

# ÉTUDE DES POPULATIONS DE DEUX ESPÈCES DE *VELERONIA* (DÉCAPODES, PONTONIINAE) ASSOCIÉES AUX GORGONACEA (CNIDARIA, OCTOCORALLIA) DE L'ARCHIPEL DES GALAPAGOS (1)

par

**Chantai De Ridder**

Laboratoire de Zoologie, Université Libre de Bruxelles

## Résumé

Deux espèces de Pontoniinae : *Veleronia laevifrons* et *V. serratifrons* sont associées aux Gorgonacea dans l'archipel des Galapagos. Des caractères morphologiques illustrant l'adaptation des crevettes associées à leur hôte sont mis en évidence (péréiopodes 1, exosquelette, dactylopodites des péréiopodes 3, 4 et 5). Une étude biométrique a permis, entre autre, de déceler des différences de taille entre les *Veleronia* récoltées dans la région des upwellings et en dehors de cette région. Les *Veleronia* y sont plus grandes et y pondent plus d'œufs. Ces variations résultent sans doute de la plasticité phénotypique, en réponse à l'abondance de la nourriture.

Des populations de *V. laevifrons* et *V. serratifrons* se rencontrent simultanément sur un seul hôte, *Muricea appressa*. La fréquence de ces populations et leur composition sont différentes dans et en dehors de la région des upwellings.

Une étude préliminaire de la structure et de la dynamique des populations aboutit à l'hypothèse d'une migration bathymétrique saisonnière des crevettes.

## Introduction

La plupart des Décapodes Natantia de la sous-famille des Pontoniinae vivent en association avec d'autres Invertébrés marins. Leurs hôtes appartiennent à différents phylums (Urochordés, Echinodermes, Mollusques, Cnidaires, Spongiaires). Bruce (1970) indique six genres de Pontoniinae associés aux Gorgonacea parmi lesquels le genre *Veleronia* (Holthuis, 1951).

Le présent travail est consacré aux populations de deux espèces de *Veleronia* de l'archipel des Galapagos (*V. laevifrons* Holthuis et *V. serratifrons* Holthuis). Il s'agit, pour l'essentiel, de la mise en évidence des caractères des populations de *Veleronia* et de certaines adaptations à leur mode de vie sur les gorgones.

## Matériel et méthode

Les îles Galapagos, situées dans l'Océan Pacifique à 980 km du continent sud-américain, sont réparties de part et d'autre de l'Equateur. Elles

(1) Contribution n° 249 de la Fondation Charles Darwin pour les îles Galapagos.

subissent l'influence de plusieurs courants océaniques dont les parcours varient saisonnièrement en entraînant des variations de la température de l'eau (Wooster and Hedgpeth, 1966 ; Wellington, 1975). Il y a alternance d'une saison chaude (décembre à mai) et d'une saison froide (juin à novembre).

Des récoltes ont été effectuées à des profondeurs variant de 0 à 30 mètres, le long des côtes de l'archipel. Les sites explorés sont signalés dans la figure 1. Les stations prospectées en novembre 1975 le long de la côte Ouest de l'île d'Isabela (Punta Vicente Roca, Punta Tortuga, Tagus cove, Bahia Elizabeth, Punta Moreno) et au Nord-Est de l'île de Fernandina (Punta Espinosa) sont situées dans une région de remontée d'eaux froides de salinité élevée et riches en sels nutritifs (upwellings).

En outre, des récoltes mensuelles (de novembre 1975 à juin 1976) ont été réalisées à 3 mètres de profondeur, au Sud du lieu dit « Carl Angermayer's house » dans Academy Bay (île de Santa Cruz).

Les *Veleronia* et leurs hôtes sont récoltés sous l'eau (scaphandre autonome) à l'aide de sacs de polyéthylène. La gorgone emprisonnée dans le sac est détachée de son substrat ; le sac est ensuite fermé hermétiquement à l'aide d'un lien élastique. Les animaux sont fixés au formol marin 4 p. 100 ou à l'éthanol 70 p. 100.

Les crevettes sont mesurées à l'aide d'un micromètre oculaire pour microscope stéréoscopique Wild. La taille est estimée par la mesure de la distance séparant l'extrémité distale du rostre du milieu du bord postérieur de la carapace (« Longueur de la carapace »). Afin de distinguer biométriquement les stades juvéniles, les mesures suivantes ont été effectuées sur une vingtaine de juvéniles, sur deux femelles dont une ovigère ainsi que sur un mâle, chez les deux espèces de *Veleronia* : longueur de l'article basai de l'endopodite antennulaire, longueur et largeur de l'exopodite antennaire, diamètre de l'œil, longueur et largeur de la pince (première paire de péréiopodes), longueur et largeur de la carapace, longueur du propodite du cinquième péréiopode gauche, longueur et largeur du premier segment du pléon (tergite), longueur du telson, longueur et largeur de l'exopodite de l'uropode gauche. Seules, les mesures les plus discriminantes ont été retenues. Il s'agit de la longueur de la carapace et de la largeur du premier segment du pléon chez *V. laevifrons*, de la longueur de la carapace et de la longueur du propodite du dernier péréiopode gauche chez *V. serratifrons*.

## OBSERVATIONS ET RÉSULTATS

Les *Veleronia laevifrons* (180 individus au total) ont été trouvées associées à cinq espèces de gorgones : *Pacifigorgia darwinii* (Hickson), *Pacifigorgia* sp., *Pacifigorgia douglasii* (Hickson), *Muricea fruticosa* (Verrill) et *Muricea appressa* (Verrill).

Les *Veleronia serratifrons* (213 individus au total) ont été récoltées sur une seule espèce de gorgone : *Muricea appressa* (Verrill). Cette espèce de Pontoniinae n'était pas répertoriée comme associée aux Gorgonacea.

### 1. Les hôtes

*Muricea fruticosa* forme de petites colonies buissonnantes atteignant une hauteur de 10 cm et vivant à faible profondeur (1,5 à 5 m) dans des anfractuosités du basalte, à l'abri de la sédimentation et des courants. Les branches rigides et cassantes portent des spicules déve-

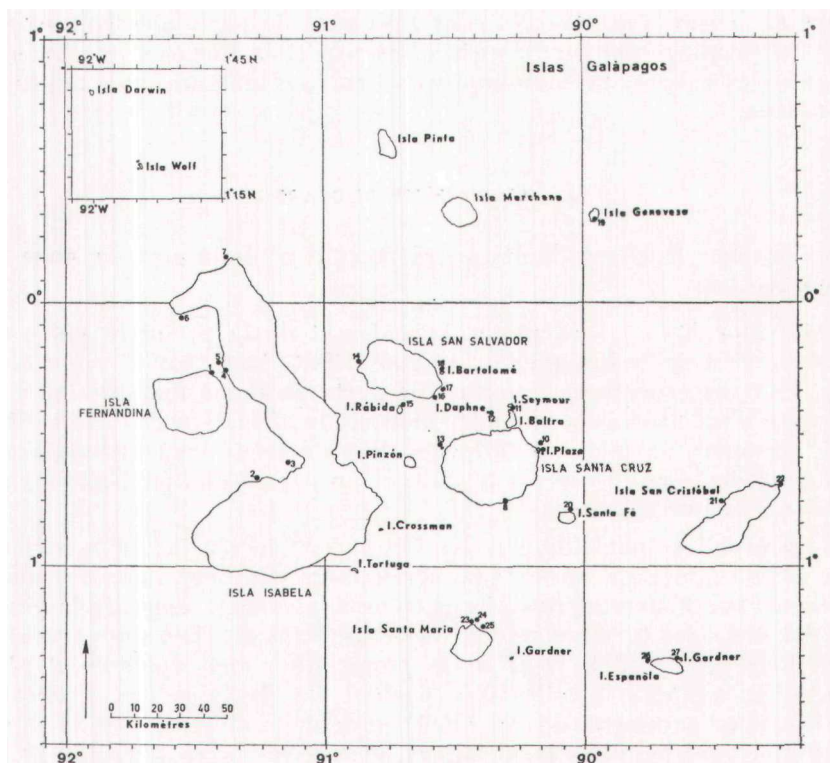


FIG. I  
Lieux de récoltes.

