

ESSAI D'HARMONISATION DE LA NOMENCLATURE DES LARVES D'EUPHAUSIACÉS

par Bernadette SOULIER

Le développement des Euphausiacés a donné lieu à de nombreux travaux⁽¹⁾ effectués en ordre dispersé, si bien qu'une certaine confusion entache la nomenclature des stades larvaires de ces organismes et qu'une mise au point s'imposait, le bref historique qui suit le montrera.

Dès 1885, SARS définit quatre grands stades : *nauplius*, *calyptopis* dont les yeux sont recouverts par la carapace, *furcilia* chez lequel apparaissent les pléopodes, *cyrtopia* dont l'antenne cesse d'être natatoire pour prendre sa forme définitive.

M. V. LEBOUR (1925), décrivant le développement larvaire de nombreuses espèces, dénombre jusqu'à quatorze stades *furcilia* possibles, pendant lesquels les pléopodes deviennent progressivement soyeux, et huit stades *cyrtopia* correspondant à la réduction du nombre d'épines terminales et latérales du telson. En 1926, elle émet l'idée que l'ordre d'apparition des pléopodes pourrait être caractéristique du genre et que quelques stades seraient absents chez certaines espèces.

MAC-DONALD (1927), sur *Meganyctiphanes norvegica* en aquarium, note des stades dominants, tandis que d'autres n'apparaissent pas, d'où il résulte un raccourcissement de la vie larvaire. Et RUSTAD (1930) admet que les conditions de milieu (nourriture, température) sont la cause des variations morphologiques observées pendant les derniers stades où la larve, du fait de sa vie pélagique, est plus fortement soumise aux facteurs externes.

FRASER (1936), d'après *Euphausia superba*, indique que seuls les stades numériquement prédominants doivent être retenus comme stades larvaires successifs. Il supprime en outre le terme de *cyrtopia*, les différences entre les deux stades lui paraissant minimales ; de ce fait, la dénomination de *furcilia* est étendue à toute la fin de la vie larvaire.

A la même date, JOHN réintroduit l'ancienne appellation de post-larve pour désigner les individus dont les épines terminales du telson sont réduites à une.

EINARSSON (1945) ne retient comme valables que les stades numériquement dominants. GURNEY (1945) de son côté conserve la dénomination de *cyrtopia*. Enfin, SHEARD (1953), établit un code simple avec seulement trois stades *furcilia*, un stade post-larvaire et un stade « adolescent ».

En résumé, à l'heure actuelle, il semble que le terme de *cyrtopia* doive être abandonné. En effet, contrairement à ce que l'on observe chez les Pénaeidés entre les stades protozoé et mysis, il n'y a pas de transformation profonde au stade *cyrtopia* : seule l'antenne est modifiée. Le véritable changement s'est effectué lors de l'apparition des pléopodes qui viennent supplanter les appendices céphaliques dans leur rôle natatoire. Ce développement graduel et continu provient certainement du fait que la larve, comme l'adulte, est pélagique chez les Euphausiacés, tandis que chez les Pénaeidés elle cesse d'être pélagique pour devenir benthique (HELDT, 1938). La suppression du stade *cyrtopia* paraît donc logique.

Par ailleurs, si comme FRASER, JOHN et EINARSSON, on ne prend en considération que les stades numériquement dominants et qu'on leur attribue des numéros successifs, il est nécessaire pour

(1) Ces travaux ne seront pas analysés en détail ici. On trouvera toutes précisions utiles en se reportant aux auteurs cités en bibliographie.

