

OBSERVATIONS SUR LA BIOLOGIE DE *PHRONIMA CURVIPES* VOSS. (AMPHIPODE HYPÉRIDE) ET DESCRIPTION DU MÂLE ADULTE.

par

Philippe Laval

Station zoologique, Villefranche-sur-Mer (Alpes-Maritimes).

Résumé

La capture d'un couple de *Phronima curvipes* dans une même pêche de plancton a permis de décrire le mâle adulte, qui était inconnu. Ce mâle est comparé à ceux des espèces voisines.

La construction en élevage par la femelle, à partir du Siphonophore *Abylopsis tetragona*, d'un « tonneau » semblable à celui dans lequel elle a été trouvée, a pu être étudiée, ainsi que la nutrition.

Quelques observations sont également apportées sur les tonneaux de *Phronima colletti* et *P. stebbingii*.

Introduction

Les Phronimes sont connues pour vivre dans des « tonneaux » transparents ouverts aux deux extrémités, façonnés à partir d'animaux du macroplancton. Les quelques observations et les hypothèses, souvent anciennes, sur l'origine et la construction du tonneau concernent surtout *Phronima sedentaria* (Forsk.) et *P. atlantica* Guér., les deux espèces les plus grandes et les plus communes, ou bien des espèces indéterminées, les sept espèces reconnues actuellement n'ayant été séparées qu'en 1901 par Vosseler.

Le tonneau de *P. sedentaria* et de *P. atlantica* est, depuis les observations de Pagenstecher (1861), Claus (1872) et Mayer (1879), classiquement attribué à des Salpes et des Pyrosomes. Mayer (1879) et Dudich (1926) mentionnent également l'utilisation de Siphonophores, mais sans identifier l'espèce de la Phronime.

Phronima colletti Bov. a été trouvée par Chun (1889, 1896) dans *Abyla trigona* et par Vosseler (1901) avec *Diphyes* (Siphonophores Calycophores). On ne possède pas de données sur le tonneau des autres espèces.

Enfin, la systématique des Phronimes pose encore beaucoup de problèmes. Pour plusieurs espèces, l'un des sexes n'est toujours pas connu et, pour toutes, la détermination des jeunes est difficile.

Ce travail présente des observations sur la construction du tonneau à partir d'un Siphonophore et le comportement de *Phronima curvipes* Voss., ainsi que la description du mâle, qui était inconnu. Quelques données nouvelles sont également apportées sur la biologie et la systématique des espèces voisines.

Matériel et élevages.

J'ai pu observer et élever *Phronima curvipes*, espèce très peu fréquente à Villefranche, à deux occasions seulement ; la rareté de cette espèce est manifeste si l'on compare le nombre de captures de *P. sedentaria*, une centaine, effectuées pendant la même période (environ 5 ans).

Le 9 décembre 1965, une femelle adulte de *Phronima curvipes* a été trouvée à l'intérieur d'une cloche postérieure modifiée, mais reconnaissable, du Siphonophore Calycophore *Abylopsis tetragona* (Otto), dans une pêche de plancton effectuée devant la rade de Villefranche (à 100 m de profondeur environ, filet non fermant).

Le nectophore de l'*Abylopsis* était largement ouvert à son extrémité antérieure, constituant ainsi une sorte de « tonneau » ouvert aux deux bouts ; la cloche antérieure, le stolon et le vélum de la cloche postérieure avaient disparu.

Cette femelle mesurait 12,5 mm et sa cavité incubatrice était vide. Elle était manifestement en place dans le Siphonophore, qu'elle propulsait au moyen de ses pléopodes. Lorsqu'elle rencontrait un obstacle, elle effectuait rapidement dans le tonneau, grâce à la « culbute » décrite en détail par Minkiewicz (1909 b) chez *P. sedentaria*, un retournement complet permettant la propulsion en sens inverse.

Placée en élevage, elle est restée une semaine à l'intérieur de son tonneau, qu'elle a ensuite quitté après l'avoir à demi dévoré, vraisemblablement par suite du manque de nourriture.

Le 15 juin 1967, une pêche de plancton effectuée dans les mêmes conditions que la précédente, rapportait deux jeunes Phronimes, un mâle et une femelle, en même temps que deux cloches postérieures d'*Abylopsis tetragona* ouvertes aux deux extrémités. Les deux Phronimes furent aussitôt mises en présence de ces tonneaux dans lesquels elles s'installèrent immédiatement (Pl. I), en montrant le comportement évoqué plus haut.

La femelle fut élevée jusqu'à l'état adulte, ce qui permit de la déterminer avec certitude comme *P. curvipes*. Pendant cet élevage qui dura 15 jours (à la température de 20-23° C, dans un cristalliseur de 150 ml dont l'eau, provenant du large, était changée tous les jours), la femelle a mué deux fois, dans la nuit qui suivit sa capture et pendant celle du 29 au 30 juin, avant d'acquérir une cavité incubatrice.

A cause des conditions d'élevage peut-être (chocs répétés contre les parois du cristalliseur et nourriture insuffisante), la femelle finit par quitter son tonneau, un peu dévoré à une extrémité, après 9 jours. Elle fut alors mise en présence d'un *Abylopsis tetragona* intact, pêché le jour même. La Phronime y pénétra aussitôt et construisit à partir du Siphonophore un tonneau identique à celui trouvé dans le plancton (Pl. II). La construction du tonneau et la nutrition seront étudiées en détail ci-dessous.

Le mâle capturé avec la femelle est passé à l'état adulte en une seule mue, coïncidant avec la première mue de la femelle. Son comportement dans le tonneau était identique à celui de la femelle. Après 5 jours d'élevage, il a été retiré de son tonneau et fixé au formol pour une étude morphologique.

Ce mâle diffère par un ensemble de caractères de tous les autres mâles de *Phronima* connus. La présence dans la même pêche, dans un tonneau identique, d'une femelle de *P. curvipes* (dont le mâle est inconnu) et la similitude de certains caractères morphologiques, me font attribuer ce mâle à cette espèce.

Les mâles de *P. colletti* et de *P. stebbingii* qui lui sont comparés ont été isolés à bord du R.R.S. « Discovery », pendant une campagne dans l'Atlantique Nord en octobre-novembre 1966. Les deux espèces proviennent de pêches de surface, effectuées en dehors du programme d'écologie, au nord de Madère (station 6127, 32°56' N - 16°40' W : *P. colletti*, 2 mâles adultes ; station 6129, 32°55' N - 16°55' W : *P. colletti*, un mâle adulte, *P. stebbingii*, un mâle adulte).

Je suis redevable à M. R.I. Currie, National Institute of Oceanography, Wormley, et au Professeur P. Tchernia, Laboratoire d'Océanographie physique du Muséum national d'Histoire naturelle, de ma participation à cette campagne. Je remercie également le Dr M.R. Clarke, responsable de cette mission, pour les facilités d'étude qu'il a mises à ma disposition.

Enfin à Villefranche-sur-Mer, C. Carré, maître-assistant à la Station zoologique, m'a fait bénéficier de son expérience des Siphonophores ; je l'en remercie vivement.

MORPHOLOGIE.

Le mâle adulte de *Phronima curvipes*.

La figure 1 représente l'animal, après fixation au formol. Les proportions du corps ont été contrôlées soigneusement au moyen d'une centaine de mesures au micromètre ; sur le dessin du corps, j'ai ajouté les périoïpodes III à VII, disséqués et dessinés séparément au microscope à projection « Projectina » (dont la distorsion était négligeable pour les grossissements employés). Je me contenterai donc, dans la description qui suit, d'insister sur les particularités importantes et les caractères non visibles sur le dessin.

