FIXATION D'UNE PONTE DE GASTEROPODE SUR DES CREVETTES DE LA FAMILLE DES CRANGONIDEES

par Bernard FONTAINE

Résumé

Il est fait état dans cette brève note des rapports existants entre un gastéropode du genre Lora et des crevettes Crangonidées du genre Sabinea. Le mollusque fixe ses pontes sous l'abdomen des femelles œuvées de l'espèce Sabinea sarsi et en moindre proportion chez Sabinea septemcarinata. Les œufs du mollusque ont un développement parallèle à ceux de la crevette-hôte: à l'éclosion des larves, de jeunes mollusques sont présents dans les oothèques. Une telle association ne semble pas avoir été décrite et si elle se définit comme une phoresis, il faut remarquer qu'elle se réalise au détriment de la crevette en diminuant son taux de reproduction.

Abstract

We describe in this brief note, the relations between the gasteropod genus Lora and the crangonid shrimps genus Sabinea. The mollusc lays under the abdomen of berried shrimps, Sabinea sarsi and sometimes Sabinea septemcarinata. Eggs of mollusc and shrimp-host have a syncronous growth: at the hatching-time, young molluscs are fully developed in oothecs. This association is a phoresis, but the laying of the mollusc reduces the egg-number of the shrimp.

Les chalutages effectués par les navires de recherches de l'Institut scientifique et technique des Pêches maritimes sur les bancs de pêche de l'Atlantique du nord-ouest ont permis des captures souvent importantes de crevettes. Parmi celles-ci, le genre Sabinea Ross, 1835 (Caridea, Natantia, Crangonidée) dont la distribution s'étend à tout l'Atlantique du nord est représenté par trois espèces.

L'une d'elles Sabinea hystrix (A. MILNE-EDWARDS, 1881) doit à sa répartition bathymétrique profonde d'être rarement capturée; à l'opposé, les deux autres espèces Sabinea septemcarinata (SABINE, 1824) et Sabinea sarsi (S.I. SMITH, 1879) sont très communes aux accores et sur les platiers des bancs.

Cependant, chaque station ne fournit qu'un nombre restreint d'individus, ceci résultant probablement de l'emploi de chaluts à poisson à grand maillage comme engins de captures.

Au cours d'une étude de la biologie des Caridées de l'Atlantique du nord-ouest et en particulier du chapître de la reproduction des deux dernières espèces pré-citées, nous avons noté chez les femelles œuvées la présence de pontes de mollusques. Celles-ci, localisées contre la paroi abdominale sont dissimulées sous la masse des œufs du crustacé.

Le nombre des oothèques, sphériques, varie de deux à douze; toutefois, dans 40 % des cas observés il n'existe que trois sphères dont la position est alors constante, sur l'arc sternal du deuxième pléonite. L'augmentation du nombre des pontes entraîne leur dispersion sur toute la face ventrale de l'abdomen. Les sphères sont attachées par une base étroite qui forme un point de fixation résistant, l'arrachement nécessitant une traction relativement importante sans jamais occasionner une déchirure de la paroi. À l'intérieur des coques ovigères on compte un nombre restreint

Rev. Trav. Inst. Pêches marit., 41 (3): 301-307, 1977.

d'œufs ou d'embryons, mais on ne peut y déceler la présence d'un liquide nourricier, le seul liquide présent étant l'alcool de fixation.

L'étalement des campagnes de chalutage a fourni des crevettes dont les œufs présentent différents aspects du développement embryonnaire. Parallèlement, il a montré que les coques ovigères se rattachent à des pontes de gastéropode. En effet, celles-ci contiennent selon l'époque des captures : des œufs, des embryons ou même de jeunes mollusques.

Les capsules interviennent le plus souvent chez Sabinea sarsi où 27,3 % des femelles œuvées présentent des pontes sur la face abdominale; par contre, ce taux s'établit à 4,8 % chez Sabinea septemcarinalta.