1 - Punta Espinosa. 2 - Punta Moreno. 3 - Pinguin rocks. 4 - Tagus Cove. 5 - Punta Tortuga. 6 - Punta Vicente Roca. 7 - Punta Albermarle. 8 - Bahía Academy. 9 - Plaza (canal). 10. Gordon Rocks. 11 - Seymour (Sud) et Mosquera. 12 - Daphné (Est). 13 - Eden. 14 - Caleta Bucanero. 15 - Rabida (Nord-Est). 16 - Sombrero Chino. 17 - Bainbridge. 18 - Bartolomé (Nord). 19 - Bahía Darwin. 20 - Santa Fe (Nord). 21 - Punta Finger. 22 - Punta Pitt. 23 - Punta Cormoran. 24 - El corona del diablo (Isla Onslow). 25 - Champion. 26 - Punta Suarez. 27 - Bahía Gardner.

loppés et les calices sont en relief. Ces gorgones ne sont pas recouvertes d'une pellicule muqueuse.

*Pacifigorgia* sp., *P. darwinii* et *P. douglasii* ne se différencient que par la couleur et quelques détails morphologiques des spicules. *V. laevifrons* les colonise toutes indifféremment ; aussi ai-je considéré globalement les trois espèces. Ce sont des espèces « en éventail » (présence de connexions interbranchiales) se rencontrant jusqu'à 6 mètres de profondeur. On les trouve souvent dans des couloirs basaltiques, à l'entrée de grottes ou de surplombs, c'est-à-dire aux endroits où la circulation de l'eau est intense. Elles croissent dans un plan perpendiculaire au sens du courant. Contrairement aux *Muricea*, les branches des *Pacifigorgia* sont lisses (les calices ne forment que de légères boursoufflures, les spicules sont petits et émoussés). Le mucus s'échappe des polypes sous forme de filaments qui peuvent rester accrochés aux branches.

*Muricea appressa* vit généralement entre 6 et 60 mètres de profondeur, fixé à flanc de falaise ou sur des rochers isolés dans des

zones sableuses. Les colonies sont couvertes de particules en suspension interceptées par les branches, les aspérités formées par les spicules et les calices. Périodiquement, elles sécrètent un épais manteau de mucus.

## 2. Les crevettes associées

### a. Morphologie fonctionnelle des pièces buccales et de la première paire de péréiopodes.

La morphologie des pièces buccales et de la première paire de péréiopodes semble indiquer un régime détritiphage. En effet, on note chez les deux espèces de *Veleronia* la perte du palpe mandibulaire, la présence d'un processus molaire émoussé, la réduction des exopodites de la première paire de maxillipèdes. Si on accepte les conclusions de Bruce (1976a), ces caractères traduisent un régime composé d'aliments mous ou finement divisés.

La première paire de péréiopodes permet la récolte de la nourriture à la surface de l'hôte. Ces péréiopodes diffèrent dans les deux espèces. Chez *V. serratifrons*, les extrémités des deux mors de la pince portent des soies formant une grosse brosse apicale. Les soies apicales sont dirigées vers l'intérieur de la pince. Elles sont épaisses et plumeuses et rappellent celles que portent les dactyles des *Trapezia*, *Brachyours* commensaux de *Pocilloporidae* (Knudsen, 1967). Quelques soies isolées, fines et allongées, ornent les faces latérales de la pince où l'on remarque également de petites touffes de soies (Fig. 2).

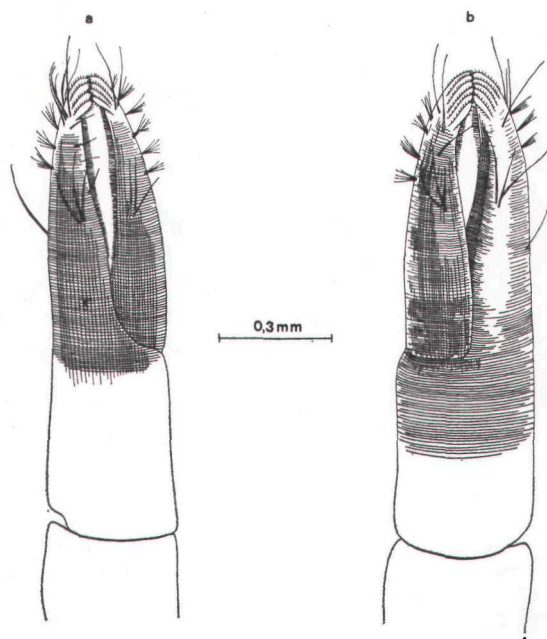


FIG. 2

Pince du premier péréiopode droit de *V. serratifrons*. a : vue dorsale ; b : vue ventrale.