La taille de cet individu est de 7,7 mm (mesurée du bord antérieur de la tête à l'extrémité du telson, en suivant le bord dorsal des segments).

Le segment VII du mésosome est un peu plus grand (1,06 : 1)

que le segment I du métasome ; les bords latéraux de ce dernier sont très légèrement concaves. Le flagellum des antennes II compte 8 articles du côté gauche et 9 du côté droit chez cet individu : le premier article, deux fois plus long que les suivants du côté gauche (Fig. 1), est en effet divisé en deux à droite. Les gnathopodes I et II (Fig. 2, A) n'ont pu être dessinés parfaitement à plat à cause de l'orientation des articles dans des plans différents. Le prolongement du carpe de chaque gnathopode est en réalité plus important que sur la figure. L'article méral du péréiopode V (Fig. 3, C) est un peu plus large que long (1,16 : 1). Le carpe est très épais ; il possède une assez forte dent angulaire, son

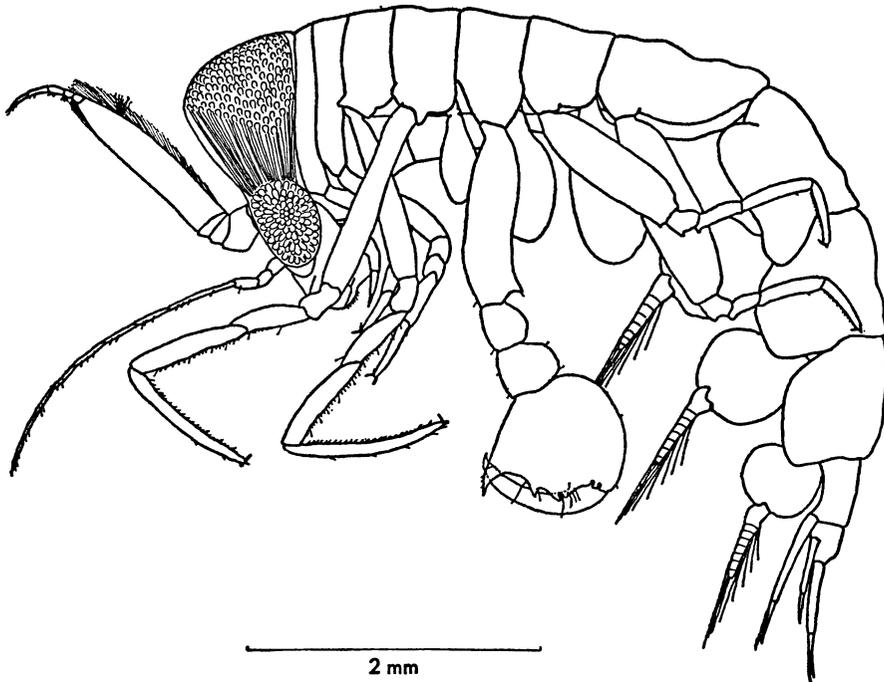


FIG. 1

Phronima curvipes, mâle adulte.

bord palmaire est pourvu de deux dents médianes suivies d'un petit processus légèrement crénelé. Le propode est de même longueur que le bord palmaire. La dernière paire de branchies est 2,1 fois plus longue que large. La branche interne des uropodes II est deux fois plus courte que la branche externe (Fig. 2, B). Toutes les branches des uropodes sont denticulées sur leur bord interne par rapport à l'axe de l'uropode et sont pourvues d'une courte soie terminale.

Le mâle adulte vivant possède des chromatophores rose-mauve (rouge n° 48 du code universel des couleurs de Séguy, 1936) en lumière transmise, sur le premier article du flagellum des antennes I, les pièces buccales, l'article méral, le carpe et le propode des péréiopodes V, le pédoncule des pléopodes et le pédoncule des uropodes I et III. Cette coloration s'altère dans le fixateur.

Le mâle sub-adulte (Pl. I, 1).

Je possède peu de renseignements sur le stade précédant celui qui vient d'être décrit, l'animal, qui a mué dans la nuit suivant sa capture, ayant d'abord été identifié comme *P. colletti* et étudié surtout pour son comportement dans le tonneau. Les précisions suivantes peuvent cependant être apportées.

L'animal mesurait 6,2 mm, la hauteur de la tête étant de 1,9 mm.

Le flagellum des antennes I, dont le premier article était dépourvu du feutrage de tigelles sensorielles de l'adulte, était terminé par 3 petits articles (5 chez l'adulte). Les antennes II, de moitié plus petites que les antennes I, se composaient d'un pédoncule de 3 articles

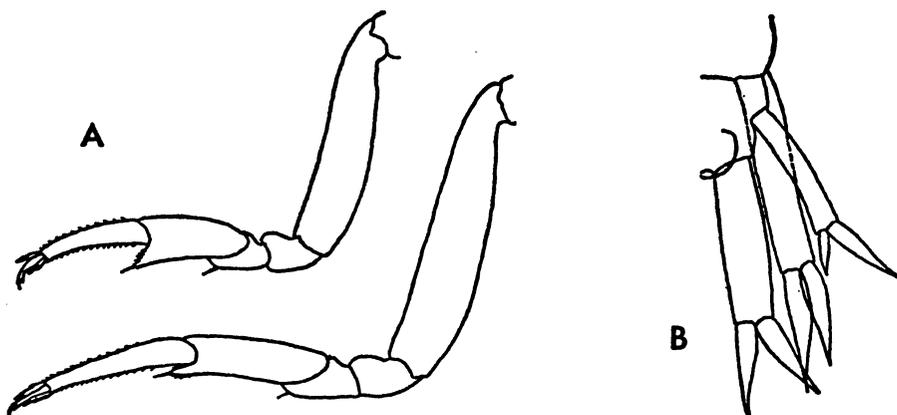


FIG. 2

Phronima curvipes, mâle adulte.

A : gnathopodes I et II. - B : uropodes.

et d'un flagellum dont le premier article, très long, était suivi de 3 petits articles. La rame interne des pléopodes I comportait 5 segments, la rame externe 6. Les apophyses génitales du segment VII du mésosome étaient absentes.

Avant de passer à la discussion des caractères de ce mâle, il convient de dire quelques mots des différents stades et de la détermination de la femelle capturée avec lui.

La femelle.

La femelle pêchée avec ce mâle correspond parfaitement, une fois parvenue à l'état adulte, à la description que donne Stephensen (1924) d'une femelle adulte de 11 mm.

L'exemplaire de Villefranche, qui mesure 11,8 mm, montre, comme celui de Stephensen, des caractères moins accentués (notamment la sinuosité de l'article basal du périopode V) que le type décrit par Vosseler (1901), qui mesurait 17 mm. Le rapport du

segment VII du mésosome au segment I du métasome est également un peu plus faible (1,4 : 1) que chez la femelle de Vosseler (1,5 : 1).

Lors de son entrée en élevage (Pl. I, 2 et 3), la femelle était immature. La tête mesurait environ 2,8 mm de hauteur. La longueur totale, qui n'a pu être mesurée sur l'animal en mouvement, peut être estimée à 8 mm, d'après les photographies. L'article basal du périopode V était à peu près rectiligne, le tubercule médian du carpe crénelé de façon peu accentuée. La branche externe des pléopodes I était composée de 7 segments, l'interne de 6.