Aucune femelle infestée n'a été observée chez les autres Crangonidées de l'Atlantique du nordouest présentes dans nos collections, qu'il s'agisse de Pontaphilus norvegicus (M. Sars, 1861) Argis dentata (Rathbun, 1902), Sclerocrangon boreas (Phipps, 1774), Sclerocrangon ferox (G.O. Sars, 1877), ou Sabinea hystrix (A. Milne-Edwards, 1881).

Il semble donc que le gastéropode exerce un choix pour un genre où il fixe préférentiellement ses pontes chez une espèce.

La distribution géographique de Sabinea sarsi et de Sabinea septemcarinata est identique dans l'Atlantique du nord-ouest, s'étendant du bassin arctique au cap Cod (U.S.A.). Toutefois, l'analyse de nos captures ainsi que les références bibliographiques révèlent que Sabinea septemcarinata est plus commune dans la partie méridionale, du banc Georges aux bancs de la côte sud de Terre-Neuve, alors que Sabinea sarsi est plus abondante dans la province septentrionale, de la côte est-nord-est de Terre-Neuve aux bancs des côtes du Labrador. Le choix spécifique apparent du gastéropode pourrait alors n'être que le fait d'une identité de la distribution géographique.

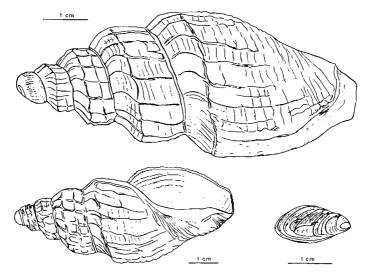


Fig. 1 et 2. — En haut, coquille de Lora cancellata cancellata montrant l'ornementation de côtes. En bas, vue ventrale de la coquille et opercule de L. c. cancellata.

Chez une crevette de l'espèce Sabinea sarsi, femelle portant des œufs sans embryons visibles, nous avons observé la présence simultanée de deux pontes et d'un gastéropode prosobranche de petite taille. Celui-ci était situé entre les pléopodes de la deuxième paire, caché sous la masse des œufs du crustacé. Ce mollusque mesure 7,5 mm de long pour 3,0 mm de large, dimension maximale mesurée perpendiculairement à la longueur; sa coquille est dextre, la valeur de l'angle au sommet étant de 33° et elle présente un aspect fragile dans la région antérieure où le labre est mince et cassant (fig. 1 et 2).

Le nombre restreint des ouvrages que nous avons pu consulter sur la systématique des gastéropodes et leur inexistance pour ce qui concerne la totalité des espèces de l'Atlantique du nordouest, du Grænland au banc Georges, n'a pas permis la détermination exacte de ce spécimen. Cependant, nous pouvons faire état avec réserves de son appartenance à la famille des Turridés où il s'identifierait au genre Lora Gistel, 1848. Bousfield (1964) relève quatre espèces de ce genre parmi les mollusques des côtes canadiennes de l'Atlantique. Brunel (1970) note l'existence de deux sous-genres et trois espèces dans le catalogue des invertébrés benthiques du golfe du St-Laurent, mais MacGinitie (1959) ne reconnaît pas la validité du genre Lora en incluant dans la faune de Point-Barrow, Alaska, une espèce qui se retrouve dans l'étage circalittoral du golfe du St-Laurent (1).

La présence simultanée du mollusque et de deux oothèques contenant des œufs sans trace de segmentation, conduit à considérer que les capsules sont les pontes du gastéropode. Cette hypothèse peut être vérifiée ultérieurement par la comparaison de la radula du mollusque avec celle des embryons trouvés dans les capsules. La fréquence des campagnes de chalutages réalisées par le Centre de recherches de Saint-Pierre-et-Miquelon, permet d'envisager la capture d'un plus grand nombre de crevettes infestées et le complément de données nécessaires à cette première observation.

Les œufs des crevettes ainsi que ceux du gastéropode ont montré, selon le crustacé infesté, différents stades du développement embryonnaire. Les cinq images que nous allons décrire ne constituent pas des stades caractéristiques, mais elles montrent que l'évolution des œufs du crustacé et du mollusque est parallèle au cours de l'incubation. Lorsque l'observation des œufs de crevettes fixés dans l'alcool à 80° ne fournissait pas une image nette de l'embryon, des colorants simples ont été utilisés: Bouin alcoolique ou rouge neutre; l'excès de colorant était enlevé par un bain contrôlé dans l'alcool chlorydrique.

