

**REGIMES ALIMENTAIRES ET MODIFICATIONS
DES STRUCTURES MANDIBULAIRES CHEZ LES LARVES,
POSTLARVES ET ADULTES DE *PALAEEMONETES VARIANS*
(LEACH) (DECAPODA, PALAEMONIDAE)
ETUDIEES A L'AIDE DU MICROSCOPE ELECTRONIQUE
A BALAYAGE**

par Maurice HERAL⁽¹⁾ et Yves SAUDRAY⁽²⁾

Chez la plupart des Crustacés Péracarides, l'action des mandibules sur les aliments s'effectue par l'intermédiaire de structures cuticulaires ayant l'aspect de soies plus ou moins modifiées, recouvrant tout ou partie des *pars molaris*. Dans tous les cas étudiés, la micro-morphologie de ces surfaces fonctionnelles apparaît adaptée à l'utilisation de l'aliment dont se nourrit habituellement l'animal.

Dès l'éclosion, les structures cuticulaires sont en place, leur arrangement et leur forme diffèrent peu par la suite. L'efficacité résulte essentiellement d'un renforcement avec adaptation fonctionnelle et d'un durcissement qui se manifestent après chaque mue. La croissance de l'animal ne se manifeste à ce niveau que par un accroissement du nombre des éléments de base, ce qui correspond sans aucun doute à une augmentation de la surface fonctionnelle par adjonction de cellules sous-jacentes (SAUDRAY, 1971, 1972).

Ces observations sont bien en accord avec le fait que les Crustacés Péracarides étudiés ont un développement direct et qu'ils gardent pendant toute leur vie le même régime alimentaire.

A l'opposé, le développement des Eucarides est le plus souvent indirect. On peut, chez ces derniers, distinguer des stades larvaires parfois séparés par des métamorphoses, si bien qu'ils se différencient par des modifications qui affectent, entre autres, les appendices antérieurs, y compris les mandibules, et peuvent correspondre à des changements dans le mode de vie et dans le régime alimentaire.

Le présent travail a pour but de compléter nos connaissances sur la structure des mandibules chez un Eucaride : *Palaemonetes varians* (LEACH). Des élevages nous ont permis d'aborder, parallèlement à l'évolution de la structure des mandibules, l'étude des régimes alimentaires des larves et des adultes.

I. Description de l'habitat.

L'espèce étudiée provient des marais salants de la presqu'île guérandaise (Loire-Atlantique). Cette crevette y prolifère dans des milieux fort variés. Une brève étude des différents habitats de cette espèce permet de confirmer son euryhalinité et de préciser les salinités extrêmes auxquelles elle peut s'adapter. En effet, en amont des étiers, *Palaemonetes varians* est abondante dans les secteurs où les salinités varient de 3‰ à 60‰, et ce, en fonction des différents apports d'eau douce et d'eau hypersalée provenant des salines. Lorsque la salinité devient plus stable, en aval

(1) I.S.T.P.M., 17390 La Tremblade.

(2) Laboratoire de Biologie marine, Institut des Sciences de la Nature, 38, boulevard Michelet, 44000 Nantes.

(20 ‰ à 38 ‰), une population de *Palaemon elegans* remplace progressivement *Palaemonetes varians*, puis c'est *Crangon crangon* qui domine dans le traict où les salinités annuelles fluctuent de 28 ‰ à 33 ‰.

La faune qui pénètre dans les premiers réservoirs des salines provient des étiers et est généralement amenée par les courants. Dans ces bassins, les espèces que l'on rencontre ne sont pas très variées, mais chaque espèce est souvent représentée par un peuplement très important. C'est le cas de *Palaemonetes varians* qui résiste fort bien à l'augmentation de la salinité estivale. Elle se reproduit dans les vasières et dans les gobières (HÉRAL et Coll., 1975) où les salinités varient annuellement et respectivement de 13 ‰ à 50 ‰ et de 15 ‰ à 80 ‰.