Après la première mue, les oostégites sont apparus ; ils ne recouvrent que le quart du sternite correspondant. La tête mesure 3,4 mm de hauteur, la longueur totale du corps est de 10,0 mm. L'article basal des périopodes V, de même longueur que celui des périopodes III, est légèrement courbé en S et le tubercule du carpe est crénelé plus profondément qu'avant la mue. L'une des pinces s'est trouvée déformée après l'exuviation (cela est visible sur les photographies de la Pl. II), mais elle retrouvera sa forme normale à la mue suivante ; l'autre pince, qui n'a pas subi de déformation, est représentée Fig. 3, D, en utilisant l'exuvie de la mue suivante. On notera la similitude de cette figure avec celle de Vosseler (1901) pour une femelle de même taille, qui montre la justesse de son identification de l'animal non adulte. Les branches des pléopodes I ont gagné deux segments supplémentaires par rapport au stade précédent.

La seconde mue, qui a fait passer la Phronime à l'état adulte, a eu lieu 14 jours après la première. Les oostégites forment alors une cavité incubatrice close et vide (les ovocytes, qui ont subi un important accroissement pendant le stade précédent, sont restés dans les ovaires après la mue) ; il est possible que la ponte n'ait lieu qu'après un accouplement.

La coloration de la femelle a évolué pendant son développement. Au moment de sa capture, l'animal avait seulement les pièces buccales et les périopodes V (à partir de l'extrémité distale de l'article basal) colorés en rose-mauve (rouge n° 48 en lumière transmise, comme le mâle). Le reste du corps était transparent.

De nombreux chromatophores de la même couleur sont apparus peu à peu par la suite, sur la totalité des périopodes V, les deux dernières paires de branchies, les articles basaux des périopodes VI et VII et le mésosome jusque derrière l'insertion des périopodes VII. Le reste du segment VII, le métasome et l'urosome restent incolores. Dès le début du stade sub-adulte, les chromatophores du carpe, puis des articles ischial et méral des périopodes V deviennent d'un rouge plus foncé, pour aboutir à l'état adulte à un rouge orangé (rouge n° 93 du code de Ségué). Minkiewicz (1909 a) a également observé un changement de coloration dans le périopode V chez *P. sedentaria*.

On pourra comparer cette répartition de la coloration avec celle de *P. colletti* donnée par Chun (1896, Plaque en couleurs VIII, Fig. 1) ; j'ai observé une répartition identique chez une femelle adulte de cette espèce capturée à Villefranche. La couleur des chromatophores (qui n'est pas exactement rendue par la figure de Chun) est ici la même sur le corps que sur les périopodes V ; il s'agit toujours du rouge n° 48.

Discussion

Le mâle adulte qui vient d'être décrit se distingue morphologiquement de tous les autres mâles adultes de *Phronima* connus par la possession d'un ensemble de caractères qui ne sont jamais réunis chez ceux-ci : notamment les uropodes II à branches très inégales, le dernier segment du mésosome un peu plus long que le premier du métasome, les bords latéraux de ce dernier à peine concaves, le flagellum des antennes II bien développé, la partie supérieure de la tête dilatée ; de plus, le bord palmaire du carpe des péréiopodes V présente une denture originale.

La présence simultanée dans la même pêche de plancton de ce mâle et d'une femelle de *P. curvipes*, dans des « tonneaux » absolument semblables, avec le même comportement, une coloration très proche, une première mue s'effectuant en même temps, plaide pour l'identité spécifique des deux individus. La possession de caractères morphologiques identiques, non liés au sexe, chez ce mâle et chez la femelle (uropodes II à branches très inégales, largeur des branches, dilatation de la tête) achève de me convaincre qu'il s'agit bien du mâle de *P. curvipes*.

Mogk (1927 a) attribue à *P. curvipes* des mâles jeunes montrant une grande similitude avec les femelles de même taille. Le plus grand de ces individus étant, comme le montre la description des antennes, à un stade de développement moins avancé que le mâle de Villefranche lors de sa capture, je ne peux me prononcer sur le bien-fondé de cette assimilation. Si elle était exacte, il faudrait en conclure que la forme juvénile de la pince du mâle est semblable à celle de la femelle.

Il est probable que le mâle adulte de *P. curvipes* a été jusqu'ici confondu avec celui d'une autre espèce. Stephensen (1924) observe que dans les pêches de l'expédition du « Thor », il y a en Méditerranée environ deux fois plus de mâles de *P. colletti* que de femelles, alors que pour les autres espèces du genre (ainsi que pour *P. colletti* en Atlantique) la proportion des sexes est inverse. Or *P. curvipes* n'a été capturée par cette expédition qu'en Méditerranée (sauf une station à l'extérieur du détroit de Gibraltar). Si l'on emploie la clé de Stephensen pour déterminer le mâle décrit ici, on aboutit à *P. colletti*. Il est logique de penser que Stephensen l'a confondu avec cette espèce, ce qui a eu pour résultat de fausser son dénombrement des mâles de *P. colletti* en Méditerranée.

P. colletti n'est représentée dans mes pêches que par une femelle adulte, dont la détermination ne fait aucun doute. Un nouvel examen d'un mâle adulte, qui avait d'abord été attribué à cette espèce, m'a permis de retrouver tous les caractères spécifiques du mâle de *P. curvipes*. L'individu décrit plus haut ne peut donc être considéré comme une forme aberrante. Je n'ai pas mentionné cet autre exemplaire dans la description, à cause de son mauvais état dû à une fixation tardive après sa mort en élevage.

Remarques sur les mâles adultes des espèces voisines.

Les caractères distinctifs donnés ci-dessous ne s'appliquent en toute rigueur qu'aux mâles adultes. L'acquisition de la maturité sexuelle correspond à des modifications importantes des caractères morphologiques utilisés pour distinguer les espèces. Il n'est malheureusement pas encore possible de séparer même les mâles sub-adultes, sans parler des formes plus jeunes.

Les spécimens mâles des autres espèces utilisés pour la comparaison, provenant de Villefranche ou des récoltes faites à bord du « Discovery » dans l'Atlantique, montrent un bon accord général avec les dessins de Vosseler (1901). J'ai redessiné (en utilisant le « Projectina ») les pinces de *P. colletti* et de *P. stebbingii* (représentées seulement sur le dessin des mâles *in toto* par Vosseler), à côté de celles de *P. curvipes* à la même échelle (Fig. 3).

Phronima colletti.

Le mâle adulte de cette espèce se distingue de *P. curvipes* par les 3-4 dents qui ornent le bord palmaire du carpe des péréiopodes V (Fig. 3, B), les uropodes II à branches presque égales et la forte échancrure des bords latéraux du premier segment du métasome (ce caractère est bien illustré par Vosseler). Les péréiopodes III et IV sont plus robustes, notamment les propodes qui sont plus dilatés. La tête, en vue latérale, est moins bombée ; en vue dorsale, le front est très concave.

Phronima stebbingii.

Chez le mâle adulte de *P. stebbingii*, le bord palmaire du carpe des péréiopodes V est orné d'une dent médiane et d'un processus crénelé (Fig. 3, A). Selon Vosseler, le premier segment du métasome est à peine plus grand que le dernier du mésosome ; chez l'exemplaire que j'ai examiné, il est beaucoup plus grand (1,34 : 1). Les propodes des péréiopodes III et IV sont plus fins chez *P. stebbingii* que chez *P. curvipes*.

