce cas extrême pourrait être qualifié de F+++ ; nous le décrivons sommairement car il n'a été rencontré qu'une fois. Un certain nombre de faisceaux pairs supplémentaires viennent se juxtaposer à ceux précédemment décrits :

- C. : 2 faisceaux dorsaux, l'un en avant du d.a. normal et l'autre en arrière du d.p. normal.
2 faisceaux latéraux, l'un dorsal par rapport au l. normal, l'autre ventral.
- A 2. : 1 faisceau dorsal en avant du d.p. normal.
5 faisceaux latéraux, antérieurs ou ventraux par rapport au l. normal.
- A 3. : 1 faisceau latéral ventral par rapport au l. normal.
- A 6. : 1 faisceau dorsal en avant du d. normal.

b) Type F+ (Fig. 2 B et 3 B).

On assiste, dans ce type *fascigera*, à une régression simultanée du nombre des faisceaux, du nombre de soies formant chaque faisceau et enfin de la taille des soies. Le fait caractéristique est dû à l'absence totale, d'une part, de toutes les catégories de soies sur les segments abdominaux 1, 5 et 6 et, d'autre part, de toutes les soies latérales.

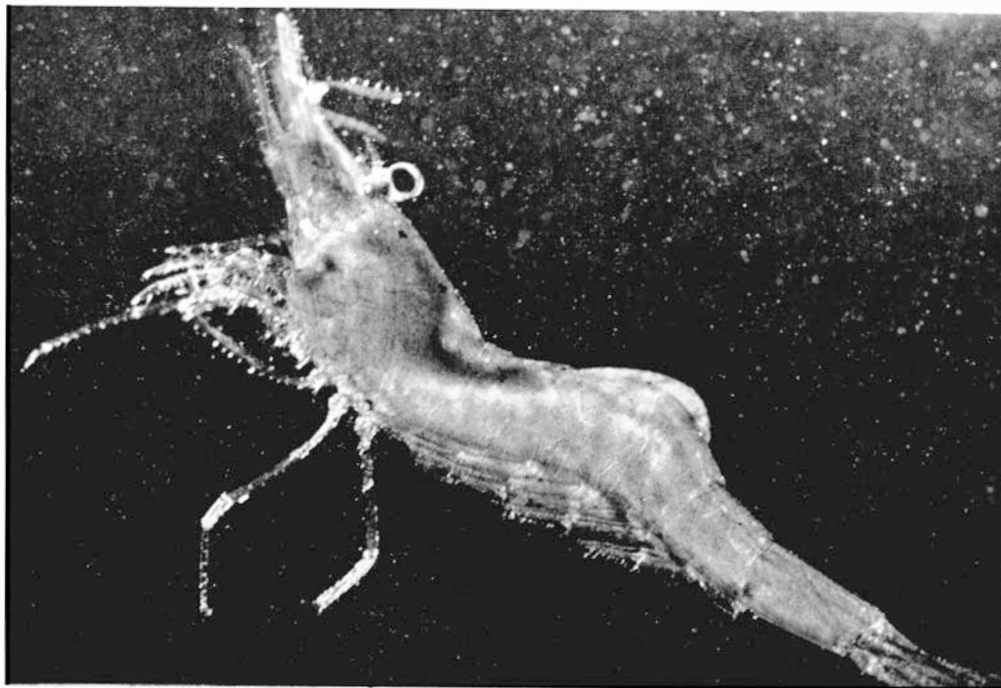
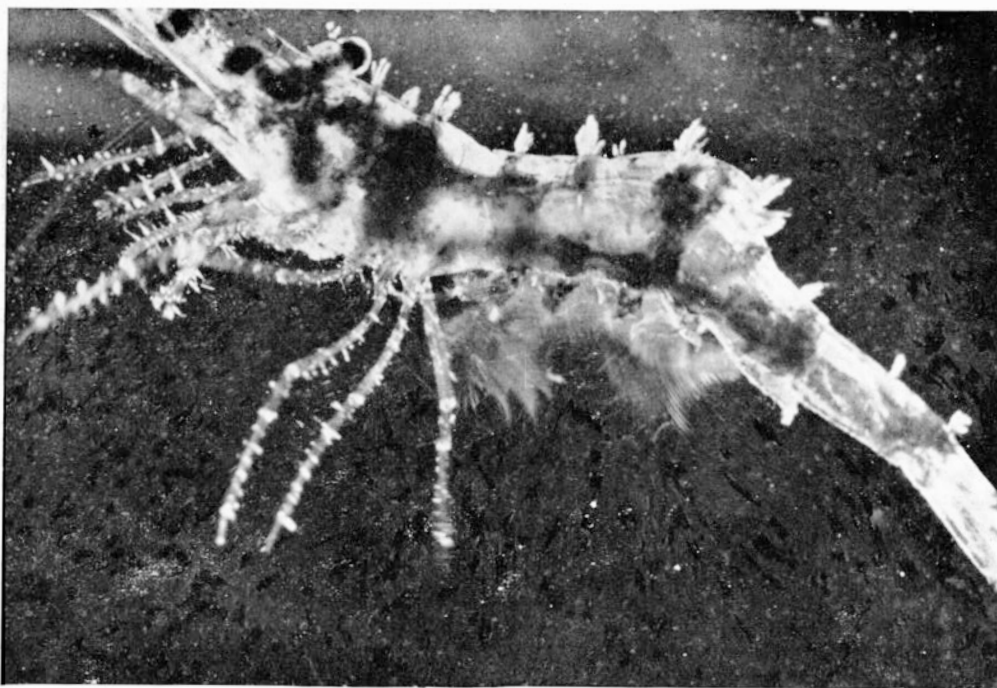
Le tableau I résume l'organisation du type F+ et donne les éléments qui permettent de discerner une sétosité maximale et une sétosité minimale ; cette dernière étant plus couramment rencontrée, elle peut être considérée comme la plus caractéristique à l'intérieur du type F+ ; on la résume par la formule :