Palaemonetes varians peut donc s'adapter à un vaste éventail de salinités dans lesquelles elle est apte à se reproduire. Elle colonise ainsi les milieux extrêmes et en particulier les bassins hypersalés jusqu'à 80 ‰.

2. Méthode d'élevage et résultats.

1° Larves.

La récolte des femelles ovigères s'est effectuée en juillet dans les vasières des salines. Les larves, écloses la nuit, sont isolées le lendemain dans des récipients en verre ayant chacun une contenance de 50 ml. L'eau de mer filtrée est changée quotidiennement et la nourriture est distribuée, chaque matin, avant la recherche des exuvies. Les larves issues de la même femelle sont réparties en lots de 15 individus qui sont chacun soumis à des régimes alimentaires différents. Nous avons ainsi élevé 250 larves en 17 lots. Travaillant sur un milieu hypersalé, nous avons choisi pour nos élevages une salinité proche de 40 ‰ ; la température a varié de 20° à 25° C et le pH de 8 à 8,2.

Nous avons testé comme nourriture pour les larves :

1. de l'eau de mer seule ;
2. de l'eau de mer avec du phytoplancton ;
3. de l'eau de mer avec des nauplii d'*Artemia salina* ;
4. de l'eau de mer avec des nauplii d'*Artemia salina* plus du *Fucus spiralis* broyé ;
5. de l'eau de mer avec des nauplii d'*Artemia salina* et du phytoplancton.

Le phytoplancton utilisé est un mélange aliquote de culture de *Pheodactylum tricornutum*, d'*Isochrysis galbana*, de *Dunaliella tertiolecta* et de *Gyrosigma spencerii*.

Avec les régimes 1-2. Sans nourriture et avec le mélange de phytoplancton, les larves ne dépassent que rarement le stade 1. Les quelques individus qui y parviennent meurent après la première mue, soit 2 jours après l'éclosion.

Avec les régimes 3-4-5. Nous obtenons, avec ces milieux, un développement en 4 stades larvaires déjà décrits par SOLLAUD (1923) et LEROUX (1970). Quelques postlarves apparaissent après des stades surnuméraires, les passages par le stade 5 et par le stade 6 semblent liés aux élevages effectués aux plus fortes salinités (45 à 50 ‰). Contrairement à DE FIGUEIREDO (1973), nous n'avons pas constaté, pour la croissance des larves, l'influence bénéfique d'un apport de matière organique sous forme de *Fucus spiralis* broyé. Par contre, l'association de nauplii d'*Artemia salina* juste écloses avec le mélange de phytoplancton permet de raccourcir de 1 à 2 jours la durée de la vie larvaire. Nous avons ainsi obtenu des postlarves 10 jours après la naissance avec des mortalités inférieures à 10 %. La figure 1 représente la courbe de croissance obtenue avec le régime alimentaire n° 5. La longueur totale des larves et postlarves est la longueur comprise entre l'extrémité du rostre et le telson (tabl. 1).

Du stade 1 à 4, la croissance est régulière, mais comme l'a constaté LE ROUX, 1970, le stade 4 se prolonge et la croissance est stoppée lors de la métamorphose.

Nous avons mis en évidence qu'une nourriture de type herbivore ne permet pas un développement des larves de *Palaemonetes varians* et nous avons confirmé qu'avec une nourriture à base de nauplii d'*Artemia salina* et de phytoplancton le développement larvaire s'effectue en 4 stades et que la croissance est proche de celle trouvée par LE ROUX. Ces résultats sont à rapprocher de ceux trouvés par BROAD (1957) pour *Palaemonetes pugio* et *Palaemonetes vulgaris*.

2° *Adultes.*

Les adultes de *Palaemonetes varians* sont élevés dans des aquariums munis d'un système de circulation d'eau en circuit fermé avec filtration sur un filtre de charbon actif.