Le mâle adulte dessiné par Vosseler a des uropodes I à branches inégales (1,26 : 1) et la branche interne de grande taille par rapport au pédoncule (1 : 1,36) ; Stephensen (1924) utilise ces caractères dans sa clé. Les branches des uropodes I de l'individu que je possède sont presque égales (1,07 : 1) et le pédoncule 1,57 fois plus grand que la branche interne. Ces rapports étant respectivement 1,11 : 1 et 1 : 1,71 chez le mâle de *P. curvipes*, on voit qu'il est difficile de se servir de ces proportions.

L'article méral et le carpe des gnathopodes sont fortement prolongés. Ce caractère est mentionné par Vosseler mais n'est pas apparent dans son dessin.

Les chromatophores du mâle et de la femelle, ainsi que j'ai pu l'observer sur les individus vivants ramenés à bord du « Discovery », sont de couleur jaune-orange, notamment sur le corps et le carpe des péréiopodes V ; il s'y ajoute, chez le mâle adulte, des chromatophores rose-mauve sur les antennes I et les plaques coxales.

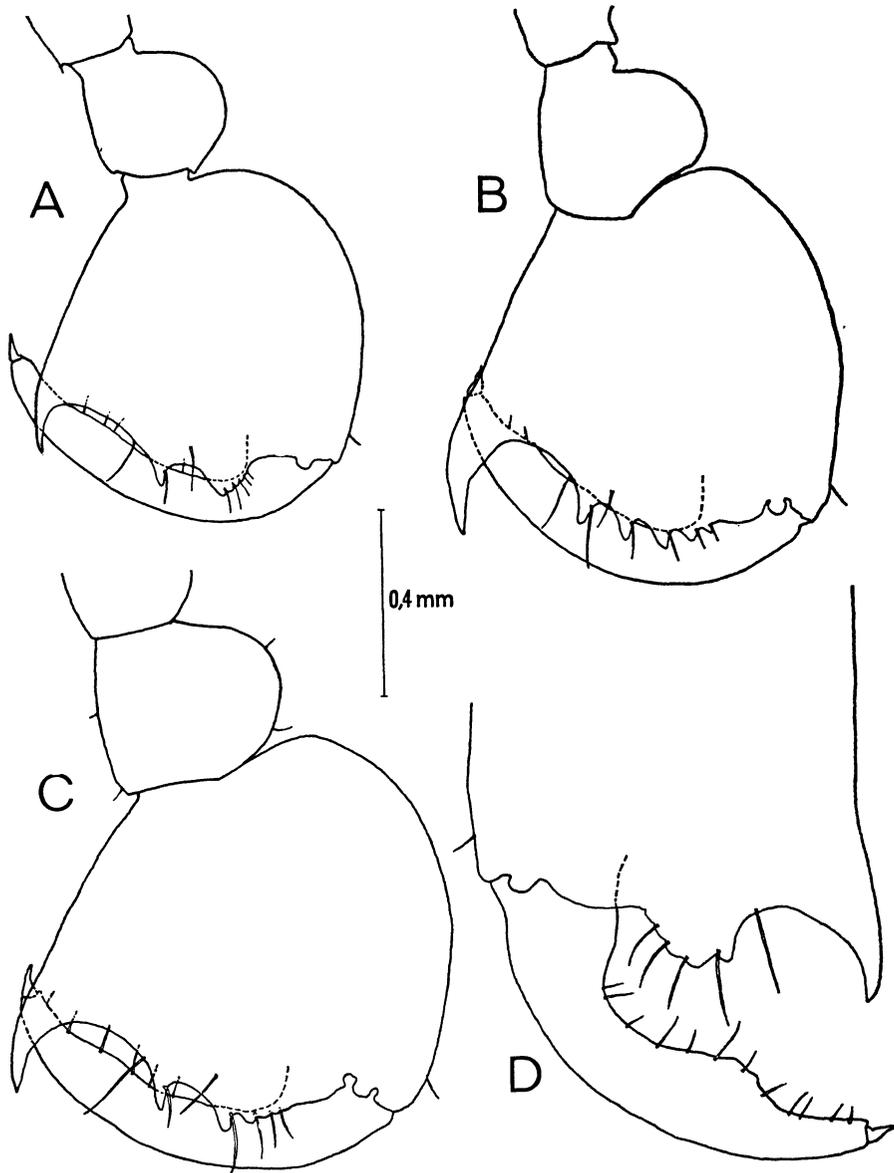


FIG. 3
Extrémité du périopode V.

A : *Phronima stebbingii*, mâle adulte. - B : *P. colletti*, mâle adulte. - C : *P. curvipes*, mâle adulte. - D : *P. curvipes*, femelle sub-adulte.

Phronima atlantica.

Le mâle adulte de *P. atlantica* se distingue aisément de *P. curvipes* par les caractères du périopode V (article méral beaucoup plus long que large, carpe avec seulement une dent médiane et un processus crénelé, propode dépassant nettement le bord palmaire) et les uropodes II à branches peu inégaux.

Il possède, comme j'ai pu le constater à Villefranche, des chromatophores rose-mauve sur les pièces buccales, les plaques coxales et le pédoncule des pléopodes et des uropodes ; les pinces sont de couleur orangée.

Je ne parviens à trouver aucune différence de valeur spécifique entre le mâle de *P. atlantica* et la forme adulte décrite par Dudich (1926) sous le nom de *P. gastii*. Dudich, qui d'après sa liste du matériel utilisé ne possédait aucun mâle adulte de *P. atlantica*, a peut-être été abusé par le fait que le mâle adulte qu'il décrit est de même taille (8 mm) que certains jeunes de *P. atlantica* en sa possession. Je n'hésite pas à mettre ces deux espèces en synonymie.

NUTRITION.

Les différentes proies données à *P. curvipes* étaient seulement destinées à permettre à l'animal en élevage d'atteindre l'état adulte et non choisies spécialement pour une étude détaillée de la nutrition. Elles ont cependant permis quelques observations intéressantes.

Pendant les 15 jours que dura l'élevage de la femelle, celle-ci a dévoré 23 petits blastozoïdes et 6 oozoïdes de différentes tailles de la Salpe *Thalia democratica*, 6 blastozoïdes (de 10,5 mm, y compris les prolongements de la tunique) de *Salpa fusiformis*, 1 colonie tétrazoïde de Pyrosome, 2 *Pleurobrachia rhodopis* (Cténaire) de 4 et 7 mm, 1 Leptoméduse du genre *Phialidium*.

Quelques proies seulement étaient données chaque jour, mais il est certain que la femelle aurait pu en manger beaucoup plus ; elle est capable d'avaler à la suite 5 blastozoïdes de *Salpa fusiformis* qui distendent l'estomac à tel point qu'il finit par remplir la moitié du mésosome. Un oozoïde de *Thalia democratica* de 6 mm (sans les appendices de la tunique) est entièrement dévoré en 6 minutes, un *Pleurobrachia* de 7 mm (représentant à peu près une masse égale à celle de la Phronime), en 22 minutes.