C.d.p. ; A 2.d. ; A 3.d.m. et d.p.

TABLEAU 1

Organisation et répartition des faisceaux de soies chez *Hippolyte varians* : les types *fascigera* (F++, F+, F_e) et *lisse* (L). Abréviations concernant la position des faisceaux de soies : d. : dorsaux ; d.a. : dorsaux antérieurs ; d.m. : dorsaux moyens ; d.p. : dorsaux postérieurs ; l. : latéraux ; m. : marginaux.

SEGMENTATION DU CORPS			SÉTOSITÉ MAXIMALE			SÉTOSITÉ MINIMALE				
			Faisceaux de soies dorsaux			latéraux	marginaux	Faisceaux de soies dorsaux		
TYPES FASCIGERA	TYPE F++	CEPHALOTHORAX	d.a.	d.p.	l.		d.a.	d.p.		
		ABDOMEN	1 ^{er} segment	d.		m.	d.			
			2 ^e »	d.	l.	m.	d.	l.	m.	
			3 ^e »	d.a.	d.m.	d.p.	l.	m.	d.m.	d.p.
			4 ^e »	d.		m.	d.			
			5 ^e »	d.		m.			m.	
			6 ^e »	d.						
			Telson	d. (impair)						
	TYPE F+	CEPHALOTHORAX	d.a.	d.p.				d.p.		
		ABDOMEN	1 ^{er} segment							
			2 ^e »	d.		m.	d.			
			3 ^e »	d.m.	d.p.		d.m.	d.p.		
			4 ^e »	d.						
			5 ^e »			m.				
			6 ^e »							
			Telson							
	TYPE F _e	CEPHALOTHORAX								
		ABDOMEN	1 ^{er} segment							
2 ^e »										
3 ^e »										
4 ^e »			d.m.	d.p.			d.p.			
5 ^e »										
6 ^e »										
Telson										
TYPE LISSE	CEPHALOTHORAX									
	ABDOMEN	1 ^{er} segment								
		2 ^e »								
		3 ^e »								
		4 ^e »								
		5 ^e »								
		6 ^e »								
		Telson								



C. CHASSARD-BOUCHAUD

PLANCHE I

Hippolyte varians : type *fascigera* F++ (en haut) et type *lisse* L (en bas) $\times 10$.

c) Type F_e (Fig. 2 C et 3 C).

La diminution de la sétosité atteint son maximum ; les soies encore réduites en nombre et en taille par rapport au type précédent ne sont plus présentes que sur un seul segment abdominal : le 3°. La formule :

A 3.d.p.

correspondant à la sétosité minimale caractérise ce type *fascigera* le plus généralement représenté à l'intérieur de F_e .

Il est à remarquer, à propos des trois types *fascigera* qui viennent d'être décrits, que quelques cas rares (3 à 4 p. cent du total des animaux examinés) se montrent délicats à classer du fait de la disposition des soies non totalement conforme à celle décrite dans le tableau I ; cependant ces variations faibles n'altèrent pas la valeur des trois catégories proposées.

d) Type L (Fig. 2 D, 3 D et Planche I).

Comme nous l'avons déjà expliqué plus haut, ce type *lisse* est caractérisé par l'absence totale de soies.

II. VARIATIONS DE LA SÉTOSITÉ EN FONCTION DES CARACTÈRES PHYSIOLOGIQUES INTRINSÈQUES DE L'ESPÈCE.

Les quatre types d'organisation de la sétosité précédemment définis chez *Hippolyte varians* présentent, comme nous allons le voir en premier lieu, certains rapports avec divers facteurs tels que le sexe, l'état lié à la reproduction, la taille et la livrée chromatique. Ces relations ont pu être établies d'après des récoltes de populations d'un effectif total allant de 1.000 (nombre minimum) à 1.500 échantillons selon les cas. Nous étudierons en second lieu, dans la dernière partie de ce paragraphe, l'évolution de la sétosité, au cours de cycles d'intermue successifs chez des animaux maintenus en élevage. Précisons immédiatement un fait important, étant donné la multiplicité des causes de variation individuelle de la sétosité : l'organisation et la répartition des faisceaux de soies chez un même animal demeurent constantes tout au long des différentes étapes du cycle d'une intermue donnée ; aucun changement n'est observable à l'intérieur de ce laps de temps.