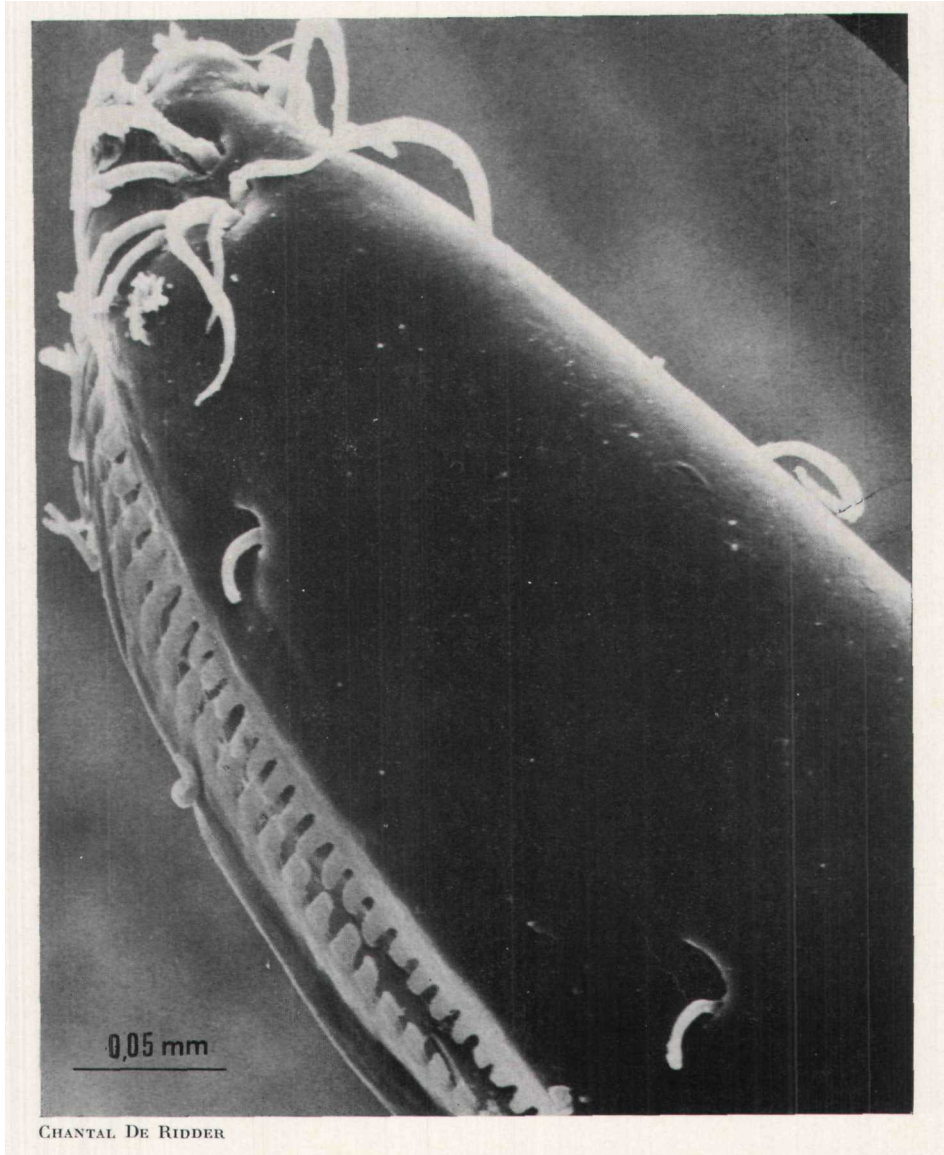


PLANCHE 1

Bordures dorsales crénelées des deux mors de la pince de la première paire de péréiopodes chez *V. laevifrons*.

Les bords dorsaux des deux mors sont longés par une brosse de soies courtes. L'ensemble de la pince est incurvé ventralement. Chez *V. laevifrons*, les deux mors sont évasés en forme de cuillère. Leurs bords ventraux portent des soies simples, opposées et régulièrement espacées, comme les barreaux d'une grille, tandis que les bords dorsaux sont garnis de structures en créneaux serrés et arrondis distalement (Fig. 3 et Planche 1).

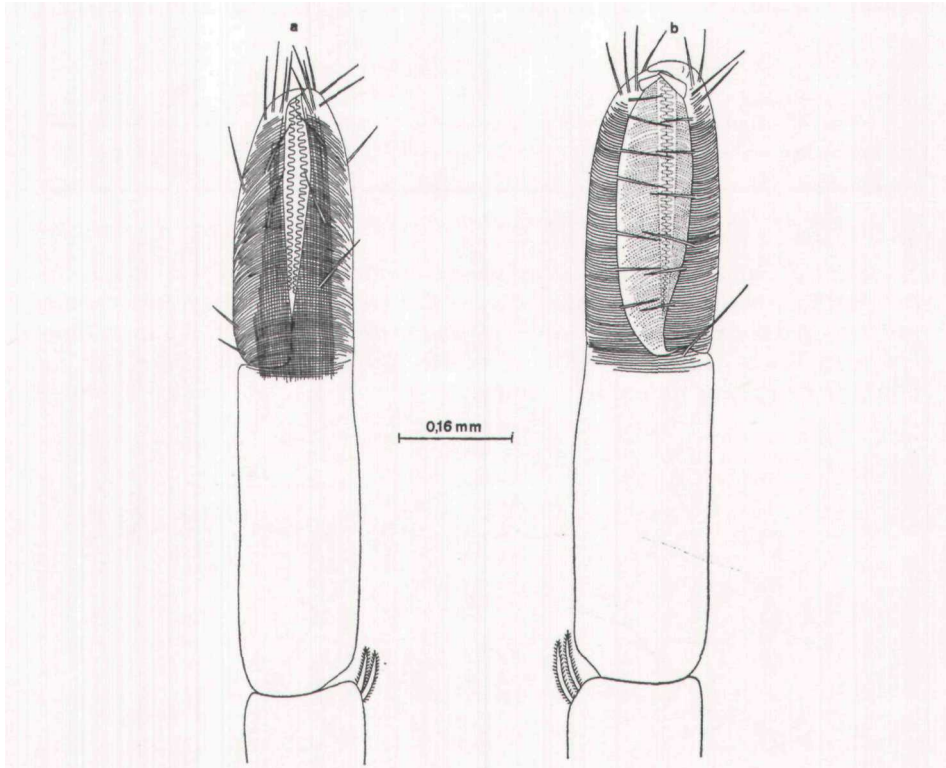


FIG. 3

Pince du premier périopode gauche de *V. laevifrons*. a : vue dorsale ; b : vue ventrale.

#### b. Taux de co-occurrence des *Veleronia* sur leurs hôtes.

La co-occurrence est la présence simultanée en un endroit d'une espèce hôte et d'une espèce de crevette associée. Le taux de co-occurrence varie suivant les hôtes, les crevettes associées et les lieux de récolte (tableau 1).

Il semble y avoir une relation entre le taux de co-occurrence et la nourriture disponible sur les hôtes (pellicule superficielle de mucus et de dépôts organiques). En effet, *M. fruticosa*, pauvre en mucus et vivant à l'abri de la sédimentation, n'est qu'un hôte accidentel de *V. laevifrons*. Les *Pacifigorgia*, pourvues d'une pellicule de surface, ont un taux de co-occurrence plus élevé. Quant à *M. oppressa*, dont la couche de mucus et de dépôts organiques est la plus épaisse, elle est l'hôte préféré des *Veleronia*.

TABLEAU 1

Taux de co-occurrence des hôtes et de leurs crevettes associées dans (A) et en dehors (B) de la région des upwellings.

|                          | Populations monospécifiques |          |                        |    | Populations bispécifiques                     |    |
|--------------------------|-----------------------------|----------|------------------------|----|---|----|
|                          | <i>V. laevifrons</i>        |          | <i>V. serratifrons</i> |    | <i>V. laevifrons</i> + <i>V. serratifrons</i> |    |
|                          | A                           | B        | A                      | B  | A   | B  |
| <i>M. fruticosa</i>      | — (1)                       | 10,3 (2) | —                      | 0  | —   | 0  |
| <i>Pacifigorgia</i> ssp. | 6,8                         | 28       | 0                      | 0  | 0   | 0  |
| <i>M. appressa</i>       | 8                           | 7        | 0                      | 50 | 33  | 14 |

(1) pas de récolte ; (2) valeurs exprimées en pourcentage.

Sur *M. appressa*, les populations monospécifiques ou bispécifiques de *Veleronia* se rencontrent avec des fréquences différentes selon que les lieux de récolte se situent dans ou en dehors de la région des upwellings. Les populations monospécifiques de *V. serratifrons* n'ont été observées qu'en dehors de cette région. Les populations mono-

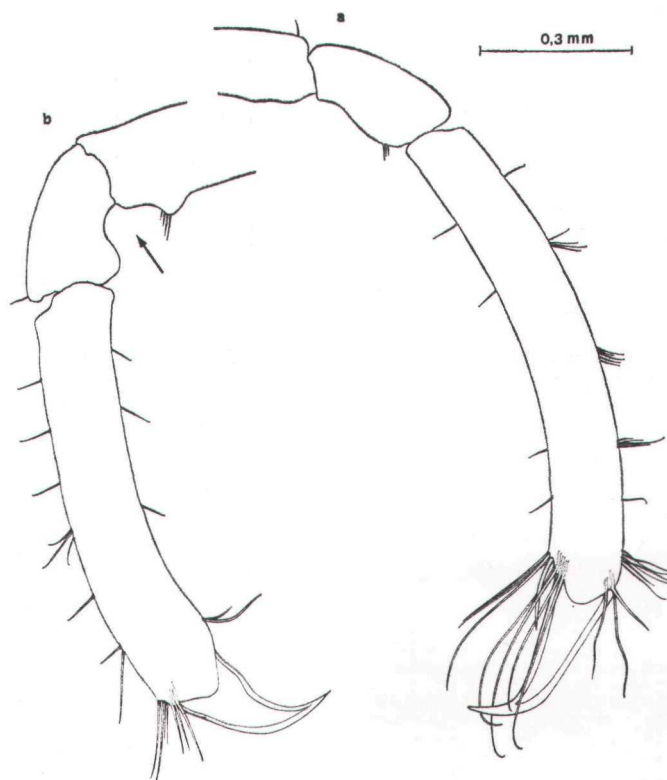


FIG. 4

Périopode ambulaire, détail.

a : *V. serratifrons* ; b : *V. laevifrons* (noter l'articulation entre le méropodite et le carpodite).

spécifiques de *V. laevifrons*, par contre, sont à peu près aussi abondantes dans les deux régions. Les populations bispécifiques sont plus fréquentes dans la région des upwellings. En outre, on a constaté que les populations bispécifiques de cette région comptent en proportions égales des *V. laevifrons* et des *V. serratifrons*, tandis qu'en dehors de cette région, *V. serratifrons* est toujours l'espèce dominante.