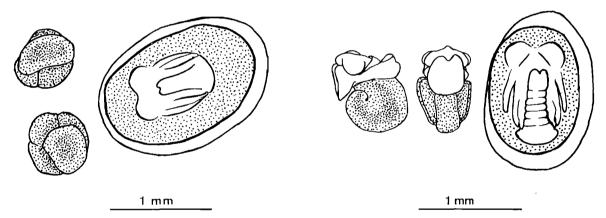


Fig. 3 et 4. — A gauche, œufs de Sabinea sarsi avec un embryon au stade metanauplius et de L. c. cancellata au début de la segmentation. A droite, œuf de S. sarsi avec un embryon sans yeux pigmentés et embryon de L. c. cancellata au stade « véligère ».

La première image embryonnaire a été observée chez une crevette de l'espèce Sabinea sarsi capturée au mois de septembre 1966 sur les bancs de pêche du Labrador. Cette femelle œuvée porte, comme nous l'avons noté précédemment, un gastéropode prosobranche et deux pontes. Les œufs de la crevette ne montrent aucun embryon, que ce soit à l'observation directe ou après coloration. Les œufs du mollusque se présentent comme de petites masses sphériques, colorées en jaune clair, sans traces de segmentation.

La deuxième image (fig. 3), vue chez une crevette capturée à la même station que la précédente, montre un embryon qui peut être assimilé au stade metanauplius. La région abdominale n'est pas

⁽¹⁾ Depuis la rédaction de cette note, l'identification du gastéropode que nous devons à l'obligeance de Mlle Ginette Robert, Institute of Oceanography, Dalhousie University, Halifax, a permis de préciser qu'il s'agit de Lora cancellata cancellata Mighels et Adams, 1842.

métamérisée et sous cette dernière les appendices metanaupliens sont encore à l'état d'ébauche avec un aspect sacciforme. Les œufs du mollusque présentent une segmentation de stade IV, les cellules paraissant de taille égale.

La figure 4 illustre le troisième stade embryonnaire; celui-ci a été noté chez les crevettes capturées à différentes stations de la côte sud du Labrador, au large du détroit de Belle-île ainsi que sur le banc Makkovic situé plus au nord. L'embryon de Sabinea sarsi présente un stade où le pigment des yeux n'est pas encore apparu; la région abdominale est segmentée, mais sans appendices. Cette région est encore courte et la plaque caudale n'est pas élargie; le telson commence à s'individualiser. L'embryon du gastéropode relativement bien formé, rappelle la véligère planctonique. Seule la partie antérieure semble organisée; en arrière du manteau on distingue une masse opaque, colorée en jaune, qui présente un début d'enroulement spiral.

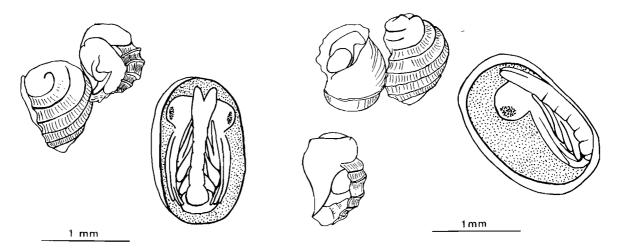


Fig. 5 et 6. — A gauche, œuf de S. sarsi avec un embryon dont les yeux sont pigmentés et jeunes mollusques avec le premier tour de la coquille. A droite, œuf de S. sarsi avec un embryon à un stade un peu plus évolué que le précédent et jeunes mollusques possédant un opercule.