1. Variation en fonction du sexe et de l'état lié à la reproduction (Tableau 2).

Le tableau 2 donne les résultats relatifs aux mâles, aux femelles en état de non reproduction et aux femelles ovigères. Trois faits sont immédiatement mis en évidence : le plus grand nombre de mâles (61,5 p. cent) appartient au type *lisse* ; aucun mâle ne présente le caractère *fascigera* F++ ; enfin, la majorité des femelles ovigères est affectée de la sétosité maximale (45,5 p. cent de *fascigera* F++). C'est chez les femelles en général que la sétosité est la plus répandue ; alors que les femelles en état de non reproduction se répartissent à

TABLEAU 2

Variation de la sétosité (L : type *lisse* ; F_e, F+ et F++ : types *fascigera*) en fonction du sexe et de l'état lié à la reproduction chez *Hippolyte varians*.

SÉTOSITÉ	MALES	FEMELLES	FEMELLES OVIGÈRES
	(Pourcentage évalué par rapport au nombre total des mâles)	(Pourcentage évalué par rapport au nombre total des femelles non ovigères)	(Pourcentage évalué par rapport au nombre total des femelles ovigères)
L	61,5	24,7	14,2
F _e	29,2	28,4	10,5
F+	9,3	31,6	29,8
F++	0	15,3	45,5

peu près également à l'intérieur de chacun des quatre types, les femelles ovigères, elles, atteignent un maximum à la fois par la sétosité la plus abondante (F++) et par le nombre d'individus qui

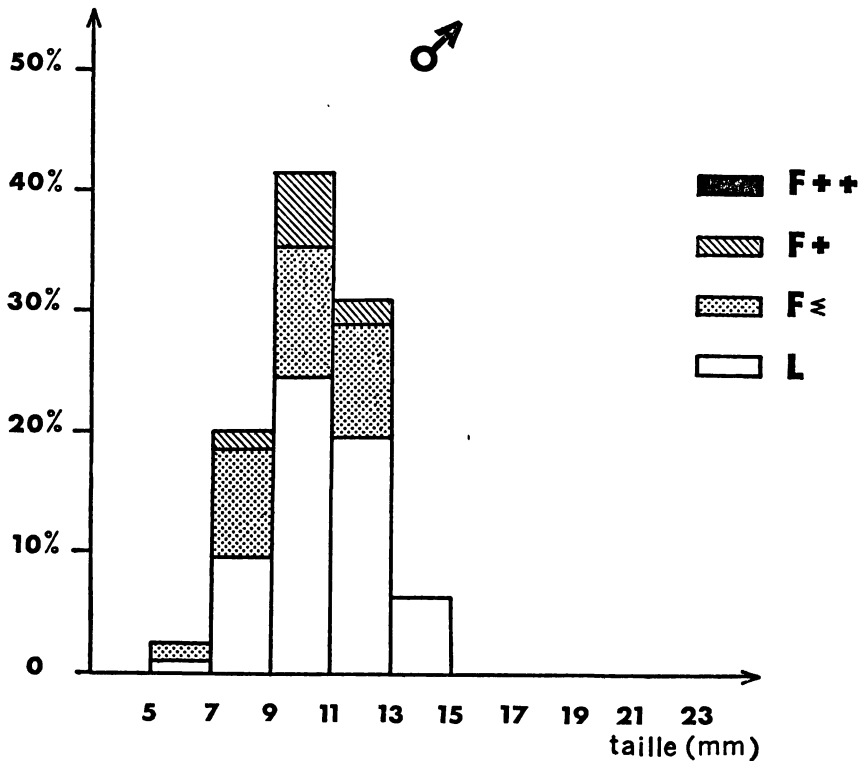


FIG. 4

Polygone de fréquence représentant les variations de la sétosité (types *fascigera* : F++, F+ et F_e ; type *lisse* : L) en fonction de la taille chez les *Hippolyte varians* mâles.

En abscisses : longueur des animaux répartis en classes de 2 mm d'intervalle ; en ordonnées : pourcentage d'individus, évalué par rapport au nombre total de mâles, se répartissant dans chaque classe.