**c. Particularités morphologiques des *Veleronia*.**

L'exosquelette des *Veleronia* est dépourvu de structures pointues dressées dans les deux espèces ; la carapace ne porte qu'une épine antennaire, les plèvres du pléon sont arrondies et les épines portées par le telson sont peu développées. Les péréiopodes et les pléopodes sont lisses, dépourvus de dents ; le bord externe (des exopodes) des uropodes n'est pourvu que d'une petite dent terminale. Le rostre de *V. laevifrons* est court, lisse et étalé et ne porte qu'une dent médiane émoussée et large. Chez *V. serratifrons*, le rostre court et large est garni de quatre à cinq petites dents disposées de part et d'autre d'une dent médiane plus grande (atteignant plus ou moins la base du deuxième segment du pédoncule antennulaire).

L'accrochage des crevettes aux branches-hôtes est assuré par des péréiopodes ambulatoires. Ces péréiopodes sont courts et robustes ; leurs dactylopodites sont simples et courbés en crochet. Chez *V. serratifrons*, le dactylopodite est plus étroit et plus long (0,5 mm chez l'adulte) que chez *V. laevifrons* (0,3 mm chez l'adulte). Il est longé par des soies portées par les extrémités distales (ventrales et dorsales) du propodite (Fig. 4, a). Ces structures facilitent sans doute

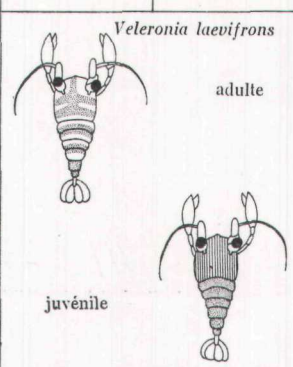
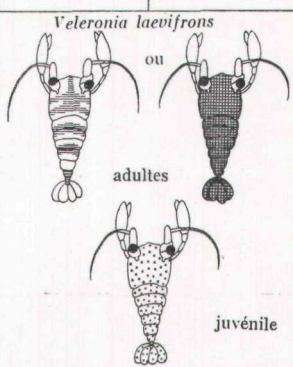
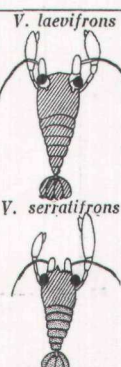






|                | <i>Pacifigorgia darwinii</i>   | <i>Pacifigorgia douglasii</i>   | <i>Pacifigorgia</i> sp  | <i>Muricea fruticosa</i>  | <i>Muricea appressa</i>   |   |
|----------------|--|---|---|---|---|---|
| branches hôtes | pourpre  |   | jaune   | orangé à jaunâtre   | brun-rouge sombre   |   |
| calices        | jaune orangé   | rouge vif ou blanchâtre   | orange vif  | orangé à jaunâtre   | brun-rouge sombre   |   |
| polypes        | jaune orangé   | blanchâtre  | orangé  | blanchâtre  | orangé  |   |
| associés       |  <p><i>Veleronia laevifrons</i><br/>adulte<br/>juvénile</p> |   |  <p><i>Veleronia laevifrons</i><br/>adultes<br/>juvénile</p> |   |  <p><i>V. laevifrons</i><br/><i>V. serratifrons</i></p> |   |
|                |   |  |    |  |    |  |

FIG. 5

Coloration des *Veleronia* sur les différents hôtes.

(A : mauve foncé à pourpre ; B : rosâtre ; C : rose sombre ; D : translucide moucheté de rose ; E : jaune orangé ; F : orangé).



l'accrochage aux aspérités formées par les spicules de l'hôte. Chez *V. laevifrons* (Fig. 4, b) le bord interne de la base du méropodite et de l'extrémité distale du carpopodite forme une encoche arrondie. Cette encoche permet d'augmenter l'amplitude des mouvements de repliement de l'ensemble dactylopodite + propodite + carpopodite (longueur moyenne chez l'adulte : 1,4 mm) sous l'ensemble méropodite + ischiopodite + sternite (longueur moyenne : 1,6 mm). Cela lui permet d'enserrer les branches lisses et étroites (0,8 à 1 mm X 1,5 mm) des *Pacifigorgia*, soit les calices (diamètre moyen : 1 mm) de *M. ap-pressa*.

d. Homochromie.

Les chromatophores des *Veleroxia* renferment des pigments jaunes et rouge sombre rappelant la couleur des hôtes. La distribution et le degré de contraction de ces cellules déterminent le dessin et la coloration des crevettes (Fig. 5).

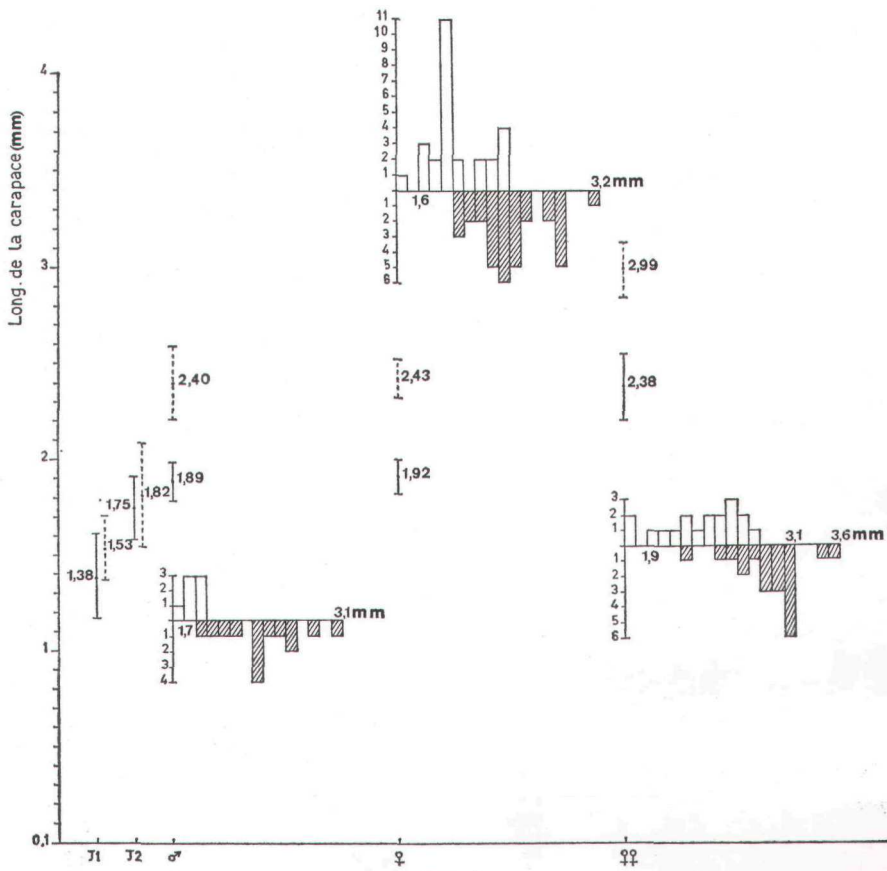


FIG. 6

Comparaison des tailles entre les adultes et les juvéniles de *V. laevifrons* en dehors (trait continu) et dans (trait discontinu) la région des upwellings ( $\bar{x} \pm t. \sigma$  m pour  $p = 5 \%$ ).