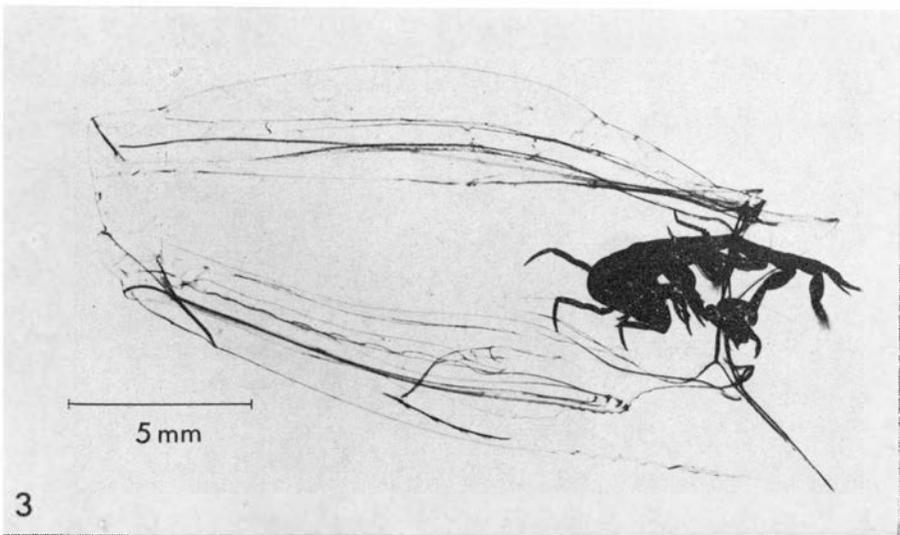
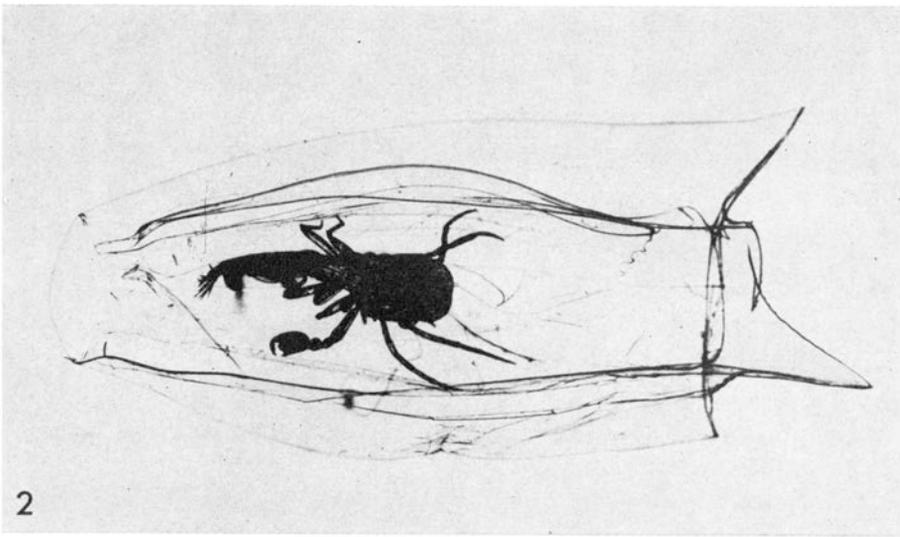
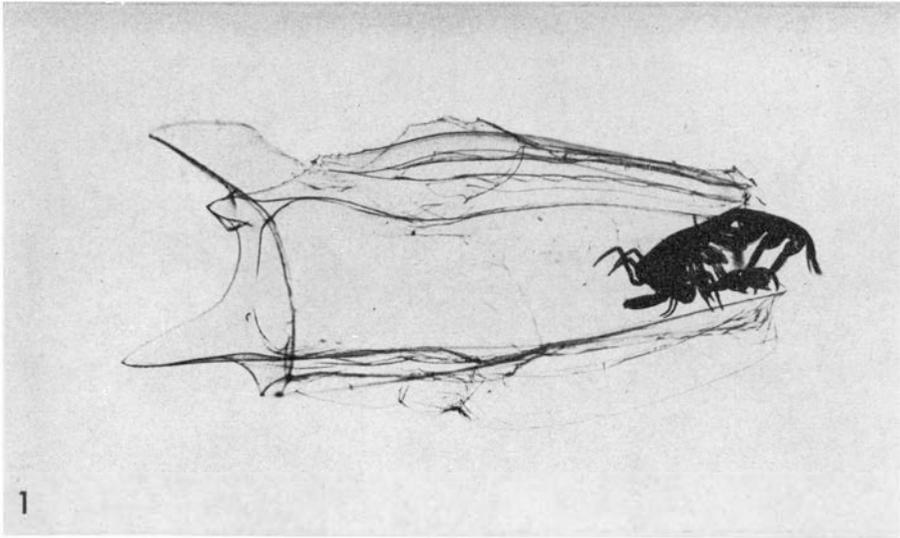
Les proies présentées à la Phronime étaient toutes, comme on peut le constater, des animaux peu rapides, à tissus très chargés en eau. Une ponte de Ptéropode, dans son enveloppe gélatineuse, n'a cependant pas été acceptée. Il est vraisemblable que la Phronime encombrée de son tonneau n'est pas capable de capturer des animaux très mobiles. Un jeune *Cymbulia peronii* (Mollusque Ptéropode) de 11 mm d'envergure, dont les parapodies battaient vigoureusement, n'a provoqué qu'une réaction de « frayeur » de la part de la Phronime et n'a pas été mangé.

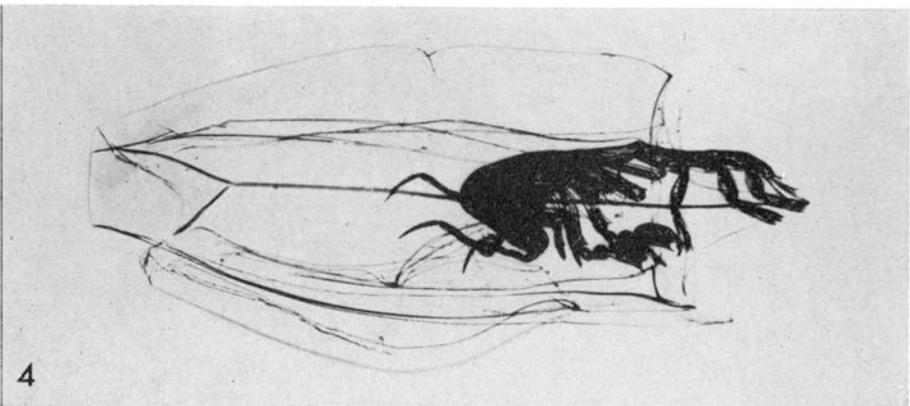
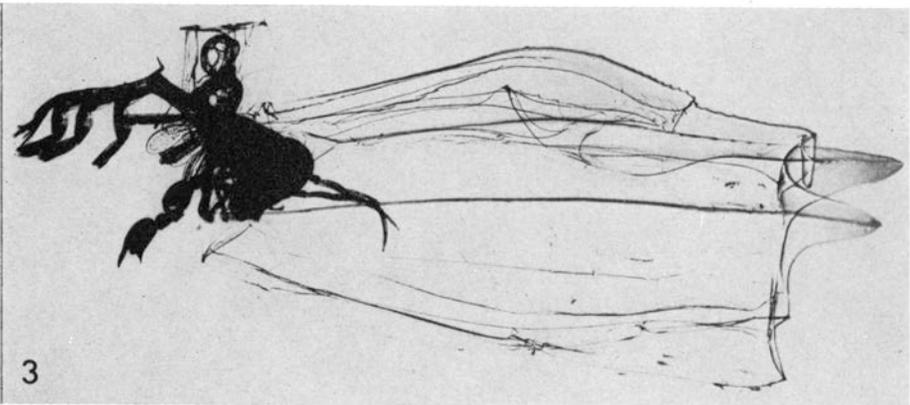
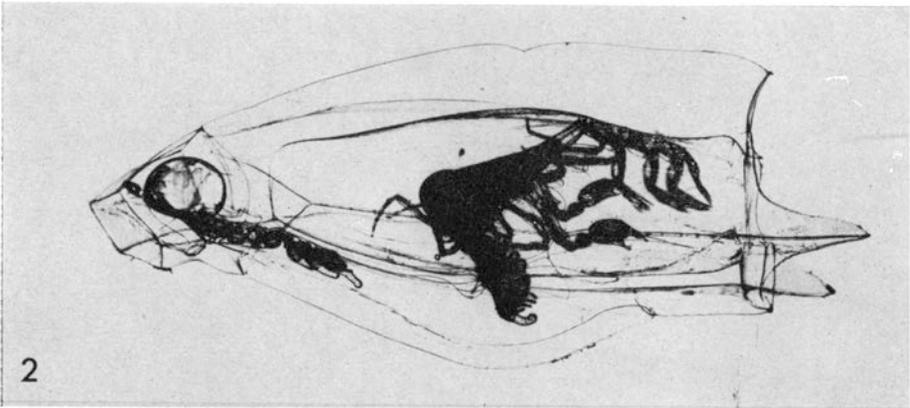
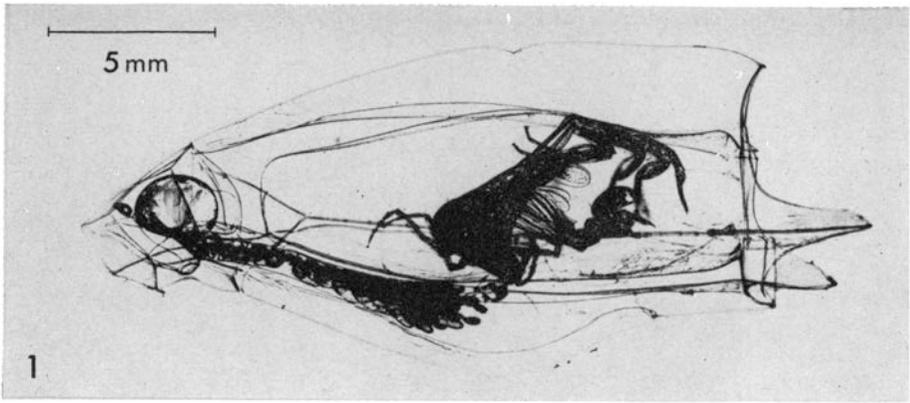
Pour nourrir plus rapidement la Phronime, on enfonçait en général les proies avec une aiguille montée, à l'intérieur même du