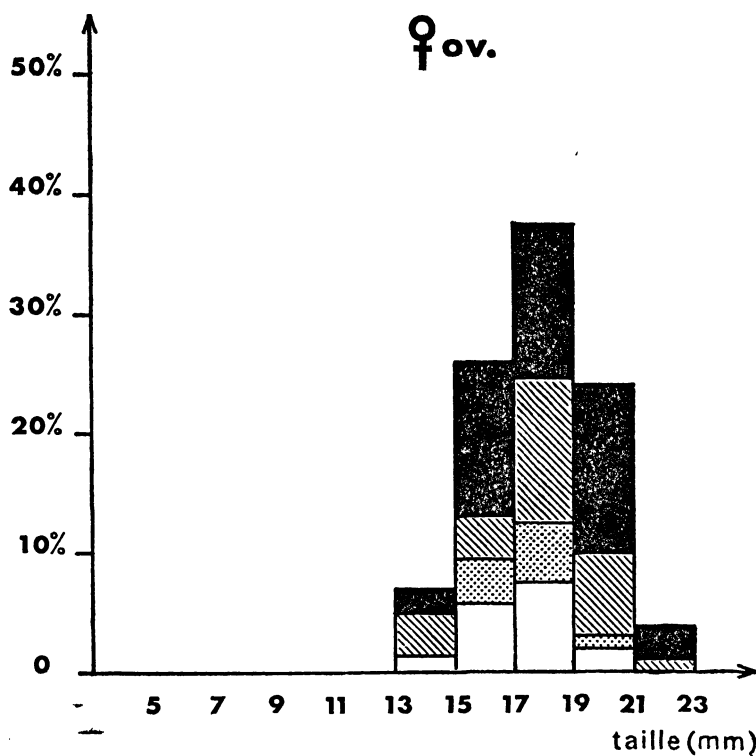
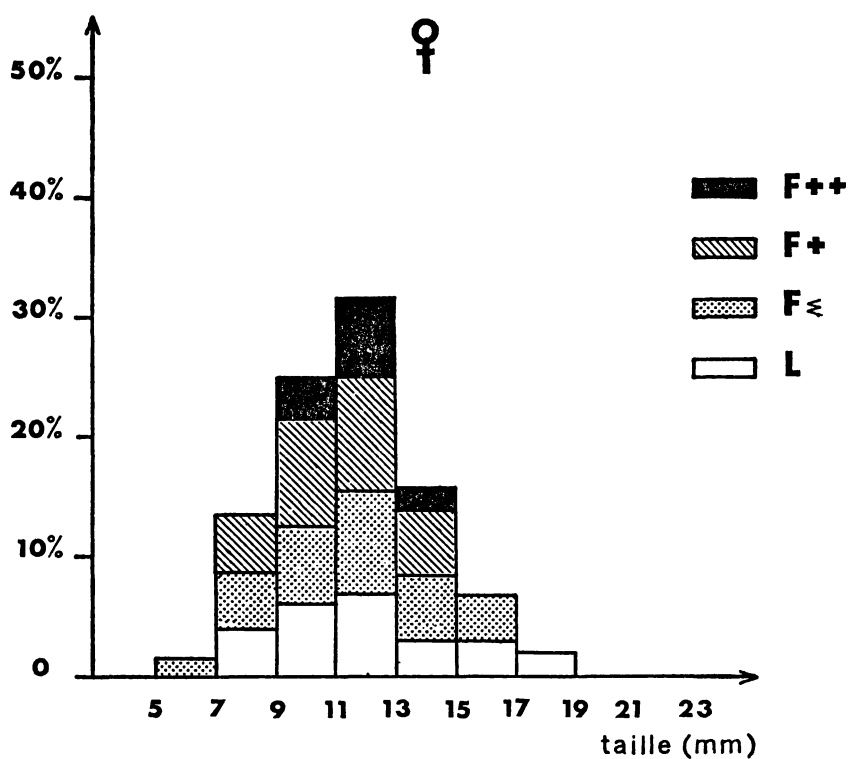


FIG. 5

Polygones de fréquence représentant les variations de la sétosité (types *fascigera* : F++, F+ et F_e ; type *lisse* : L) en fonction de la taille chez les *Hippolyte varians* femelles non ovigères (en haut) et femelles ovigères (en bas).

En abscisses : longueur des animaux répartis en classes de 2 mm d'intervalle ; en ordonnées : pourcentage d'individus, évalué par rapport au nombre total des femelles non ovigères (en haut), des femelles ovigères (en bas), se répartissant dans chaque classe.

en sont affectés (le total des types F représente 85,8 p. cent des spécimens).

En conclusion, nous pouvons établir dès maintenant que, bien que le caractère *fascigera* ne soit pas uniquement propre aux femelles ovigères, c'est chez ces dernières qu'il atteint le plus fréquemment la forme maximale (F++) jamais rencontrée chez les mâles.

2. Variation en fonction de la taille (Fig. 4 et 5).

Des polygones de fréquence ont été respectivement établis pour les mâles (Fig. 4), les femelles non ovigères et les femelles ovigères (Fig. 5), répartis en classes de 2 mm d'intervalle pour connaître la variabilité éventuelle de la sétosité en fonction de la taille des individus (1).