Les histogrammes de fréquences traduisent la variation de taille des adultes en dehors (blanc) et dans (hachuré) la région des upwellings.

(J<sub>1</sub>, J<sub>2</sub> : stades juvéniles ; ♀♀ femelles ovigères).

## e. Étude biométrique.

*Les crevettes adultes*

La longueur moyenne de la carapace des adultes est de  $2,10 \pm 1,04$  mm pour *V. serratifrons* et de  $2,07 \pm 1,09$  mm pour *V. laevifrons*. Toutefois, des différences de taille sont apparues suivant le sexe, l'âge et selon que le lieu de récolte se situait dans ou en dehors de la région des upwellings (tableau 2 et Fig. 6 et 7). La différence de taille existant entre les femelles ovigères et les autres résulte de la mue qui précède l'accouplement

TABLEAU 2

Longueur de la carapace des *V. laevifrons* et des *V. serratifrons* dans (A) et en dehors (B) de la région des upwellings

| Animaux mesurés                  |         | régions | nombre de mesures | moyenne (mm) | intervalle de confiance (p = 0,05) |
|----------------------------------|---------|---------|-------------------|--------------|------------------------------------|
| <i>1. Veleronia laevifrons</i>   |         |         |                   |              |                                    |
| Juvéniles                        | stade 1 | A       | 4                 | 1,53         | 1,35 — 1,70                        |
|                                  |         | B       | 40                | 1,38         | 1,18 — 1,58                        |
|                                  | stade 2 | A       | 5                 | 1,82         | 1,55 — 2,09                        |
|                                  |         | B       | 14                | 1,75         | 1,58 — 1,91                        |
| Femelles non ovigères            |         | A       | 34                | 2,43         | 2,33 — 2,53                        |
|                                  |         | B       | 26                | 1,92         | 1,82 — 2,01                        |
| Femelles ovigères                |         | A       | 20                | 2,99         | 2,84 — 3,13                        |
|                                  |         | B       | 18                | 2,38         | 2,21 — 2,54                        |
| Mâles                            |         | A       | 14                | 2,40         | 2,21 — 2,58                        |
|                                  |         | B       | 7                 | 1,89         | 1,78 — 1,99                        |
| <i>2. Veleronia serratifrons</i> |         |         |                   |              |                                    |
| Juvéniles                        |         | A       | —                 | —            | —                                  |
|                                  |         | B       | 57                | 1,61         | 1,31 — 1,91                        |
| Femelles non ovigères            |         | A       | 8                 | 2,70         | 2,56 — 2,84                        |
|                                  |         | B       | 27                | 1,80         | 1,74 — 1,85                        |
| Femelles ovigères                |         | A       | 36                | 2,96         | 2,86 — 3,06                        |
|                                  |         | B       | 39                | 2,04         | 1,98 — 2,09                        |
| Mâles                            |         | A       | 13                | 2,73         | 2,55 — 2,90                        |
|                                  |         | B       | 35                | 1,94         | 1,90 — 1,98                        |

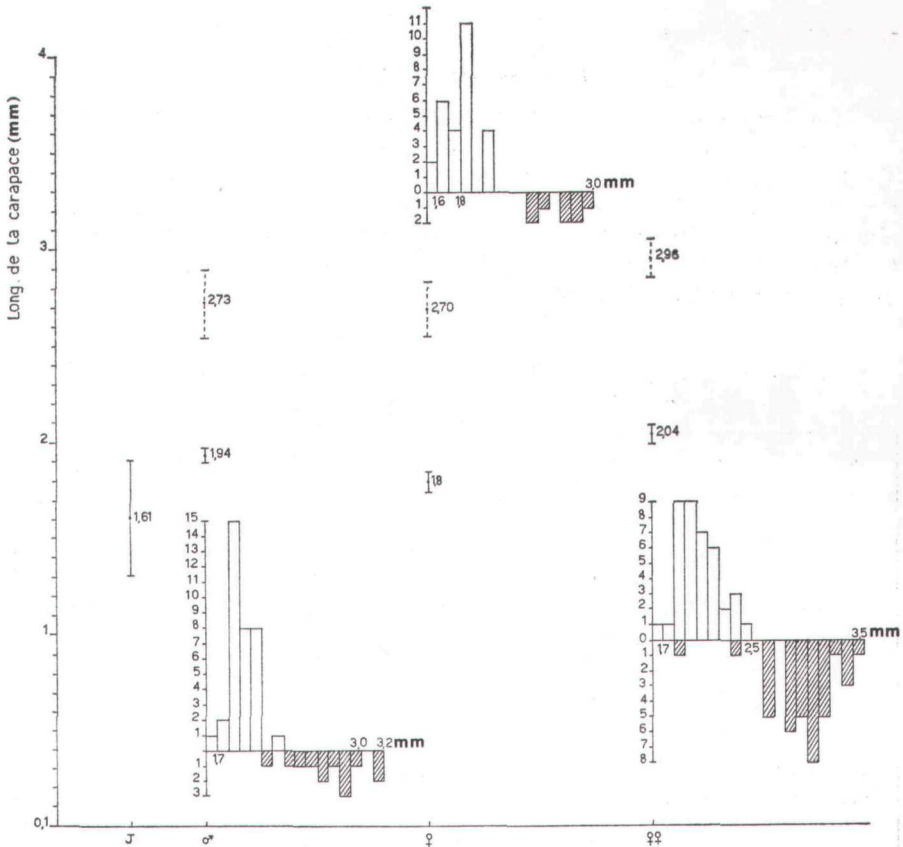


FIG. 7

Comparaison des tailles entre les adultes et les juvéniles de *V. serratifrons* en dehors (trait continu) et dans (trait discontinu) la région des upwellings ( $x \pm t. \sigma$  m pour  $p = 5 p. 100$ ).

Les histogrammes de fréquences traduisent la variation de taille des adultes en dehors (blanc) et dans (hachuré) la région des upwellings. (J<sub>1</sub>, J<sub>2</sub> : stades juvéniles, ♀♀ : femelles ovigères).

### Les juvéniles de *V. laevifrons*

Le manque d'informations bibliographiques concernant les stades juvéniles (nombre ou caractères morphologiques) m'a amenée à les dénombrer biométriquement.

La longueur de la carapace varie ici de 1,16 mm à 1,90 mm. La distribution des fréquences de taille présente deux pics qui correspondent probablement à des stades juvéniles différents (Fig. 8). Cette distribution diffère significativement d'une distribution normale ayant même moyenne et même variance ( $X^2 = 14,59$ , avec 6ddl  $0,001 < p < 0,05$ ).