<p>NAUPLIUS : période initiale de développ. céphalique, locomotion par A1 et A2. PSEUDO-METANAUPLIUS : couvert d'une fine cuticule. METANAUPLIUS : libre, yeux rudimentaires.</p>							
<p>CALYPTOPIS : période initiale développ. } thoracique. locomotion par } A1, A2 yeux recouverts par carapace. { abdominal, } abdomen.</p> <p>CALYPTOPIS I (CI) : abdomen non segmenté, CALYPTOPIS II (CII) : abdomen segmenté, telson non séparé du 6° somite, CALYPTOPIS III (CIII) : telson séparé du 6° somite, apparition des uropodes.</p>							
<p>FURCILIA : yeux non recouverts par la carapace, apparition et développ. des { pléopodes, péréiopodes, photophores. locomotion par { uropodes, pléopodes</p> <p>FURCILIA I : pléopodes non soyeux ; au telson, en général, 7 épines termin. et 3 postéro-latér. FI₀ = 0 pléopode. FI₁ = 1 pl., FI₂ = 2 pl., FI₃ = 3 pl., FI₄ = 4 pl., FI₅ = 5 pl.</p> <p>FURCILIA II : pléopodes pour partie { non soyeux } au telson, en général, 7 épines termin. et 3 épines postéro-latér. { et soyeux }</p>							
<table border="1" style="margin: auto;"> <tr> <td style="padding: 5px;">FII₁₊₂ { 1 pl. soyeux { 2 pl. non soyeux</td> <td style="padding: 5px;">FII₁₊₃ { 1 pl. soyeux { 3 pl. non soyeux</td> <td style="padding: 5px;">FII₁₊₄ { 1 pl. soyeux { 4 pl. non soyeux</td> </tr> </table>		FII ₁₊₂ { 1 pl. soyeux { 2 pl. non soyeux	FII ₁₊₃ { 1 pl. soyeux { 3 pl. non soyeux	FII ₁₊₄ { 1 pl. soyeux { 4 pl. non soyeux			
FII ₁₊₂ { 1 pl. soyeux { 2 pl. non soyeux	FII ₁₊₃ { 1 pl. soyeux { 3 pl. non soyeux	FII ₁₊₄ { 1 pl. soyeux { 4 pl. non soyeux					
<table border="1" style="margin: auto;"> <tr> <td style="padding: 5px;">FII₂₊₂ { 2 pl. soyeux { 2 pl. non soyeux</td> <td style="padding: 5px;">FII₂₊₃ { 2 pl. soyeux { 3 pl. non soyeux</td> <td style="padding: 5px;">FII₃₊₂ { 3 pl. soyeux { 2 pl. non soyeux</td> <td style="padding: 5px;">FII₄₊₁ { 4 pl. soyeux { 1 pl. non soyeux</td> </tr> </table>		FII ₂₊₂ { 2 pl. soyeux { 2 pl. non soyeux	FII ₂₊₃ { 2 pl. soyeux { 3 pl. non soyeux	FII ₃₊₂ { 3 pl. soyeux { 2 pl. non soyeux	FII ₄₊₁ { 4 pl. soyeux { 1 pl. non soyeux		
FII ₂₊₂ { 2 pl. soyeux { 2 pl. non soyeux	FII ₂₊₃ { 2 pl. soyeux { 3 pl. non soyeux	FII ₃₊₂ { 3 pl. soyeux { 2 pl. non soyeux	FII ₄₊₁ { 4 pl. soyeux { 1 pl. non soyeux				
<p>FURCILIA III : 5 pléopodes soyeux ; au, telson, réduction du nombre d'épines termin. et postéro-latér. A2 natatoire ou déjà partiellement segmentée.</p>							
<table border="1" style="margin: auto;"> <tr> <td style="padding: 5px;">FIII₁₊₃₊₁ { 7 épines terminales { 3 épines postéro-latér.</td> <td style="padding: 5px;">FIII₂₊₃₊₁ { 5 épines terminales { 3 épines postéro-latér.</td> <td style="padding: 5px;">FIII₃₊₁₊₁ { 3 épines terminales { 3 épines postéro-latér.</td> </tr> </table>		FIII ₁₊₃₊₁ { 7 épines terminales { 3 épines postéro-latér.	FIII ₂₊₃₊₁ { 5 épines terminales { 3 épines postéro-latér.	FIII ₃₊₁₊₁ { 3 épines terminales { 3 épines postéro-latér.			
FIII ₁₊₃₊₁ { 7 épines terminales { 3 épines postéro-latér.	FIII ₂₊₃₊₁ { 5 épines terminales { 3 épines postéro-latér.	FIII ₃₊₁₊₁ { 3 épines terminales { 3 épines postéro-latér.					
<table border="1" style="margin: auto;"> <tr> <td style="padding: 5px;">FIII₁₊₁₊₁ { 1 épine terminale { 3 épines postéro-latér.</td> <td style="padding: 5px;">FIII₁₊₂₊₁ { 1 épine terminale { 2 épines postéro-latér.</td> </tr> </table>		FIII ₁₊₁₊₁ { 1 épine terminale { 3 épines postéro-latér.	FIII ₁₊₂₊₁ { 1 épine terminale { 2 épines postéro-latér.				
FIII ₁₊₁₊₁ { 1 épine terminale { 3 épines postéro-latér.	FIII ₁₊₂₊₁ { 1 épine terminale { 2 épines postéro-latér.						
<p>POST-LARVE : au telson, 1 épine terminale et 2 postéro-latérales A1 avec aspect de l'adulte, fouets de A1 et de A2 segmentés, tous les péréiopodes développés, branchies apparentes.</p>							
<p>JEUNES : apparition des caractères sexuels secondaires (petasma, thelycum).</p>							