L'étude du graphique se rapportant aux mâles, montre que le type *lisse* (L) affecte les animaux de toutes tailles ; le type *fascigera* F_e se présente, par rapport au type L chez un nombre plus limité d'échantillons (de 5 à 12 mm de long) ; enfin, le type *fascigera* F+ n'existe que chez les *Hippolyte* dont la taille varie de 7 à 12 mm avec un mode commun aux trois types, compris entre 9 et 11 mm. Rappelons qu'il n'existe pas de mâle du type F++.

La figure se rapportant aux femelles non ovigères traduit une répartition d'une part beaucoup plus étendue de chacun des types L, F_e, F+ et F++ parmi les différentes classes et, d'autre part, sensiblement égale à l'intérieur de chaque classe ; on remarque le nombre peu élevé de spécimens F++. Le mode est le même pour les quatre types : il est compris entre 11 et 13 mm.

Le polygone de fréquence établi pour les femelles ovigères met en évidence, de la même façon, l'existence des quatre types dans toutes les classes avec, entre autres, le caractère F++, présent chez les individus de toutes tailles, nettement plus fréquent d'une manière générale que chez les femelles non ovigères et plus souvent rencontré chez les animaux compris entre 15 et 21 mm de long. Le mode, identique pour les quatre types, se situe entre 17 et 19 mm.

En conclusion, les polygones de fréquence établis respectivement pour les mâles, les femelles et les femelles ovigères, montrent que la variation de la sétosité présente une distribution étendue de chacun des types considérés parmi les échantillons de différentes tailles. Il n'y a pas de fluctuation de la répartition des faisceaux de soies que l'on puisse considérer comme étant directement fonction de la taille des individus.

3. Variation en fonction de la livrée chromatique (Tableau 3).

Un effectif total de 585 spécimens à livrée *uniforme* (U.) et de 838 spécimens à livrée *hétérogène* (H.) correspondant aux trois cou-

(1) Il est à noter que les populations d'*Hippolyte varians* récoltées par Turquier en 1961 dans la région de Luc-sur-Mer comportent des animaux de tailles plus grandes (la taille maximale des mâles est de 18 mm, celle des femelles de 29 mm) que celles des échantillons récoltés par moi-même à Roscoff (la taille maximale des mâles est de 14 mm, celle des femelles de 22 mm).

leurs rouge, verte et brune, a été récolté sur les différentes algues (Rhodophycées, Chlorophycées et Phéophycées) en vue d'examiner la variabilité éventuelle de la sétosité en fonction de la livrée chromatique. Sans entrer dans le détail des résultats fournis par le tableau 3 qui traduit le pourcentage d'individus appartenant à chaque catégorie de livrée chromatique et observé pour chaque type de sétosité, on peut

TABLEAU 3

Variation de la sétosité (L : type *lisse* ; F_e, F+ et F++ : types *fascigera*) en fonction de la livrée chromatique (U. : livrée *uniforme* ; H. : livrée *hétérogène*) chez *Hippolyte varians*.

LIVRÉES CHROMATIQUES		SÉTOSITÉ			
		L	F _e	F+	F++
UNIFORME	U. ROUGE (Pourcentage évalué par rapport au nombre total d'individus à livrée U. rouge)	52	27	21	0
	U. VERTE (Pourcentage évalué par rapport au nombre total d'individus à livrée U. verte)	72	13,9	8,9	5,2
	U. BRUNE (Pourcentage évalué par rapport au nombre total d'individus à livrée U. brune)	40,2	23,3	32,4	3,9
	U. TOTAL (Pourcentage évalué par rapport au nombre total d'individus à livrée U.)	66,1	16,2	13,1	4,6
HÉTÉROGÈNE	H. ROUGE (Pourcentage évalué par rapport au nombre total d'individus à livrée H. rouge)	38,1	27,2	27,2	7,5
	H. VERTE (Pourcentage évalué par rapport au nombre total d'individus à livrée H. verte)	21,1	15,7	47,5	15,7
	H. BRUNE (Pourcentage évalué par rapport au nombre total d'individus à livrée H. brune)	24,6	22,5	31,5	21,4
	H. TOTAL (Pourcentage évalué par rapport au nombre total d'individus à livrée H.)	28,2	23,6	30,7	17,5

conclure que la majorité des animaux à livrée *uniforme* (66 p. cent) sont du type *lisse* (L) alors que les animaux à livrée *hétérogène* se répartissent à peu près également dans les quatre types *lisse* (L) et *fascigera* (F_e, F+ et F++).

4. Étude de la variation au cours de cycles d'intermue successifs (Tableau 4).

Des élevages réalisés à la Station Biologique de Roscoff, portant sur 228 individus isolés dans des bacs soumis à un circuit d'eau de mer courante et ne contenant toujours qu'un seul animal, ont permis

de suivre les *H. varians* pendant au moins trois cycles d'intermue successifs. La variabilité éventuelle de la sétosité en fonction du temps pouvant être ainsi étudiée, nous avons envisagé tous les états initiaux possibles, à savoir : mâles L, F_e, F+, femelles et femelles ovigères L, F_e, F+, F++ et enfin les femelles devenant ovigères en cours d'expérimentation ; le tableau 4 consigne l'état final relevé dans chacun des cas.