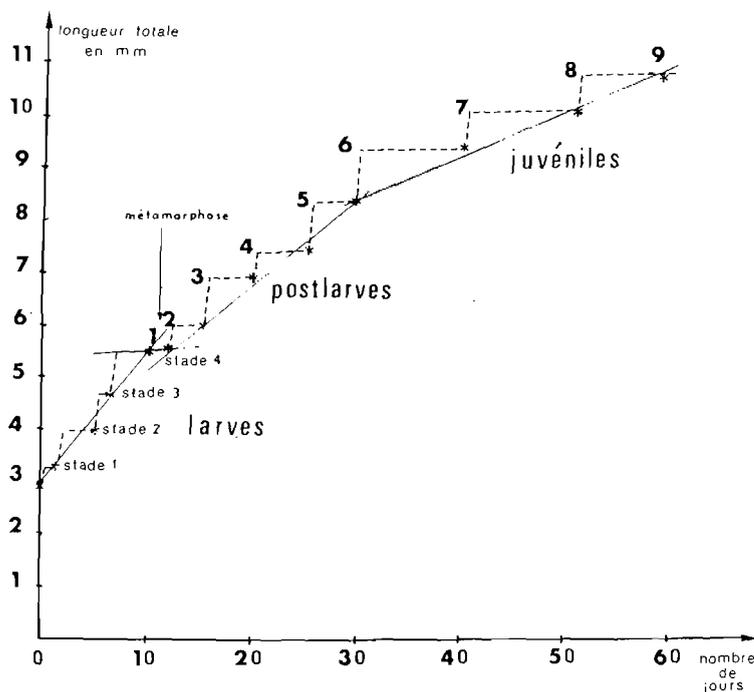


FIG. 1. — Croissance des larves et postlarves de *Palaemonetes varians* nourries avec des nauplii d'*Artemia salina* et un mélange de phytoplancton.

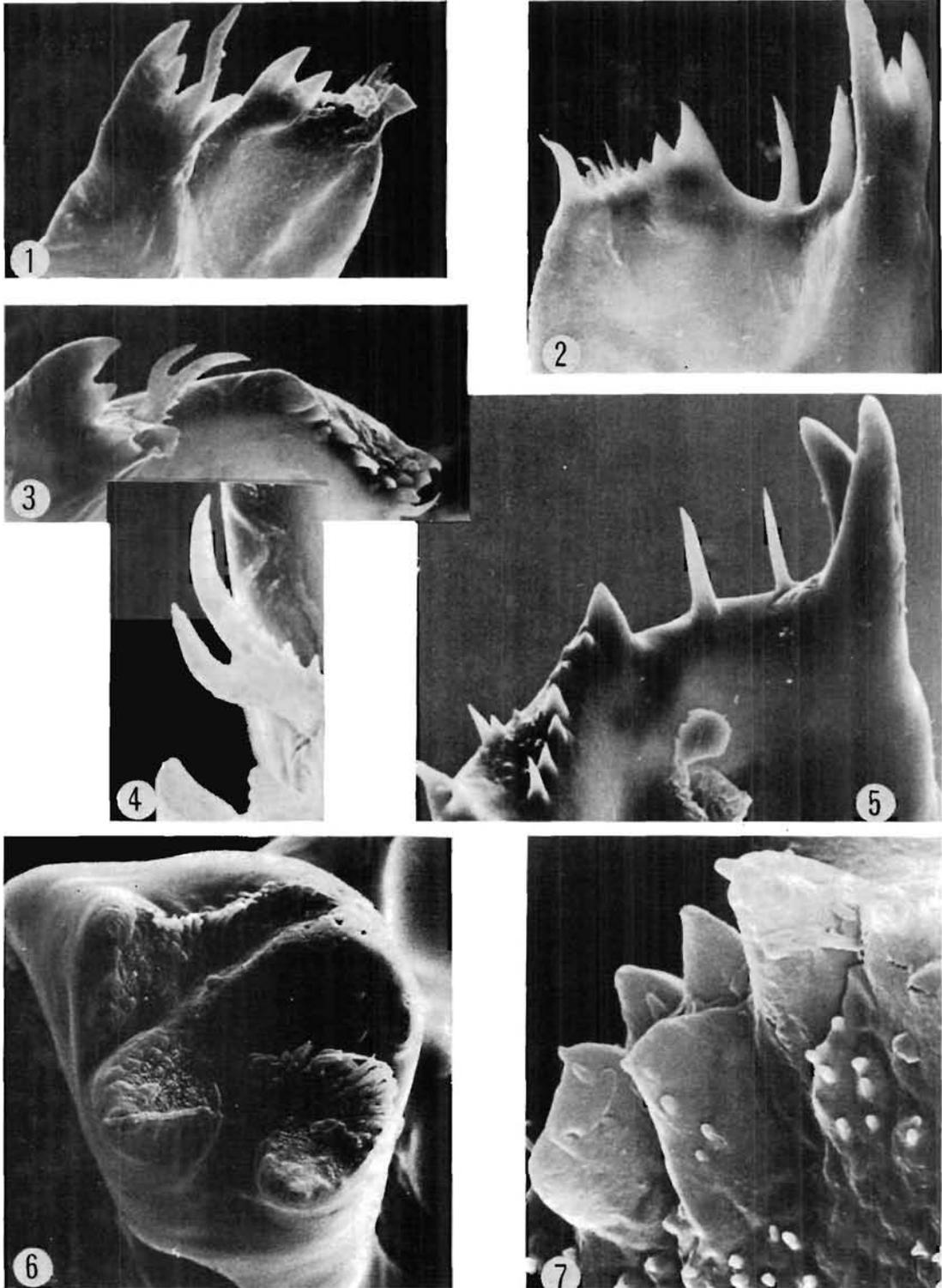
La nourriture généralement utilisée consiste en *Mytilus edule* ou en broyats de *Carcinus maenas* associés à des algues : *Fucus spiralis*, *Ulva lactuca*, etc... Elle a été souvent remplacée par une nourriture artificielle lyophilisée à base de déchets de poissons.