PLANCHE I

Phronima curvipes mâle (1) et femelle (2 et 3) à l'intérieur des tonneaux trouvés dans la même pêche de plancton.

Photographies prises le jour de la pêche.





tonneau. Au premier contact avec les péréiopodes III (dirigés vers l'avant comme le montrent les photographies des Planches I et II), elles étaient saisies entre ceux-ci, les péréiopodes IV et les gnathopodes et immédiatement dévorées. Introduites par l'autre extrémité du tonneau et mises en contact avec la partie postérieure de la Phronime, elles provoquaient une réaction de défense, les pinces étendues en avant étant opposées à l' « agresseur » après un retournement à l'intérieur du tonneau.

Quand la proie est trop grosse, elle est tenue à l'extérieur du tonneau par les péréiopodes III et IV pendant que la Phronime la dévore ; lorsqu'elle a atteint une taille convenable, elle est tirée à l'intérieur où se poursuit le repas. Chaque repas est suivi d'une toilette des péréiopodes III et IV, des gnathopodes et des pièces buccales.

Vers la fin de l'élevage, il suffisait de placer une proie devant une extrémité du tonneau pour que la Phronime, postée à l'autre extrémité, accoure vivement et la saisisse entre les péréiopodes III et IV. Il est difficile de dire si on est là en présence d'un conditionnement dû à l'élevage, ou d'un comportement normal perturbé au début par des conditions trop inhabituelles. Il est possible qu'il s'agisse là de la méthode normale de capture. La Phronime saisirait ainsi les proies venant en contact avec le tonneau, contact accidentel ou provoqué par l'Amphipode qui, placé à l'arrière (Pl. I, 3) peut diriger le tonneau avec précision. Les proies laissées dans le cristalliseur étaient en général mangées le lendemain, mais on ne peut comparer un récipient de 150 ml, où les contacts de la Phronime avec sa proie sont fréquents, avec la pleine mer.

L'animal en élevage ne prête aucune attention aux proies de petite taille (un phorozoïde de *Doliolum nationalis* par exemple) qui, placées à l'entrée du tonneau dans le courant d'eau provoqué par les pléopodes, passent le long de son corps, entre les péréiopodes ou contre les pièces buccales. Le tonneau ne semble donc pas être utilisé pour filtrer un courant d'eau, comme le tube de certains Amphipodes benthiques.

Il est curieux de constater que les péréiopodes V terminés en pince n'interviennent à aucun moment dans la capture des proies ou pendant la nutrition. Ils restent en général repliés en arrière pendant toute l'opération.

Dans l'attitude de défense, les péréiopodes V sont opposés à l'agresseur en même temps que les péréiopodes III et IV et semblent pincer au hasard, sans coordination apparente. Les Salpes et les Méduses pincées continuent de se contracter par la suite. Les glandes présentes dans la pince ne paraissent pas, au moins dans ces circonstances, jouer le rôle de glandes à venin proposé par Mayer (1879).

PLANCHE II

Quelques étapes de la construction du « tonneau », à partir du Siphonophore *Abylopsis tetragona*, par la femelle de *Phronima curvipes*.

1 : la Phronime s'empare du stolon par l'ouverture qu'elle a percée dans la cloche postérieure du Siphonophore ; 2 : elle en arrache une portion et la mange ; 3 : la cloche antérieure est presque complètement détachée ; 4 : la femelle en place dans le tonneau terminé. Il s'agit du même individu que celui de la planche I, après 10 jours d'élevage et une mue.

CONSTRUCTION DU TONNEAU.

Le 24 juin, la femelle ayant quitté son tonneau, un *Abylopsis tetragona* complet, avec ses deux cloches et un long stolon, est introduit dans le bac d'élevage. Dès le premier contact avec le Siphonophore, la Phronime s'accroche à l'extérieur, vers le milieu de la cloche postérieure. Elle se dirige ensuite vers l'ouverture, en utilisant seulement ses péréopodes III et IV, contourne avec difficulté l'une des apophyses et pénètre à l'intérieur de la cloche. Elle mange aussitôt la moitié du vélum environ, puis progresse à l'intérieur de la cloche de l'*Abylopsis* en raclant l'épiderme, avec les dactyles et les dactyloptères des gnathopodes. Les lambeaux détachés sont portés aux pièces buccales et mangés. L'épiderme est ainsi éliminé peu à peu, par un mouvement tournant de l'animal à l'intérieur de la cloche. Lorsque la Phronime est parvenue de la sorte au milieu du nectophore, elle perce un trou au niveau de l'hydroecie, par lequel elle saisit le stolon, qu'elle mange. Après en avoir dévoré à peu près un tiers, elle retourne à la partie postérieure de la cloche, dont elle racle l'épiderme. Le stolon, qui s'était fortement contracté, se détend alors ; son extrémité parvient au niveau du trou et est aspirée à l'intérieur de la cloche par le courant d'eau provoqué par les battements des pléopodes de la Phronime. Celle-ci s'en empare (Pl. II, 1), tire fortement dessus et finit par le casser (Pl. II, 2). Elle mange la grappe de gastrozoïdes ainsi détachés, puis revient gratter l'épiderme de la cloche.