TABLEAU 4

Variation de la sétosité (L : type *lisse* ; F_e, F+ et F++ : types *fascigera*) au cours de trois cycles d'intermue successifs (état initial : mue_n ; état final : mue_{n+3}) chez *Hippolyte varians*.

Les chiffres entre parenthèses expriment l'état final en pourcentage.

Sexe	Etat Initial	Etat final	Sexe	Etat Initial	Etat final	Sexe	Etat Initial	Etat final
♂	L	L (100)	♀	L	♀ L (100)	♀ ov.	L	L (60)
				L	♀ ov. F _e (100)			F _e (40)
	F _e	L (80) F _e (20)		F _e	♀ L (20) ♀ F _e (80)		F _e	L (10)
				F _e	♀ ov. F _e (25) ♀ ov. F+ (75)			F _e (90)
	F+	F _e (30) F+ (70)		F+	♀ L (20) ♀ F+ (80)		F+	L (15) F _e (7) F+ (78)
				F+	♀ ov. F+ (50) ♀ ov. F+ + (50)			
				F+ +	♀ F+ (20) ♀ F+ + (80)		F+ +	L (10) F _e (30) F+ (30) F+ + (30)
				F+ +	♀ ov. F+ + (100)			

a) Résultats.

L'examen du tableau 4 montre trois possibilités de variations : la régression, le maintien ou l'augmentation de la sétosité. Chez les mâles et les femelles ovigères la régression ou le maintien des faisceaux de soies sont d'un caractère général ; aucun accroissement n'est observé en élevage. Par contre, chez les femelles devenant ovigères en cours d'expérimentation, on note un état final caractérisé soit par un maintien, soit par une augmentation de la sétosité, mais jamais par une diminution. On peut donc supposer que, bien que la forme *fascigera* ne soit pas uniquement liée aux femelles ovigères, l'apparition des phénomènes physiologiques en rapport avec l'état lié à la reproduction, constitue un des facteurs qui favorisent sa réalisation.

b) Modes de réalisation des transformations observées.

— *Le maintien de la sétosité* ne pose aucun problème ; les faisceaux de soies en éventail sont renouvelés dans leur ensemble selon un processus classique : dans la période qui précède la mue, on

observe à travers les téguments transparents, la formation progressive, dans le plan perpendiculaire à celui occupé par les faisceaux actuels, des futures soies qui sont alors demi invaginées (leur taille est égale à la moitié de leur hauteur totale définitive) et qui se dévaginèrent lors de l'exuviation.

— *La régression de la sétosité* présente, en opposition, un aspect inattendu. Morphologiquement, à l'intérieur de chaque faisceau, on peut constater une réduction du nombre des soies et une diminution de la taille de chaque soie. Topographiquement, c'est-à-dire au point de vue de la répartition des faisceaux à la surface du corps de l'animal, les transformations sont particulièrement intéressantes. En effet, à l'intérieur de l'aire limitée de chaque tergite abdominal ou de celle plus étendue de l'ensemble du tergite céphalothoracique, la régression se fait de la manière suivante : elle atteint toujours, en premier lieu, les faisceaux dorsaux antérieurs, puis les faisceaux dorsaux moyens et lorsque ces deux séries ont disparu dans l'ordre indiqué, seuls les dorsaux postérieurs subsistent ; c'est une règle absolument générale que l'on peut encore formuler ainsi : lorsqu'une seule paire de faisceaux dorsaux demeure par segment, ce sont toujours les postérieurs. Il existerait ainsi une sorte de *gradient axial antéro-postérieur* selon lequel se ferait la régression de la sétosité. Sur les pleurites d'autre part, les faisceaux latéraux disparaissent avant les marginaux.

Si l'on considère maintenant le mode général de régression, non plus au niveau d'un seul somite, mais pour l'ensemble de l'abdomen d'*Hippolyte varians*, un autre caractère important se dégage : la disparition des faisceaux dorsaux se fait de part et d'autre du segment n° 3 ; en avant de celui-ci, la régression affecte le 1^{er}, puis le 2^e, c'est-à-dire qu'elle se fait antéro-postérieurement ; en arrière de ce segment n° 3, elle affecte d'abord le telson, puis le 6^e, puis le 5^e et enfin le 4^e segment : elle a lieu cette fois dans le sens postéro-antérieur.

Ces deux gradients qui se superposent, l'un localisé segmentairement et toujours antéro-postérieur, l'autre généralisé et se manifestant de part et d'autre du 3^e segment abdominal, traduisent un caractère très particulier du mode de régression de ces faisceaux de soies.

— *L'accroissement de la sétosité* observé chez les femelles qui deviennent ovigères, se réalise selon les deux mêmes gradients mais établis en sens inverse et selon les deux processus suivants : selon le premier, les faisceaux de soies dorsaux qui apparaissent d'abord sont toujours en position postérieure sur chaque segment, les suivants étant les moyens, puis les antérieurs ; selon le second, le segment abdominal à présenter d'abord des soies est toujours le 3^e, la sétosité gagnant ensuite vers l'avant et vers l'arrière, de part et d'autre de ce 3^e segment.