	L en mm	Nombre de jours
Stade 1	3,3	2
Stade 2	4,1	5
Stade 3	4,5	7
Stade 4	5,4	10
Postlarve 1	5,5	13
Postlarve 5	7,5	29
Postlarve 9	10,7	58

TABL. 1. — Croissance de larves de *Palaemonetes varians* nourries avec des nauplii d'*Artemia salina* et du phytoplancton.

En outre, on peut remarquer le caractère cannibale de cette espèce, et ce, en particulier, lorsqu'une crevette est plus vulnérable, soit après la mue, soit au moment d'une maladie.

Il apparaît donc que la crevette adulte est omnivore avec cependant un caractère carnassier marqué.



PL. I. — 1 : mandibule gauche de larve de *Palaemonetes varians* au stade 1 ($G \times 1000$) ; 2 : mandibule droite de larve au stade 1, 10 heures après l'éclosion ($G \times 1000$) ; 3 : mandibule gauche de larve au stade 3, vue de la lacinia mobilis ($G \times 1000$) ; 4 : détail du peigne de la mandibule gauche de la larve au stade 4 ($G \times 2000$) ; 5 : mandibule droite au stade 4 ($G \times 1500$) ; 6 : allure générale de la mandibule gauche de la postlarve ($G \times 500$) ; 7 : début de différenciation des longues soies médianes chez une jeune postlarve ($G \times 6000$).

3. Technique d'étude des structures mandibulaires.

Les larves, postlarves et adultes sont fixés dans de l'eau de mer formolée à 5 %. La dissection des pièces mandibulaires s'effectue sous loupe binoculaire. Les mandibules sont rincées dans plusieurs bains d'eau distillée avant fixation sur un cylindre. La technique utilisée est ensuite la même que celle décrite par SAUDRAY (1971). Le microscope électronique à balayage utilisé est du type JSM₂.