Afin de vérifier la présence de deux stades juvéniles morphologiquement distincts sur la gorgone, l'histogramme de la distribution de la largeur du premier segment du pléon est réalisé. Il présente également deux pics (Fig. 8). La distribution de la longueur de la

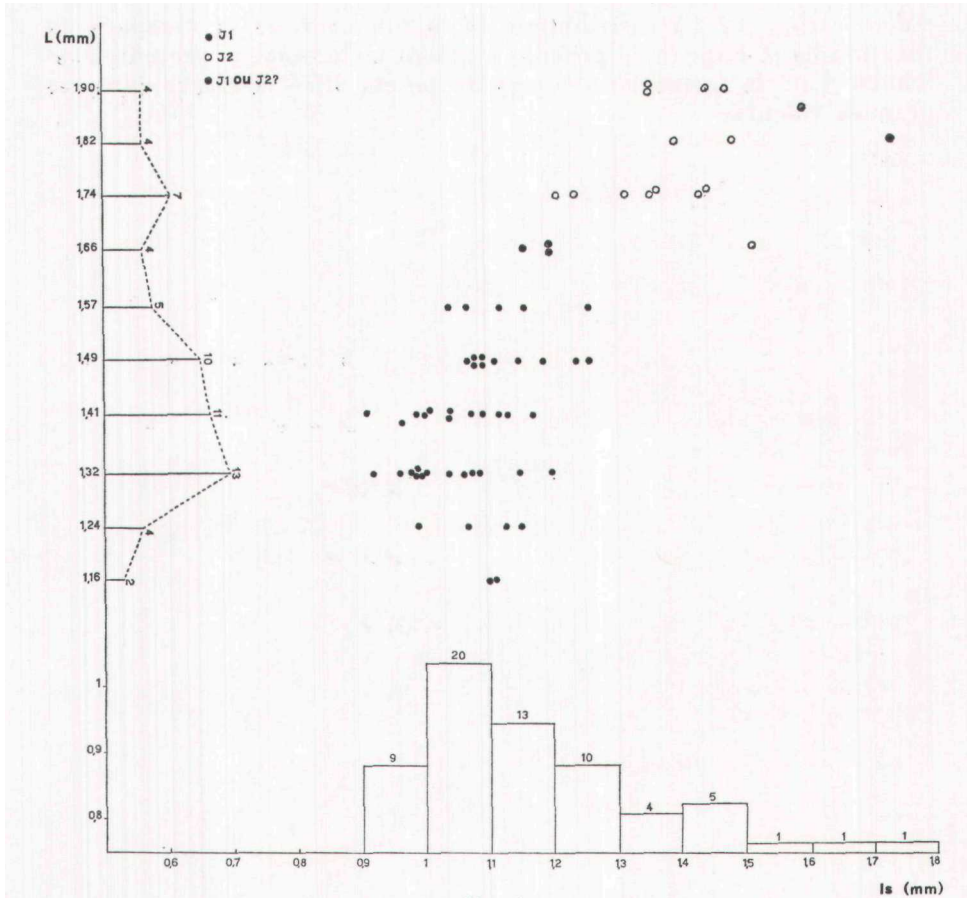


FIG. 8

Distribution de la largeur de la carapace (L) en fonction de la largeur du premier segment du pléon (ls) chez *V. laevifrons* et diagrammes de fréquences de ces deux paramètres.

carapace en fonction de la largeur du premier segment du pléon se présente sous la forme d'un nuage de points très étiré qu'on peut séparer en deux groupes, correspondant sans doute à deux stades juvéniles.

#### *Les juvéniles de V. serratifrons*

La longueur de la carapace varie de 1,32 mm à 1,90 mm. La distribution des fréquences présente trois maximums (Fig. 9), mais elle ne diffère pas significativement d'une distribution normale ayant même moyenne et même variance ( $X^2 = 6,43$  avec 5 ddl  $p > 0,05$ ).

On peut dès lors supposer être en présence soit d'un seul stade juvénile ou de deux stades morphologiquement très proches, soit de deux stades distincts dont l'un n'est représenté que par un très petit nombre d'individus. Cette dernière hypothèse trouve quelques fondements dans la distribution des fréquences de la longueur du propodite du dernier périopode gauche. Cette distribution est rendue asymétrique par la présence d'une « queue » très longue du côté des grandes

valeurs (Fig. 9). La distribution de la longueur de la carapace en fonction de la largeur du premier segment abdominal se présente également sous la forme d'un nuage de points étiré et élargi dans les grandes valeurs.

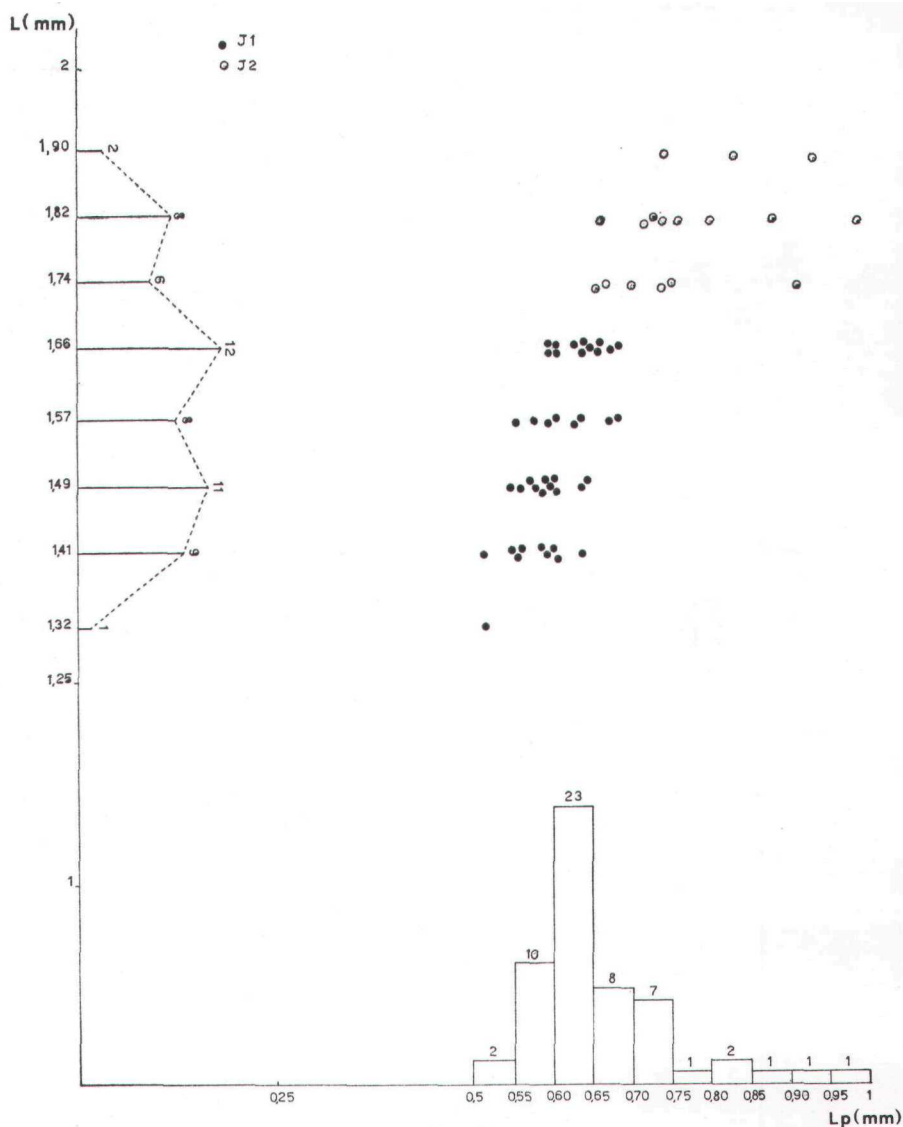


FIG. 9

Distribution de la longueur de la carapace (L) en fonction de la longueur du propode du dernier péréiopode gauche (Lp) chez *V. serratifrons* et diagrammes de fréquences de ces deux paramètres.