En conclusion, les variations de la sétosité, observées chez *H. varians* présentant la forme *fascigera*, ne se font pas sans ordre, mais obéissent au contraire à deux gradients distincts particulièrement nets. Ces deux gradients se retrouvent d'ailleurs, statiquement

exprimés, si l'on se reporte au tableau 1 qui donne la répartition des faisceaux et la distinction des quatre types qui, dans le sens de la régression des soies, correspondent à F++, F+, F_ε et L.

III. POSSIBILITÉ D'UNE ACTION DES FACTEURS DU MILIEU SUR LA VARIATION DE LA SÉTOSITÉ (Tableaux 5 et 6).

On connaît chez les Arthropodes plusieurs exemples d'influence des facteurs externes tels que la température et la lumière sur le développement de divers Insectes ou bien telle que la salinité de l'eau sur la morphologie de certains Crustacés. Or, il m'est apparu chez *H. varians* qu'il pourrait être intéressant de prendre en considération le facteur température.

Les données concernant les moyennes de températures ont été relevées à l'extérieur sous abri par la Station Météorologique de l'île de Batz (1) (proche des lieux de récolte) et bien qu'elles ne concernent

TABLEAU 5

Variation de la sétosité (L : type *lisse* ; F_ε, F+ et F++ : types *fascigera*) établie en pourcentages évalués par rapport à l'effectif mensuel total et possibilité d'action de la température étudiée au cours de la même année chez *Hippolyte varians*.

MOIS	MOYENNES DE TEMPÉRATURE MENSUELLE	SÉTOSITÉ				
		L	F _ε	F+	F++	F Total (F _ε , F+, F++)
Juillet 1957	16°3	36,5	17,8	20	25,7	63,5
Sept. 1957	15°3	35	31,2	20,6	13,2	65
Octobre 1957	13°6	34	24	22	20	66

pas la température de l'eau, elles nous fournissent indirectement des renseignements qui sont susceptibles de nous servir utilement de référence.

En effet, si l'on examine le tableau 5 qui donne les moyennes des températures mensuelles relevées en 1957 pour les mois où nous avons effectué des récoltes, on constate que plus la température baisse et plus le taux d'animaux présentant le type *fascigera* augmente.

D'autre part, si l'on compare (Tableau 6) l'état de la sétosité des populations capturées, non plus au cours de plusieurs mois d'une même année, mais pendant le mois d'août des années 1954, 1956 et 1958, on observe le phénomène de concordance suivant : le début de l'année 1956 a été marqué par un mois de février particulièrement froid (moyenne de température : 2°2, 15 jours de gel et 10 jours de neige) (1) et les animaux récoltés en août montrent un taux anormalement élevé (si on le compare à celui des années 1954 et 1958) de Crevettes appartenant au type *fascigera* (75,4 p. cent).

(1) Ces données nous ont été aimablement fournies par le Bureau des renseignements climatologiques de la Météorologie Nationale.

Il est évidemment nécessaire de vérifier cette hypothèse d'une éventuelle thermosensibilité de l'espèce par une étude approfondie que nous nous proposons de faire, basée sur des élevages soumis à une gamme de températures constantes.

TABLEAU 6

Variation de la sétosité (L : type *lisse* ; F_g, F+ et F++ : types *fascigera*) établie en pourcentages évalués par rapport à l'effectif annuel total et possibilité d'action de la température étudiée au cours des trois années 1954, 1956 et 1958, chez *Hippolyte varians*.

ANNÉES	MOYENNES DE TEMPÉRATURE MENSUELLE		SÉTOSITÉ				
	Février	Août	L	Fg	F+	F++	F Total (Fg, F+, F++)
1954	6°5 (5 jours de gel)	15°5	57,4	13,2	25,6	3,8	42,6
1956	2°2 (15 jours de gel)	14°5	24,6	13,8	32,3	29,3	75,4
1958	8°9	16°5	46	21,4	8,5	24,1	54

IV. CONCLUSIONS.

Hippolyte varians est une espèce particulièrement complexe qui pose, entre autres problèmes, celui de l'existence des types *lisse* et *fascigera*, ce dernier étant caractérisé par la présence de faisceaux de soies en éventail, répartis selon un ordre strict à la surface du corps et susceptibles de subir des modifications topographiques qui se réalisent toujours selon deux gradients axiaux nettement établis.

Le terme de « type » me semble nettement préférable à celui habituellement utilisé de « variété », pour les raisons suivantes : tandis que la « variété » correspond à une subdivision de l'espèce, le « type » représente une forme générale autour de laquelle oscillent les variations individuelles et qu'un même animal peut présenter successivement ; les quatre types *lisse* et *fascigera* répondent ainsi à la définition.