4. Observations.

Elles sont illustrées par les photographies des planches I et II.

1^o Structures mandibulaires des larves à différents stades.

La structure des mandibules chez les larves du stade 1 au stade 4 ne montre pas de modifications morphologiques importantes. Les mandibules sont des lames chitineuses d'une épaisseur de 5 microns avec les pointes acérées. Elles sont dissymétriques. La *pars molaris* est non différenciée et peu individualisée. Les pièces sont rarement ornementées. Dès le stade 1, quelques heures après l'éclosion, les mandibules paraissent assez chitineuses pour être fonctionnelles. La *pars secans*, partie la plus ventrale, est formée de 3 pointes pour la mandibule droite et de 4 pointes pour la mandibule gauche. Le processus masticatoire est constitué d'un grand nombre d'épines acérées (12 à 15) sans aucune ornementation. Entre la *pars molaris* et la *pars secans*, nous constatons la présence de 2 épines très pointues pour la mandibule droite et pour la mandibule gauche d'une lame spiniforme denticulée qui, d'après SOLLAUD (1923), pourrait être l'homologue de la *lacinia mobilis* des Pécariques. Cette lame bifide est ornementée de nombreuses petites pointes.

2^o Structures mandibulaires chez l'adulte.

Lors de la métamorphose il se produit un profond et rapide remaniement des structures mandibulaires. Les mandibules deviennent nettement bifides. La *pars secans* est issue de la fusion des 3 à 4 pièces chitinisées de la *pars incisive* des larves. La *pars molaris* semble se former à partir de la dizaine de « dents » larvaires en s'unifiant pour ne former que 4 pointes qui, progressivement, s'ornent de soies. Par dissection, lorsque la larve se trouve en fin de stade 4, il est possible d'isoler les nouvelles mandibules sous-jacentes. Elles sont déjà ornées de soies éparses, à peine ébauchées, d'un seul type, non différenciées. Chez la postlarve, la surface de la *pars molaris* est entièrement tapissée de soies. Les faisceaux de soies forment alors une sorte de « damier » dont l'élément de base est polygonal. Il existe deux types de soies :

de longues soies simples sans ornements, qui se mettent progressivement en place pour former chez l'adulte une longue rangée médiane transversale, la *pars molaris* gauche étant de plus bordée par ce même type de soies ; elles peuvent assurer le nettoyage des surfaces rugueuses des mandibules en provoquant une circulation d'eau ;