TABLE 1. — Les différentes phases de développement des Euphausiacés.

CODE PROPOSÉ	Ca			FI					FII				FIII					Post-larve 1t + 2t						
	I	II	III	0	1	2	3	4	5	1'+2	1'+3	1'+4	2'+2	2'+3	3'+2	4'+1	7t+3t		5t+3t	3t+3t	1t+3t	1t+2t		
<i>Tysanopoda aequalis</i> . LEBOUR, 1926				1		3							7			10					pen. F	der. F	C 1	
<i>T. acutifrons</i> . EINARSSON, 1945	II	III				5t							3t			3 ou 2t	III-V 3t/2t	VI	VII				VIII	
<i>Nyctiphanes couchii</i> . LEBOUR, 1925				1	2	3	4	5		6			7	8	9	10		11	12	C 1	C 2	C 3	C 4	
<i>Meganyctiphanes norvegica</i> . LEBOUR, 1925	I	II	III	1	2	3	4	5		6			7	8	9	10		11-C1	2-4	5-6		C 7	C 8	
					I	I*	I						II	II	II*	II		III-IV	V	VI		VII	VIII	
<i>Euphausia krohni</i> . FROST, 1934	I	II	III		2								7					der. F	C1	C 2	3-6	C 7	C 8	
<i>E. frigida</i> . JOHN, 1936		II	III					I								II		III	IV	V	VI			
<i>E. valleroni</i> . JOHN		II	III					I								II		III	IV	V	VI			
<i>E. triacantha</i> . JOHN		II	III					I								II		III-IV	V	VI	VII		post-l.	
<i>E. longirostris</i> . JOHN		II	III		I						II					III		IV	V	VI	VII			
<i>E. superba</i> . FRASER, 1936	I	II	III					I		II						III		IV	V		VI			
<i>Thysanoessa longicaudata</i> . EINARSSON	I	II	III	I					II									III-IV	V	VI	VII		VIII	
<i>T. raschii</i> . EINARSSON				I		II	II		II							III		III-VII	VIII	IX		X	XI	
<i>T. inermis</i> . EINARSSON				I	II	II	II		II			III		III	III	III		III-VI	VII	VIII	IX		X	
<i>T. gregaria</i> . GURNEY, 1946				1	2	2	2		2							3				4	5	C 1-2	C 3	C 4-5
<i>Nematoscelis megalops</i> . FROST, 1935			III			3								8					pen. F				C 1-3	C 4
<i>N. microps</i> . LEBOUR, 1926					2					6						10 3t						der. F	C 1	
<i>Stylochæiron abbreviatum</i> . LEBOUR, 1926	I	II	III	1	2					4				8					der. F				C 2	
<i>S. longicorne</i> . FROST, 1935				1	2					4				9					der. F			C 1	C 3	
<i>S. submi</i> . LEBOUR, 1926				1	3	2				4			8 6t	9 6t						11 4t		C 1-2	C 3	

TAB. 2. — Intégration dans le système proposé des séries larvaires antérieurement décrites par les différents auteurs pour les principales espèces atlantiques : Ca = calyptopis; F = furcilia, pen. F = furcilia pénultième, der. F = dernière furcilia; C = cyrtopia. Reprenant l'écriture des auteurs, nous avons figuré, en chiffres arabes les stades furcilia et cyrtopia de LEBOUR, FROST, GURNEY et LEWIS, en chiffres romains ceux d'EINARSSON et JOHN. Ce dernier auteur ayant parfois groupé sous un même symbole des stades qu'il indique comme numériquement dominants, nous avons marqué ceux-ci d'un astérisque. Le nombre d'épines terminales (t) et postéro-latérales (l) du telson est mentionné quand il n'est pas conforme au nombre habituel.