Ces différentes opérations durent deux heures environ. Le reste de la journée se passe en raclages minutieux de l'épiderme. Le lendemain, on constate qu'une ouverture a été découpée au sommet de la cloche postérieure. La cloche antérieure ne tient plus que par un peu de tissu ; la totalité du stolon et une partie de l'oléocyste ont été mangées par l'ouverture. Celle-ci est suffisante pour permettre à la Phronime de s'y tenir en écartant la cloche antérieure et de propulser le tonneau (Pl. II, 3). L'épiderme qui tapissait l'intérieur de la cloche a disparu, ainsi que le vélum.

Au milieu de la journée, la Phronime coupe avec ses pièces buccales le lambeau qui retenait encore la cloche antérieure, qui tombe au fond du cristalliseur. Le tonneau achevé (Pl. II, 4) est semblable à celui récolté en même temps que l'animal (Pl. I, 3). La Phronime se tient en général au milieu de son tonneau (Pl. I, 2), qu'elle entraîne grâce au battement de ses pléopodes. Pour une propulsion plus active, elle occupe l'une des extrémités, la direction du tonneau étant déterminée par l'orientation de l'abdomen, qui dépasse à l'extérieur.

DISCUSSION.

Mayer (1879), ayant mis en présence d'un *Abyla pentagona* (= *Abylopsis tetragona*) une *Phronima* extraite de sa « *Pyrosomahaus* », obtient un tonneau ouvert aux deux bouts semblable à celui de *P. curvipes*. Les stades de sa fabrication, brièvement exposés, sont

comparables à ceux qui viennent d'être décrits (ablation du vélum, disparition des gastrozoïdes, enlèvement de la cloche antérieure).

On ne peut malheureusement pas identifier la *Phronima* dont il s'agit. Tout au plus peut-on dire que cette femelle, qui est adulte (« ein mit Brut versehenes Weibchen »), ne peut être *P. sedentaria*, qui serait trop grande pour pénétrer à l'intérieur d'un *Abylopsis*.

Mayer mentionne également une femelle trouvée à l'intérieur d'un *Abyla pentagona*, de même que Dudich (1926) qui en a capturé à deux reprises. Ce dernier n'identifie pas non plus positivement la *Phronima*. On ne peut donc dire qu'il s'agit de *P. curvipes*, ou si une autre espèce est capable de façonner des tonneaux dans *Abylopsis*.

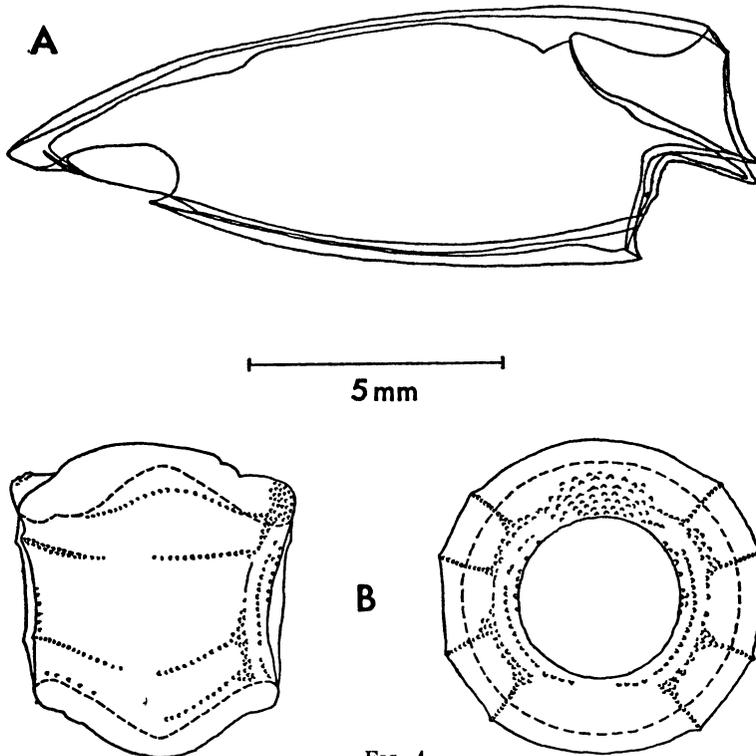


FIG. 4
A : Tonneau de *Phronima colletti*.
B : Tonneau de *Phronima stebbingii*.

Les observations suivantes, réalisées dans l'Atlantique sur le plancton vivant récolté à bord du « Discovery », montrent qu'on peut trouver des tonneaux différents chez les espèces voisines de *P. curvipes*.

J'ai trouvé *Phronima colletti* à deux reprises avec ses larves dans une cloche antérieure modifiée du Siphonophore *Chelophyes appendiculata* (Esch.) : st. 6186 et 6193, effectuées au même endroit, 34° 17' N, 08° 00' W (au large de Casablanca), à deux jours d'intervalle : 17 et 19-11-66.

Le nectophore est modifié de la même façon dans les deux cas (Fig. 4, A) : une ouverture sub-terminale est percée à la partie anté-

rieure, épargnant l'apex avec sa disposition caractéristique des crêtes. L'oléocyste a été mangé ; le plancher de l'hydroecie est enlevé, donnant accès au stolon, qui a été dévoré. L'épiderme qui garnissait l'intérieur de la cloche est raclé et on ne distingue plus les canaux radiaires. La cloche postérieure est absente.

La femelle de la station 6186 mesurait 7,4 mm et était accompagnée de 12 larves de 1,5 mm, venant vraisemblablement d'éclore. Elles correspondent au stade dessiné par Pagentstecher (1861), avec le carpe des péréiopodes encore non dilaté.

La femelle de la station 6193 mesurait 7,5 mm. Les 15 larves de 2 mm présentes à l'intérieur du tonneau (qui montrent les caractères du stade II de Mogk, 1927 b) étaient groupées au centre, sur la face qui portait l'oléocyste, accrochées par les péréiopodes VI et VII, la tête de chacune dirigée vers l'extérieur du groupe (disposition déjà remarquée par Barnard, 1932, pour les larves de *P. sedentaria*). La femelle propulsait le tonneau au moyen de ses pléopodes et faisait de temps à autre la « culbute » déjà observée chez d'autres espèces.

Vosseler (1901) signale brièvement deux *P. colletti* avec des tonneaux, qu'il rapporte au genre *Diphyes* (= en partie *Chelophyes* Totton), ce qui s'accorde avec cette observation, tandis que Chun (1889) mentionne une femelle de cette espèce dans un *Abyla*, qu'il assigne plus tard (1896) à l'espèce *A. trigona* (distincte de *Abylopsis tetragona*). La figure de la pince de cette femelle (1896, Pl. VIII, Fig. 5) se rapporte sans doute possible à *Phronima colletti*. Il faut donc en conclure que *P. colletti* peut fabriquer son tonneau à partir de Siphonophores d'espèces assez éloignées.

Enfin, une femelle adulte de *Phronima stebbingii*, qui mesurait 6,4 mm et dont la cavité incubatrice était vide, a été trouvée dans un tonneau au sud de Fuerteventura (st. 6168, 9-11-66, 28°04' N, 14°03' W, surface). Ce tonneau, dont je n'ai pu établir l'origine, est représenté Fig. 4, B.