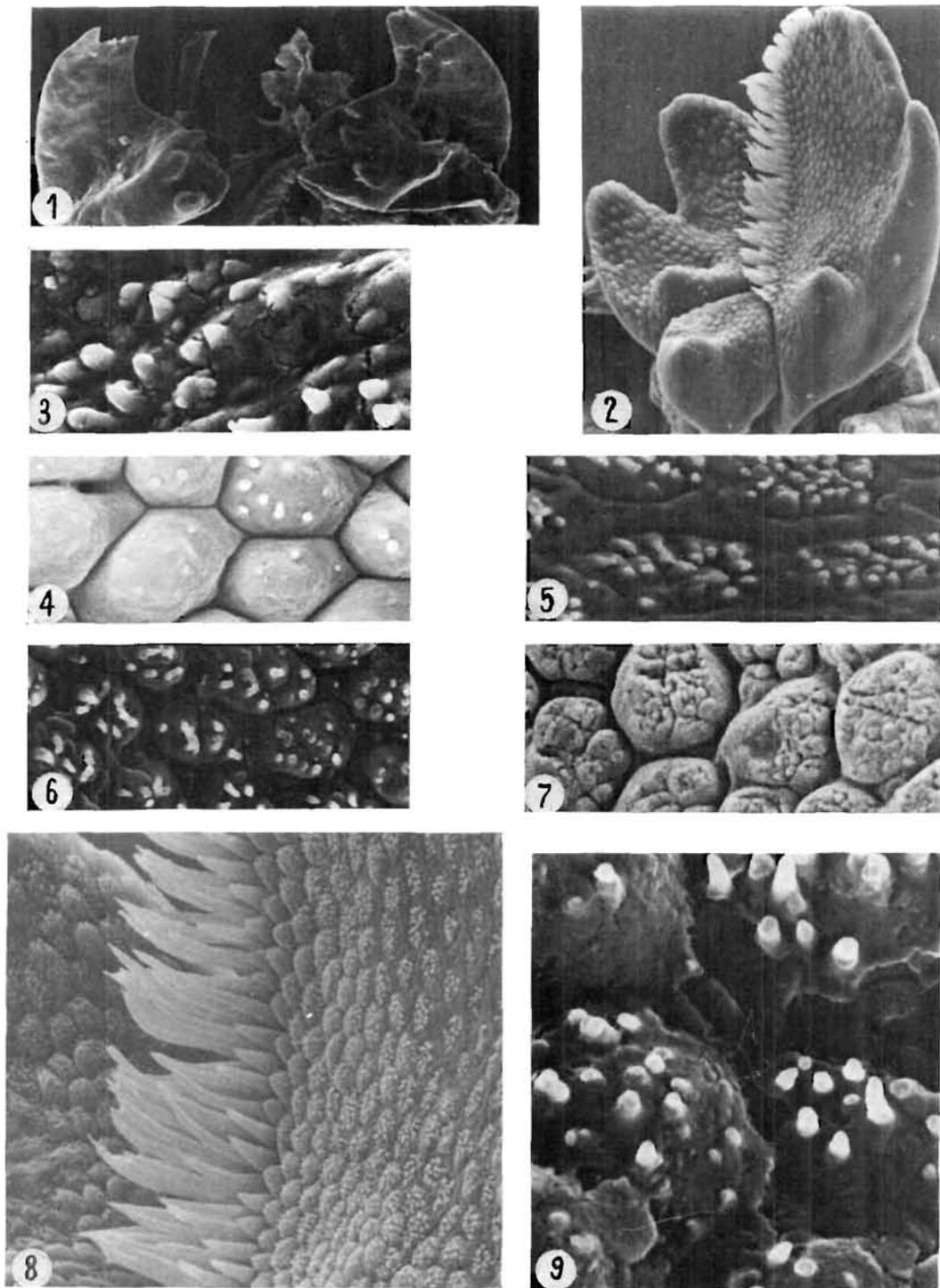
des soies broyeuses serrées les unes contre les autres avec à chaque extrémité une dizaine de pointes chitinisées couvrant la surface fonctionnelle.

Ces faisceaux de soies évoluent selon les différents stades d'intermue. Lorsque l'animal se débarrasse de son exuvie, les massifs de soies ne sont pas encore émergés, quelques heures étant nécessaires pour rendre cette structure fonctionnelle. Par contre, dès le stade Do de DRACH, l'extrémité des soies est fortement émoussée et l'usure devient très importante, particulièrement chez des femelles ovigères.

5. Discussion.

Il semble intéressant de rapprocher les variations des structures mandibulaires avec les modifications de régimes alimentaires et le mode de vie des larves et des adultes.

Chez les larves planctoniques, les mandibules peuvent assurer un rôle de filtration, de triage et de dilacération pour les grosses proies, les proies planctoniques étant faiblement sclérifiées, la structure des mandibules des larves ne nécessite pas une forte chitinisation de ces pièces.



Pl. II. -- 1 : mandibules en place chez une postlarve de *Palaemonetes varians* (G \times 200) ; 2 : mandibule droite de jeune postlarve qui vient de muer (G \times 250) ; 3 : larve au stade 4 prête à muer : mandibule gauche sous-jacente obtenue par exuviation artificielle, soies en formation avec une seule pointe (G \times 10 000) ; 4 : mandibule de jeune postlarve (G \times 3 000) ; 5 : soies non encore émergées chez un adulte juste après la mue (G \times 3 000) ; 6 : structure acérée des adultes (G \times 3 000) ; 7 : structure usée chez une femelle ovigère (G \times 3 000) ; 8 : soies médianes de la mandibule droite d'un adulte (G \times 800) ; 9 : détail des soies « broyeuses » d'un adulte (G \times 10 000).