Cette sétosité, qui n'atteint son complet développement que chez les femelles, n'a cependant pas la valeur d'un caractère sexuel secondaire puisqu'on la retrouve à l'état atténué chez les mâles. Elle semble être la manifestation de fluctuations phénotypiques importantes à l'intérieur de l'espèce, dépendant sûrement des états physiologiques intrinsèques et soumises peut-être à l'influence des facteurs du milieu.

Summary

The species *Hippolyte varians* involves two types, one bare "*lisse*" (L), the other "*fascigera*" (F); the last one is characterized by the presence of fan-shaped fascicles of sensory hairs which cover the body surface according to specific patterns; the *fascigera* type which varies in hair density and pattern may exhibit three aspects which range in decreasing order from F++, F+ to F_g. Several factors contributing to variations in hair pattern are closely associated with specific physiological characters. Nearly all the males assume the *lisse* type whereas the *fascigera* F++ type which is never to be found in males, frequently

occurs, on the contrary, in egg-carrying females. No connection between size of animals and pattern of sensory hairs fascicles is to be observed. Most of the specimens displaying the "uniform" colour pattern belong to the *lisse* type whereas the specimens displaying the "heterogenous" colour pattern are fairly equally distributed within both *lisse* and *fascigera* types. Hair pattern variations, followed in samples individually investigated during the course of their successive intermolt cycles, are shown to occur according two gradients along the axis of the animal, one segmentally localized, the other extended to the whole body; they correspond to a very peculiar process of hair system evolution. The external medium, moreover, may be supposed to be involved as a matter of variation: lower temperatures seem to promote realization of the *fascigera* type.

As a general conclusion, both *lisse* and *fascigera* types express themselves as a noteworthy phenotypic variation widely extended within the species *Hippolyte varians*.

Zusammenfassung

Die Art *Hippolyte varians* ist vorwiegend durch zwei Typen vertreten: der eine glatt « *lisse* » (L), der andere « *fascigera* » (F); der letztere ist gekennzeichnet durch fächerförmige Bündel von Sinneshaaren, die in einer bestimmten Anordnung auf der Oberfläche des Organismus verteilt sind. Der Typus *fascigera* tritt in drei verschiedenen Aspekten auf, die ich je nach der Dichte und dem Verteilungsmuster der Borsten, mit abnehmender Behaarung folgendermassen einordne: F++, F+ und F-. Die arteigenen physiologischen Faktoren, die Variationen der Behaarung bedingen, sind zahlreich. Die Männchen sind fast immer vom Typus *lisse* und zeigen nie das Merkmal *fascigera* F++, das man dagegen bei ovigeren Weibchen besonders häufig findet. Die Verteilung der Haarbündel hängt nicht von der Grösse der Tiere ab. Die Individuen mit « einförmigem » Chromatophorensystem sind meistens vom Typus « *lisse* », während die Tiere mit « heterogenem » Chromatophorensystem ungefähr mit gleicher Häufigkeit den Typus *lisse* und den Typus *fascigera* zeigen. Die Änderungen des Behaarungsmusters bei einzeln verfolgten Individuen im Verlaufe aufeinanderfolgender Häutungszyklen weisen zwei axiale Gradienten auf, der eine in Segmenten lokalisiert, der andere generell; sie stellen einen sehr speziellen Modus der Evolution des Behaarungssystems dar. Als äussere Ursachen der Variation kann man die Wirkung von Milieufaktoren ins Auge fassen: niedrige Temperaturen scheinen die Verwirklichung des *fascigera* Typus zu begünstigen.

Zusammenfassend kann man sagen dass die Typen *lisse* und *fascigera* der Art *Hippolyte varians* der Ausdruck einer bemerkenswerten phänotypischen Variation innerhalb einer Art sind.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- CHASSARD-BOUCHAUD, C., 1965. — L'adaptation chromatique chez les Natantia (Crustacés Décapodes). *Cah. Biol. Mar.* 6, 5, pp. 469-576.
- GOSSE, P.H., 1853. — Notes on some new or little-known Marine Animals. *Ann. and Mag. of Nat. Hist.* 2, 12, 69, pp. 153-159.
- HOLTHUIS, L.B., 1950. — Decapoda (K IX) A. Natantia, Macrura Reptantia, Anomura. *Fauna van Nederland, Leiden*, 15, pp. 1-166.
- NIEZABITOWSKY, E.L., 1913. — Über fächerförmige Sinneshaare von *Hippolyte* Leach (*Virbius Otto*). *Krakow Bull. Intern. Acad.* B p. 10.
- TURQUIER, Y., 1963. — Sur le dimorphisme sexuel chez deux espèces de crevettes: *Hippolyte varians* Leach et *Hippolyte leptocerus* (Heller). *Bull. Soc. Linn. de Normandie*, 10, 4, pp. 111-118.
- WALKER, A.O., 1899. — *Hippolyte fascigera*, Gosse and *Hippolyte gracilis* (Heller). *Ann. and Mag. of Nat. Hist.*, 7, 3.