#### f. Structure et dynamique des populations.

— *Velonia laevifrons* (8 mois d'observation, Fig. 10).

Le taux de co-occurrence mensuel (pourcentage mensuel de gorgones associées à des crevettes) est plus élevé durant la saison chaude.

La structure de la population varie au cours des 8 mois d'observation. En dehors de la région des upwellings, les mâles ne sont présents que durant une partie de la saison chaude (mars à mai) ; les femelles sont toujours présentes (sauf en décembre) et constituent à elles seules toute la population de crevettes en janvier ; les juvéniles sont nombreux en début (février) et en fin (mai) de saison chaude. En novembre, les prélèvements ont été réalisés uniquement dans la région des upwellings et montrent des densités élevées de mâles, femelles et juvéniles, comparativement à celles observées ailleurs de décembre à juin.

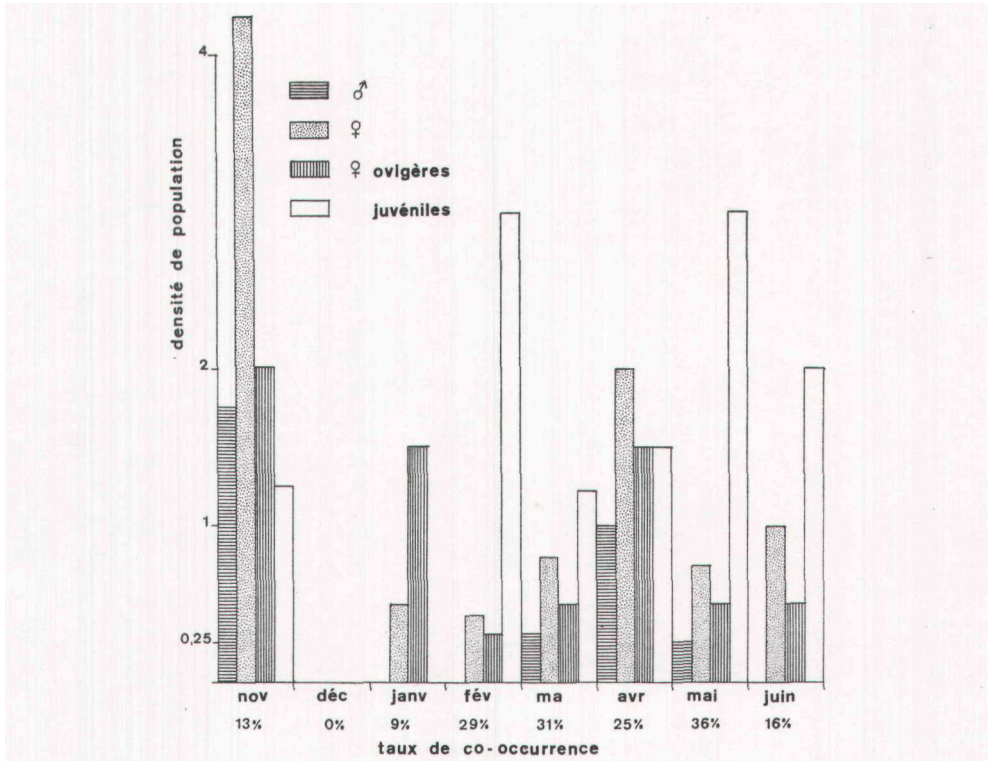


FIG. 10

Variations de la structure de la population et du taux de co-occurrence des *V. laevifrons* sur leurs hôtes.

— *Veleronia serratifrons* (5 mois d'observation, Fig. 11).

Le taux de co-occurrence varie de 0 p. 100 en janvier à 100 p. 100 en avril. Les colonies sont donc surtout peuplées par les crevettes durant la saison chaude.

Comme pour *V. laevifrons*, les premières crevettes à apparaître en début de saison chaude sont des femelles. Les valeurs maximales sont observées en avril. Dans la région des upwellings, en novembre les densités sont peu élevées sauf pour les femelles ovigères ; les juvéniles sont absents.

— Caractères des œufs incubés.

Les œufs maintenus entre les pléopodes des femelles sont de

même taille chez *V. laevifrons* et *V. serratifrons*. De forme ovoïde, ils ont un grand diamètre allant de 0,5 à 0,6 mm pour une largeur maximale de 0,4 mm. Les œufs près d'éclore sont légèrement plus gros, leur grand diamètre atteignant 0,7 mm pour un petit diamètre de 0,5 mm. Une larve protozoé est alors visible à travers la paroi trans-

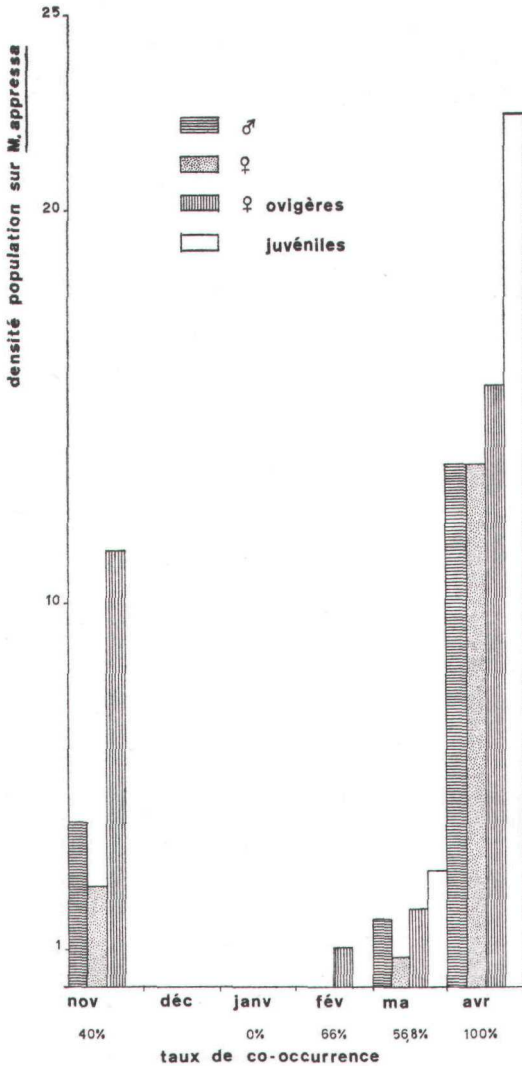


FIG. 11

Variations de la structure de la population et du taux de co-occurrence des *V. serratifrons* sur leurs hôtes.

parente de l'œuf. On n'a pas trouvé d'œufs à des stades de développement plus avancé et on peut en conclure que c'est au stade protozoé qu'éclopent la larve. A ce stade, la larve occupe tout le volume de la capsule ; celle-ci se rompt facilement. Le nombre d'œufs incubés augmente proportionnellement à la taille des femelles (Fig. 12 et 13). Dans la région des upwellings, les crevettes sont plus grosses et portent plus d'œufs (de 35 à 85 œufs par femelle) que dans les autres régions de l'archipel (de 19 à 47 œufs par femelle).

FIG. 12  
 Corrélation entre le nombre d'oeufs incubés (N) et la taille (L) des femelles ovigères de *V. laevifrons*. Fonction logarithmique. (\* : région des upwellings, ● en dehors de cette région).