Les épines acérées servent à déchirer et non à broyer les proies que la larve retient grâce aux endopodites des maxillipèdes et des pattes thoraciques.

Chez l'adulte, le mode de vie benthique oblige l'animal à se nourrir de proies multiples, parfois de grandes tailles. La *pars secans* permet alors de dilacérer, tandis que la *pars molaris* effectue un véritable broyage. Les longues soies créent un mouvement d'eau et peuvent jouer un rôle d'aspiration du bol alimentaire, permettant à l'animal une utilisation complète des aliments.

Conclusions.

Les mandibules de cet Eucaride sont de même structure à base de soies broyeuses que chez les Pécararides. On note de plus chez les stades larvaires une lame spiniforme denticulée qui pourrait être l'homologue de la *lacinia mobilis* des Pécararides, mais elle régresse pour disparaître chez l'adulte.

Après avoir mis en évidence par nos élevages le caractère carnassier tant des larves que des postlarves et adultes, il était nécessaire de trouver chez *Palaemonetes varians* un appareil masticateur efficace. Nous avons constaté que l'évolution des mandibules suit l'adaptation au changement de mode de vie : planctonique pour les larves puis benthique pour les adultes.

Manuscrit remis le 3 octobre 1979.

BIBLIOGRAPHIE

- DE FIGUEIREDO (M.J.), 1973. — On the influence of *Fucus spiralis* L., as a source of organic matter, in the larval rearing of the prawn *Palaemonetes varians* LEACH (Decapoda, Caridea). — *Bol. inform. Inst. Biol. marit.* Lisboa, n° 11, 6 p.
- DRACH (P.), 1939. — Mue et cycle d'intermue chez les Crustacés Décapodes. — *Ann. Int. Océanogr.* Paris, **19** : 103-391.
- BROAD (A.C.), 1957. — The relationship between diet and larval développement of *Palaemonetes*. — *Biol. Bull. mar. bio. Lab. Woods Hole*, **112** : 162-173.
- HÉRAL (M.), HUSSENOT (J.) et MAILLARD (Y.), 1975. — Les réservoirs à poissons de la presqu'île guérandaise ; aspects hydrobiologiques et techniques aquacoles. — "Penn ar Bed", **10**, n° 83 : 220-233.
- LE ROUX (A.), 1970. — Contribution à l'étude du développement larvaire de *Palaemonetes varians* (LEACH) (Decapoda, Palaemonidae). — *C.R. Acad. Sci., Paris*, **270**, sér. D : 851-854.
- SAUDRAY (Y.), 1971. — Structures cuticulaires fonctionnelles de la *pars molaris* des mandibules de *Ligia oceanica* FABR. (Crustacea, Isopoda, Oniscoïda) étudiées à l'aide du microscope électronique à balayage. — *C.R. Acad. Sci., Paris*, **273**, sér. D : 1 379-1 382.
- 1971. — Structures cuticulaires fonctionnelles de la *pars molaris* des mandibules de *Talitrus saltator* (MONTAGU) (Crustacea, Amphipoda, Talitridae) étudiées à l'aide du microscope électronique à balayage. *Ibid.* : 2 538-2 541.
- 1972. — Conséquences du cycle de mue et d'intermue sur la morphologie fonctionnelle des *pars molaris* des Crustacés Pécararides. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **36**, 271-273.
- SAUDRAY (Y.) et MARCHAND (J.), 1972. — Observations sur la *pars molaris* des mandibules de quelques Gammaridés (Crustacea, Amphipoda) étudiées à l'aide du microscope électronique à balayage. — *C.R. Acad. Sci., Paris*, **274**, sér. D : 2 061-2 064.