Sur l'image suivante (fig. 5), le pigment des yeux de l'embryon de la crevette commence à apparaître. L'abdomen segmenté s'est allongé, mais il demeure sans appendices. De chaque côté de la région abdominale, les antennes, les appendices metanaupliens et certains des appendices thoraciques sont nettement visibles, ces derniers sont encore à l'état d'ébauche. L'œuf possède encore à ce stade une importante réserve de vitel·lus. L'embryon du mollusque a acquis sa coquille définitive pour le premier tour qui montre une ornementation de côtes très prononcées. Le deuxième et dernier tour représentant la coquille larvaire est nettement délimité par sa coloration jaune ; aucun opercule n'est visible à ce stade.

L'image des embryons représentée à la figure 6 est peu différente de la précédente. L'embryon de la crevette montre une zone pigmentée de l'œil plus importante et le telson s'est très nettement élargi. Pour le mollusque, il présente un tour supplémentaire à la coquille définitive et possède un opercule.

Le cinquième aspect (fig. 7, 8 et 9) a été rencontré chez une crevette capturée en mai 1967, entre l'extrémité du banc St-Pierre et le banc-à-Vert, sur la côte sud de Terre-Neuve.

Les œufs de la crevette sont en cours d'éclosion et il n'en reste qu'un nombre restreint, mais de nombreuses coques déchirées d'œufs ayant libéré leur larve, sont encore attachées aux pléopodes. Dans les œufs présents, les embryons occupent la totalité du volume de l'œuf et le vitellus n'est plus apparent. Les deux derniers maxillipèdes ainsi que les appendices thoraciques à l'exception de la deuxième paire sont très développés et cachent en la recouvrant la région abdominale de l'embryon. Celui-ci dégagé des enveloppes de l'œuf et des mues, montre un telson très large, garni d'épines.

Le développement larvaire de Sabinea sarsi n'ayant pas été décrit, il n'est pas possible de comparer ce stade in-ovo avec le premier stade planctonique. Il diffère du premier stade larvaire de Sabinea septemcarinata décrit par Sars (1890) et Williamson (1915), par la présence d'environ onze épines sur le bord antéro-ventral de la carapace au lieu de sept. Il possède 26 (13 + 13) épines au bord postérieur du telson contre 32 (16 + 16) pour la larve de Sabinea septemcarinata où l'on ne retrouve un telson avec 26 épines qu'au troisième stade larvaire. Quant aux embryons

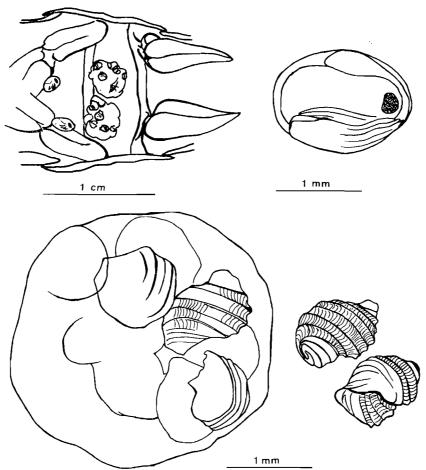


Fig. 7. — (En haut, à gauche) Vue ventrale du deuxième pléonite de S. sarsi dont les œufs sont en cours d'éclosion et laissent ainsi voir les deux oothèques fixés sur le sternite. Fig. 8. — (En haut, à droite) Œuf de S. sarsi donnant l'aspect « in ovo » avant l'éclosion. Fig. 9. — (En bas) Oothèque de la figure 7 à un fort grossissement ainsi que deux jeunes mollusques.

du mollusque, ils sont encore enfermés dans les capsules et montrent l'aspect adulte. Le dernier tour de la coquille a perdu sa coloration jaune, mais reste sans ornementation. A ce stade, le jeune gastéropode mesure de 1,0 à 1,3 mm de long.

La suite des images embryonnaires décrites ci-dessus montre nettement d'une part que la ponte du mollusque a lieu au même moment ou précède de peu la ponte de la crevette; en effet, à l'œuf de crevette sans embryon correspond un œuf de mollusque sans segmentation et l'on sait que chez les Décapodes Natantia la mise en place du stade nauplius est rapide, d'autre part que les embryons du mollusque ont terminé leur développement au moment de l'éclosion des œufs de la crevette ce qui implique une adaptation du gastéropode au cycle reproductif des Crangonidées du genre Sabinea.