chaque espèce de se rapporter à l'auteur correspondant pour savoir combien de pléopodes il décrit à un stade donné. Lors de l'établissement d'un stade nouveau, on est obligé de bouleverser la nomenclature. Prenons un exemple : suivant EINARSSON, la *furcilia* I de *Meganyctiphanes norvegica* possède 2, 3 ou 4 pléopodes non soyeux ; si bien que HEEGAARD (1948) trouvant un stade à 0 pléopode déclare, en faisant référence à EINARSSON : « his first *furcilia* stage corresponding to my second and so on... ». De plus, quand on a affaire à une espèce dont le développement est inconnu, on risque de ne pas avoir une série suffisamment abondante pour y repérer des formes dominantes.

Ce sont ces diverses raisons qui ont amené SHEARD à établir un développement type pour les différentes espèces. Nous avons repris une partie de ces données, dans le tableau 1, mais en les modifiant et les regroupant différemment. D'une part, nous avons introduit des indices précisant le nombre de pléopodes et d'épines considérés, ce qui a l'avantage de faire figurer dans l'appellation du stade le critère morphologique utilisé pour le caractériser. D'autre part, nous avons fait passer au stade *furcilia* III la forme à 5 pléopodes soyeux, 7 épines terminales et 3 épines postéro-latérales non élargies à la base du telson, dont parle SHEARD. L'ensemble du stade *furcilia* III est en effet caractérisé par la présence de 5 pléopodes ; quant à la réduction du nombre des épines du telson qui tombe de 7 à 5, puis 3 et 1 pour les épines terminales et de 3 à 2 pour les épines postéro-latérales, elle n'est pas toujours régulière. Ainsi, des espèces comme *Nematoscelis megalops*, *Nematoscelis microps*, *Thysanopoda aequalis*, des genres comme *Stylocheiron* acquièrent un telson à 1 épine terminale et 2 épines postéro-latérales alors que leurs antennes et antennules n'ont pas encore de fouets segmentés. Il semble y avoir chez ces espèces une accélération du développement, sans toutefois un synchronisme absolu pour tous les organes, amenant une réduction de la durée de la vie larvaire.

Ces observations nous conduisent à suggérer une troisième modification au système de SHEARD. Ce dernier en effet, à la suite de JOHN (1936), a repris l'appellation de post-larve précisément caractérisée par 1 épine terminale et 2 épines postéro-latérales au telson. Or les exemples précités montrent que le telson peut avoir acquis sa forme définitive sans que les autres organes y soient parvenus. Il faut donc ménager dans la phase *furcilia* III un stade à 1 épine terminale et 2 postéro-latérales (1t+2l) pour les espèces à développement accéléré, réservant le terme de post-larve aux individus qui présentent, outre un telson à armature réduite, les antennules et antennes différenciées avec fouets segmentés, tous leurs péréopodes développés et, surtout, des branchies bien apparentes. Pendant la période post-larvaire, il ne se produit plus de transformations d'organes, mais seulement une croissance de ceux-ci. L'apparition des caractères sexuels secondaires : petasma chez le mâle, thelycum chez la femelle, marque le commencement de la phase jeune ou « adolescente » de SHEARD ; on assiste alors au développement complet des caractères sexuels secondaires et à la fin de la croissance des différents organes. La phase adulte débute lorsque la maturité est atteinte.

Ces divers aménagements de la nomenclature de SHEARD étant précisés, nous proposons, selon le schéma général de développement précédemment établi (tabl. 1), un essai d'harmonisation des séries larvaires fournies par les différents auteurs pour les principales espèces atlantiques (tabl. 2).

On note que les séries larvaires indiquées par les auteurs prennent place sans difficulté dans notre propre « code » ce qui indique sa valeur générale. De plus, ce tableau permet de savoir immédiatement, pour une espèce donnée, quels sont les stades décrits et ceux qui ne le sont pas encore.