Il est transparent, de consistance assez ferme (il garde sa forme dans l'eau, mais ses parois s'affaissent quand on le fait émerger). L'intérieur est fortement élargi au milieu et admirablement façonné, comme avec un tour ; on est en présence d'un rabotage plus élaboré que précédemment. L'extérieur, par contre, ne semble pas avoir été modifié : on y trouve des lignes de très petits tubercules, avec une symétrie bilatérale ; ces tubercules forment des lignes concentriques à l'une des extrémités du tonneau, qui font penser que cet orifice était préexistant. L'aspect de ces crêtes rappelle un peu la tunique des Firoles. Les jeunes colonies de Pyrosomes de même diamètre sont bien différentes ; elles ne présentent pas ces petits tubercules et sont pourvues de facettes polygonales, absentes sur le tonneau.

CONCLUSIONS.

Le mâle adulte de *Phronima curvipes* est, comme on a pu le voir, distinct par un ensemble de caractères morphologiques des autres mâles décrits. Les mâles de *P. pacifica* Streets et de *P. atlantica* var. *solitaria* Guér. sont encore inconnus.

Selon Barnard (1930), les femelles de *P. pacifica* et de *P. colletti* pourraient n'être que des formes dimorphiques d'une même espèce, dont le mâle aurait les caractères de *P. colletti*. Il en serait de même pour *P. atlantica* et sa variété *solitaria*.

Le cas du mâle de *P. curvipes*, confondu jusqu'ici avec celui des espèces voisines, devrait inciter à la prudence dans ce domaine. Il se peut qu'on soit en présence d'espèces distinctes, bien que morphologiquement très voisines. Le problème est encore compliqué par l'existence possible de variations individuelles et d'un polymorphisme géographique, dont l'étude est difficile en raison de la rareté de ce matériel.

En ce qui concerne la biologie des Phronimes, il faut dire que les quelques données présentes dans la littérature sont loin d'avoir épuisé la question. Plusieurs années de pêches à Villefranche m'ont convaincu que les explications avancées pour l'origine du tonneau de *P. sedentaria* et de *P. atlantica* sont insuffisantes et que les relations entre la femelle et les larves sont complexes. C'est peut-être grâce à l'étude éthologique d'espèces comme *P. curvipes* ou *P. colletti*, qui élèvent un petit nombre de larves dans un tonneau provenant d'un animal peu modifié, qu'on parviendra à décomposer le comportement de *P. sedentaria*, qui s'occupe de plusieurs centaines de larves dans un logement très élaboré. L'étude comparée d'un même comportement chez les différentes espèces de Phronimes pourrait ainsi, comme cela a été fait pour d'autres Crustacés, donner des renseignements sur l'évolution du groupe.

Note ajoutée sous presse.

Alors que ce manuscrit était déjà envoyé pour la publication, le Dr Chang-Tai Shih, Scientist in Charge, Zooplankton Section, Canadian Oceanographic Identification Centre, Ottawa, m'a informé qu'il a décrit de son côté, dans une étude non encore parue sur les Phronimidae du « Dana », une forme mâle qu'il rapporte à *Phronima curvipes* Voss. (C.-T. Shih : *Dana-Report*, sous presse). Ses dessins, qu'il m'a obligeamment communiqués, montrent clairement que ce mâle correspond à celui qui est décrit ici.

Summary

Observations on the biology of *Phronima curvipes* Voss. (Amphipoda, Hyperidae) and description of the adult male.

The capture of a pair of *Phronima curvipes* in the same plankton catch has provided the opportunity to describe the adult male, which was unknown. This male is compared to those of related species.

During rearing experiments, the female has built, from the Siphonophore *Abylopsis tetragona*, a "barrel" similar to the one in which it was caught. The fabrication of the barrel and the nutrition are studied.

Some data are also given on the barrels of *Phronima colletti* and *P. stebbingii*.

Zusammenfassung

Beobachtungen über die Biologie von *Phronima curvipes* Voss. (Amphipoden, Hyperidae) und Beschreibung des adulten Männchens.

Die Erbeutung eines Pärchens von *Phronima curvipes* im gleichen Planktonfang hat es ermöglicht, das bisher unbekannte erwachsene Männchen zu beschreiben. Dieses Männchen wird mit denjenigen verwandter Arten verglichen.

Im Zuchtversuch hat das Weibchen aus der Siphonophore *Abylopsis tetragona* ein « Tönnchen » gebaut, das demjenigen gleicht, in dem es gefangen wurde. Die Herstellung des Tönnchens und die Ernährung werden studiert.

Der Autor gibt auch einige Beobachtungen zum Bau des Tönnchens von *Phronima colletti* und *P. stebbingii* bekannt.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BARNARD, K.H., 1930. — Crustacea, part XI : Amphipoda. *Nat. Hist. Rep. Terra Nova Exped.*, 8 (4), pp. 307-454.
- BARNARD, K.H., 1932. — Amphipoda. *Discovery Rep.*, 5, pp. 1-326, 1 pl.
- CHUN, C., 1889. — Bericht über eine nach den Canarischen Inseln im Winter 1887/88 ausgeführte Reise, II. *S. B. k. preuss. Akad. Wiss. Berl.*, 30, pp. 519-552, pl. III.
- CHUN, C., 1896. — Atlantis. Biologische Studien über pelagische Organismen, IV. Die secundären Geschlechtscharaktere der Männchen von *Phronima*. *Bibl. zool.*, 19, pp. 107-130, pl. VII-VIII.
- CLAUS, C., 1872. — Zur Naturgeschichte der *Phronima sedentaria* Forsk. *Z. wiss. Zool.*, 22, pp. 331-338, pl. XXVI-XXVII.
- DUDICH, E., 1926. — Systematische und biologische Studien an den *Phronima*-Arten des Golfes von Neapel. *Zool. Anz.*, 65, pp. 117-139.
- MAYER, P., 1879. — Carcinologische Mittheilungen, I et II. *Mitt. zool. Sta. Neapel*, 1, pp. 40-48, pl. I.
- MINKIEWICZ, R., 1909 a. — Mémoire sur la biologie du Tonnelier de mer (*Phronima sedentaria* Forsk.). I : La coloration normale des Phronimes et son développement par migration progressive des chromatophores. *Bull. Inst. océan. Monaco*, 146, pp. 1-21.
- MINKIEWICZ, R., 1909 b. — Mémoire sur la biologie du Tonnelier de mer (*Phronima sedentaria* Forsk.). II : Le comportement : mouvements et réflexes (étude expérimentale et opératoire). *Bull. Inst. océan. Monaco*, 152, pp. 1-19.
- MOGK, H., 1927 a. — Die Phronimiden der Deutschen Südpolar-Expedition 1901-1903. *Deutsche Südpolar-Exped.*, 19, *Zool.* 11, pp. 124-144.
- MOGK, H., 1927 b. — Versuch einer Formanalyse bei Hyperiden. II. Zur Formgenese, Formanzheit und Biologie von *Phronima*. III. Vorstoß zur Formanalyse bei der Familie der Hyperiden. *Int. Rev. Hydrobiol.*, 17, pp. 1-98.
- PAGENSTECHE, H.A., 1861. — *Phronima sedentaria*. Ein Beitrag zur Anatomie und Physiologie dieses Krebses. *Arch. Naturgesch.*, 27 (1), pp. 15-41, pl. I-III.
- SÉGUY, E., 1936. — Code universel des couleurs. *Encyclopédie pratique du naturaliste*, 30. Lechevalier éd., Paris.
- STEPHENSEN, K., 1924. — Hyperiiidea - Amphipoda. *Rep. Danish oceanogr. Exped. Medit.*, II Biol., D. 4, pp. 71-149.
- VOSSELER, J., 1901. — Die Amphipoden der Plankton-Expedition. I Teil : Hyperiiidea 1. *Ergebn. Atlant. Planktonexped.*, 2, G.e., pp. 1-129, pl. I-XIII.