Dans les oothèques, le nombre d'œufs varie de 10 à 15 et ces mêmes chiffres se retrouvent quant au nombre de jeunes mollusques présents à la fin de l'incubation. Il n'y a donc pas d'œufs abortifs utilisés pour la nutrition de ceux qui développent un embryon, ce que le petit nombre d'œufs par sphère laissait présager.

Le diamètre des pontes est compris entre 2,5 et 3,0 mm et leur position ainsi que leur nombre diminuent le volume destiné à recevoir les œufs du crustacé. Bien que chez les crevettes, le nombre des œufs incubés varie beaucoup en raison des pertes qui se produisent au cours de la ponte et de l'incubation, on constate que le nombre des œufs compté sur des crevettes infestées est toujours inférieur au chiffre enregistré pour des crevettes saines de taille analogue. Le déficit dû à la présence des oothèques représente environ 30 % de la moyenne obtenue pour des individus non infestés. Cette diminution du nombre des œufs peut intervenir, soit par la simultanéité des pontes : la cavité incubatrice du crustacé formée par les sternites, les pleurites et la base des pléopodes ne peut recevoir qu'un nombre d'œufs qui est fonction de la quantité des pontes de mollusque déjà présentes ; soit par la chute au cours de l'incubation si le mollusque met ses oothèques en place après la ponte du crustacé : les œufs étant repoussés vers l'extérieur et plus sensibles à l'arrachement. Contrairement aux espèces du genre *Crangon*, le taux de reproduction est faible chez *Sabinea* ; le nombre des œufs varie de 150 à 400 selon la taille des femelles et le déficit supplémentaire de 30 % causé par le mollusque prend une importance certaine.

Dans cette « symbiose », le gastéropode peut rechercher une protection de ses œufs, mais celle-ci est toute relative compte tenu du grand nombre de prédateurs des crevettes. On peut aussi envisager que le développement des œufs du mollusque nécessite des conditions de milieu que le crustacé fournit, ainsi le brassage continuel de l'eau par les pléopodes assure une oxygénation plus intense qu'en milieu stagnant. Cette hypothèse est difficilement vérifiable et il est plus évident que la crevette par ses déplacements même limités, permet un essaimage des jeunes mollusques qui n'existerait pas si la ponte était fixée sur le fond.

Le gastéropode prosobranche qui ne possède pas une phase larvaire planctonique assurant la dispersion de l'espèce, a compensé ce handicap en laissant à une crevette le soin de le combler.

On peut s'interroger quant à la méthode employée pour réaliser le contact physique nécessaire à la fixation des pontes, mais il existe des particularités de la biologie des Crangonidées qui peuvent être utilisées par le mollusque pour se fixer sous la région abdominale de la crevette. On sait que les espèces du genre Crangon s'ensablent et que les femelles ont un comportement particulier au moment de la ponte : elles sont allongées, l'un des côtés reposant sur le fond et l'abdomen est replié pour former une poche où les œufs sont introduits. En raison de la concordance du développement des pontes chez le crustacé et le mollusque, il semble que le contact physique puisse s'effectuer à ce moment.

Nous avons vu que les oothèques du gastéropode ne se rencontrent que chez les crevettes du genre Sabinea et plus particulièrment chez Sabinea sarsi. Il faut aussi noter que ce choix ne s'opère qu'à l'encontre des femelles œuvées, aucune des crevettes non œuvées des deux espèces n'étant infestée.

Le choix d'une crevette qu'elle soit fraîchement œuvée ou bien en cours de ponte est alors difficile à concevoir avec une rencontre due au hasard même si le mollusque en raison d'une concordance des époques de reproduction est à la recherche d'un lieu de fixation pour ses pontes. Le nombre des crevettes infestées ainsi que l'échelonnement des captures en 1966, 1967, 1970 et 1971 est peu compatible avec un dépôt accidentel des oothèques sous l'abdomen d'une femelle du genre Sabinea.

La connaissance du comportement du gastéropode ainsi que celui de la crevette pourraient apporter quelque lumière sur cette association, mais ce chapître chez les animaux marins est d'une étude difficile, surtout chez ceux qui vivent comme dans ce cas, à des profondeurs allant jusqu'à 350 m.