Ce nouveau code tend à la fois à simplifier et à préciser la nomenclature larvaire des Euphausiacés. En effet, il peut être utilisé, d'une part par le planctonologiste qui cherche seulement à séparer *calyptopis*, *furcilia* I, II, III et post-larve, d'autre part, grâce à la subdivision des stades principaux en ce qu'on pourrait appeler des « sous-stades », par le spécialiste désireux de pousser plus loin la détermination.

Bien entendu, on ne doit pas s'attendre à trouver obligatoirement pour une espèce donnée tous les stades secondaires mentionnés ; mais il semble que les séries larvaires qui seront établies ultérieurement doivent pouvoir, comme les anciennes, s'intégrer dans le système proposé.

Laboratoire de Biologie animale
(Plancton)

Faculté des Sciences, Marseille

BIBLIOGRAPHIE

- EINARSSON (H.), 1945. — *Euphausiacea*. I. Northern Atlantic species. — *Dana Rep.*, 27, 185 p., 84 fig.
- FRASER (F.C.), 1936. — On the development and distribution of the young stages of krill (*Euphausia superba*). — *Discovery Rep.*, 14, p. 3-192, 76 text-fig.
- FROST (W.E.), 1934. — The occurrence and development of *Euphausia krohnii* off the south-west coast of Ireland. — *Proc. roy. Irish Acad.*, 42, B3, p.17-40, 15 fig.
- 1935. — Larval stages of Euphausiids *Nematoscelis megalops* G.O.S. and *Stylocheiron longicorne* G.O.S. taken off south-west coast of Ireland. — *Ibid.*, 42, B16, p. 443-458, 4 pl.
- GURNEY (R.), 1946. — Some notes on the development of the Euphausiacea. — *Proc. zool. Soc.*, 117, part. 1, p. 49-64, 8 fig.
- HEEGARD (P.), 1948. — The larval stages of *Meganyctiphanes* (*Euphausiacea*) and some general phylogenetic remarks. — *Medd. Kom. Dan. Fish. Hav. plankton*, 5 (1), 27 p., 4 pl.
- HELDT (J.H.), 1938. — La reproduction chez les crustacés Décapodes de la famille des Pénéidés. — *Ann. Inst. océanogr. Monaco*, 18, p. 18-206, 131 fig.
- JOHN (D.D.), 1936. — The southern species of the genus *Euphausia*. — *Discovery Rep.*, 14, p. 195-323.
- LEBOUR (M.V.), 1925. — The Euphausiidae in the neighbourhood of Plymouth. II. *Nyctiphanes couchii* and *Meganyctiphanes norvegica*. — *J. Mar. Biol. Ass.*, 13 (4), p. 210-228, 9 pl.
- 1926 a. — The young of *Stylocheiron suhmii* G.O.S. and *Stylocheiron abbreviatum* G.O.S. from Mediterranean Plankton collected by Mr F.S. RUSSEL in the neighbourhood of Alexandria Egypt. — *Proceed. zool. Soc. London*, pt. 1, p. 203-211, 3 fig.
- 1926 b. — On some larval Euphausiids from the Mediterranean in the neighbourhood of Alexandria Egypt. — *Ibid.*, pt. 3, p. 765-776, 1 fig., 1 pl.
- 1926 c. — A general survey of larval Euphausiids with schema for their identification. — *J. Mar. Biol. Ass.*, 14 (2), p. 519-527.
- LEWIS (J.B.), 1955. — Some larval Euphausiids of genus *Stylocheiron* from Florida current. — *Bull. Mar. Gulf. Caribb.*, 5 (3), p. 190-202, 7 fig.
- MAC-DONALD (R.), 1927. — Irregular development in the larval history. — *J. Mar. Biol. Ass.*, 14 (3), p. 785-794.
- RUSTAD (D.), 1930. — Euphausiacea with notes on their biogeography and development. — *Scient. Res. Norw. Antarct. Exped.*, 1927-1928, 5, 83 p.
- SARS (G.O.), 1885. — Report on the Schizopoda. — *Rep. of H.M.S. « Challenger » 1873-1875, Zool.*, 13 (37), 228 p., 38 pl.
- SHEARD (K.), 1953. — Taxonomy, distribution, and development of Euphausiacea (crustacea). — *Brit. Austral. N.-Zél. Antarc. Res. Exped. Rep.*, sér. B, 8 (1), p. 1-72, 17 t., 17 fig.