Nous avons utilisé précédemment le terme de « symbiose » dans le sens que lui attribue Cheng (1967), c'est-à-dire comme un terme écologique au sens large qui englobe : parasitisme, commensalisme, mutualisme et phoresis. Dans l'association considérée, les points essentiels qui ressortent des rapports entre les deux organismes sont d'un part, le support fourni par le crustacé

aux pontes du mollusque et d'autre part, comme conséquence à la fixation, la diminution du nombre des œufs portés par la crevette. Les deux espèces du genre Sabinea paraissent ne constituer que de simples vecteurs assurant le transport et la dispersion des embryons du gastéropode Lora cancellata cancellata. A cette protection physique s'ajoute l'absence d'une dépendance métabolique entre les deux associés et nous arrivons selon Grassé (1966) et Kühnelt (1969) à la définition de la phoresis.

Dans les exemples connus de phoresis, la caractéristique commune aux deux organismes en présence est l'indifférence qu'ils manifestent l'un pour l'autre. Dans le cas que nous venons d'évoquer, l'hôte subit un préjudice du fait de la diminution de son pouvoir de reproduction. Ce déficit place les rapports des deux animaux en dehors des limites trop précises de la définition d'une phoresis alors qu'ils entrent plus facilement dans le cadre de l'échelle hypothétique de dépendance métabolique de SMITH (1962).

Manuscrit déposé le 31 août 1977.

BIBLIOGRAPHIE

- Brunel (P.), 1970. Catalogue d'invertébrés benthiques du golfe du Saint-Laurent recueillis de 1951 à 1966 par la station de biologie marine de Grande-Rivière. *Trav. Pêch. Québec*, n° 32 : 1-54.
- BOUSFIELD (E.L.). 1964. Coquillages des côtes canadiennes de l'Atlantique. Mus. nat. Canada, Ottawa: (i-IV) et 1-89.
- Cheng (T.C.), 1967. Marine mollusks as hosts for symbioses with a review of know parasites of commercially important species. Adv. Mar. Biol., 5: 1-415.
- Dawydof (C.), 1928. Traité d'embryologie comparée des Invertébrés. Paris, Masson et C'e, Edit.: 1-900. Franc (A.), 1968. Classe des gastéropodes (Gasteropoda Cuvier, 1798). In Traité de Zoologie, P.-P. Grassé, 5 (3): 1-324.
- Fretter (V.) et Graham (A.), 1964. Physiology of Mollusca. Reproduction. New York et Londres, Academic Press, 1: 127-156.
- KÜHNELT (W.), 1969. Ecologie générale, concernant particulièrement le règne animal. In Précis des sciences biologiques publié sous la direction de P.-P. Grassé, Paris, Masson et C^{III}, Edit.: 1-359.
- MacGinitie (N.), 1959. Marine mollusca of Point-Barrow, Alaska. Proc. U. S. nat. Mus., 109 (3412): 59-208.
- MORRIS (P.A.), 1950. A field guide to the shells of our Atlantic and Gulf coasts. Peterson Field Guide Ser., Riverside Press Cambridge, Mass.: 1-236.
- MORTON (J.E.) et Yonge (C.M.), 1964. Physiology of mollusca. Classification and structure of the mollusca. New York et Londres, Academic Press, 1: 1-57.
- RAVEN (C.P.), 1964. Physiology of mollusca. Development. New York et Londres, Academic Press, 1: 165-188.
- Sars (G.O.), 1890. Bidrag til kindskaben om Decapodernes Forvandlinger. 3. Crangonidae. Arch. Math. Naturv., 14: 132-195.
- Schone (H.), 1961. Physiology of Crustacea. Complex behavior. New York et Londres. Academic Press. 2: 465-520.
- SMITH (J.D.), 1962. Introduction to animal parasitology. Springfield, Thomas Edit.
- WILLIAMSON (H.C.), 1915. Crustacea Decapoda, Larven. Nord. Plankton, 18 (VI): 315-588.