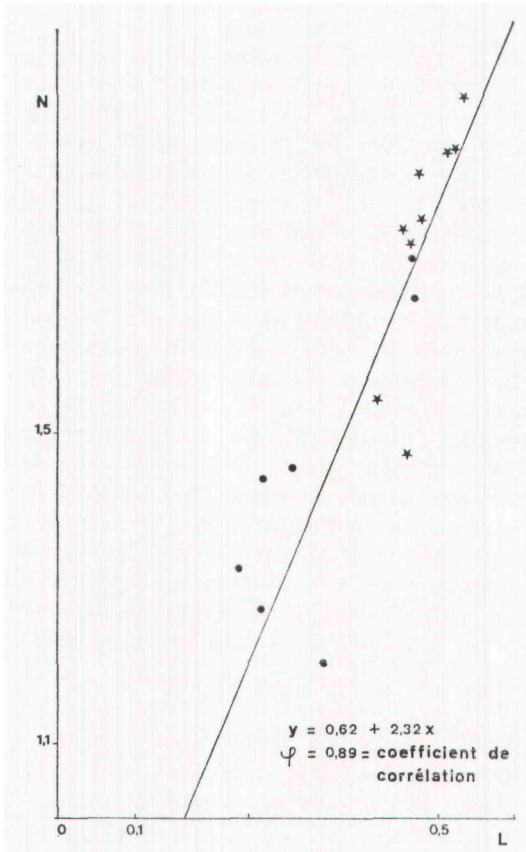
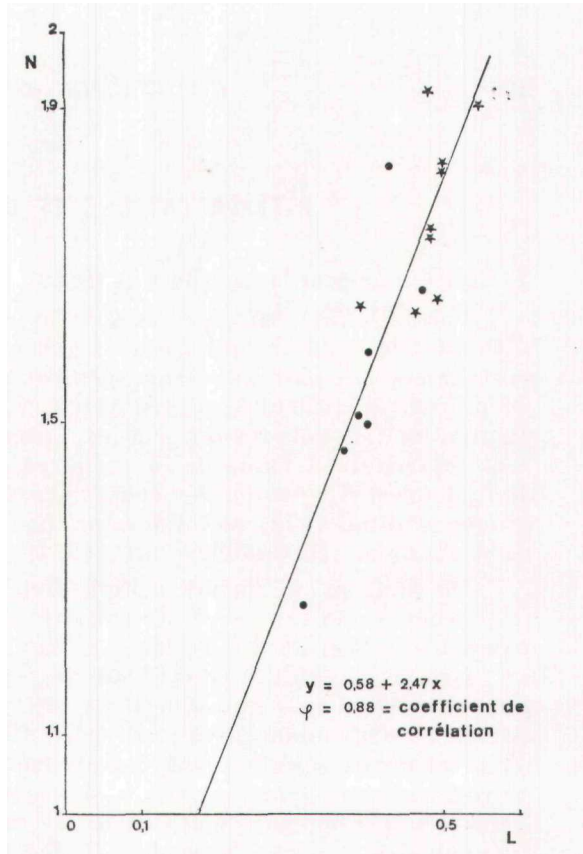


FIG. 13  
 Corrélation entre le nombre d'oeufs incubés (N) et la taille (L) des femelles ovigères de *V. serratifrons*. Fonction logarithmique. (\* : région des upwellings; ● : en dehors de cette région).



## INTERPRÉTATIONS ET DISCUSSIONS

### 1. Compétition pour la nourriture et répartition des *Veleronia* entre les hôtes.

Patton (1976) énumère les sources alimentaires potentielles dont disposent les Pontoniinae associés aux Octocoralliaires ou aux Hexacoralliaires. Les particules en suspension arrêtées par l'hôte et enrobées de mucus constituent la source nutritive fréquemment utilisée par les Pontoniinae et notamment par les *Veleronia*. Ces dernières récoltent leur nourriture à l'aide de la première paire de péréiopodes comme le font aussi *Neopontonides beaufortensis* associée à *Leptogorgia virgulata* (Patton, 1972) et les Pontoniinae associées à certains Mollusques Pinnidae (Hipeau-Jacquotte, 1974).

On sait qu'une même colonie hôte peut être occupée par des « associés » aux exigences alimentaires différentes sans qu'il y ait de compétition (Patton, 1966 ; Mac Closkey, 1970). C'est peut-être ce qui se passe au niveau des populations bispécifiques de *Veleronia* établies dans la région des upwellings, là où la nourriture particulière est présente en abondance. On peut en effet imaginer que *V. laevifrons* et *V. serratifrons* sélectionnent des aliments différents. Cette hypothèse se voit d'ailleurs appuyée par l'existence de différences morphologiques entre les péréiopodes collecteurs de nourriture de chaque espèce (péréiopodes « à rateau » chez *V. laevifrons*, pourvus de plusieurs broses de soies chez *V. serratifrons*).

En dehors de la région des upwellings, les populations bispécifiques de *Veleronia* sont plus rares et toujours inégales, la densité de *V. serratifrons* étant toujours plus élevée. Plus de 50 p. 100 des *Muricea appressa* récoltées étaient peuplées uniquement de *V. serratifrons* alors que 7 p. 100 l'étaient de *V. laevifrons* seules (tableau 1). Deux interprétations sont possibles. On peut penser qu'étant donné l'appauvrissement en ressources nutritives (qualité et quantité), les régimes alimentaires des deux espèces finissent par se chevaucher et que se crée une compétition. Une meilleure exploitation de la nourriture par *V. serratifrons* entraînerait sa dominance. On peut également supposer que la rareté de la nourriture déclenche un comportement agressif des *Veleronia* avec élimination du plus faible, à savoir *V. laevifrons*. Un tel comportement agressif existe chez d'autres Décapodes Natantia, notamment chez les Alpheidae et chez certaines Pontoniinae. Hipeau-Jacquotte (1974) constate que la taille des pinces de la deuxième paire de péréiopodes peut constituer l'atout décisif dans la durée et l'issue d'un combat entre Pontoniinae. Si la taille des pinces joue effectivement un rôle important dans l'ordre de dominance des *Veleronia*, *V. serratifrons* est alors avantagée par rapport à *V. laevifrons* qu'elle pourrait chasser de *M. appressa*. *V. laevifrons* se retrancherait surtout sur les *Pacifigorgia*, hôtes non colonisés par *V. serratifrons*.

### 2. Caractères morphologiques des *Veleronia*.

L'exosquelette lisse, dépourvu de structures dressées, facilite le déplacement des *Veleronia* sur leurs hôtes. Les péréiopodes ambula-

toires sont courts et pourvus d'un dactylopodite spécialisé. Ils assurent l'accrochage des crevettes aux branches. Ces caractères, ainsi que la morphologie fonctionnelle des pièces buccales et des péreiopodes 1, constituent des convergences avec les caractères d'autres Pontoniinae ou d'Alpheidae associés externes de Cnidaires Hexacoralliaires (Davis et Cohen 1968, Bruce 1976b) ou Octocoralliaires (Patton 1963, Bruce 1976b).

### 3. Différences biométriques entre les *Veleronia*.

La différence de taille entre les *Veleronia* récoltées dans la région des upwellings et celles récoltées hors de cette région est particulièrement remarquable. Dans l'archipel des Galapagos, il existe d'autres exemples de variations intraspécifiques liées à l'existence de barrières géographiques entre les îles, notamment entre la région des upwellings (Ouest de l'île d'Isabela et île de Fernandina) et les autres régions. Ces variations résultent soit de la plasticité phénotypique en réponse à certaines conditions de milieu, soit de l'« isolement » génétique (Wellington, 1975). Dans le cas des *Veleronia*, cette différence de taille ne traduit sans doute que la plasticité phénotypique en réponse à l'abondance de nourriture. Cette différence de taille est marquée chez les adultes mais pas chez les jeunes individus récemment installés sur leurs hôtes. Un même type de variation intraspécifique de la taille a été observé par Hipeau-Jacquotte (1974) chez *Anchistus cusios*, Pontoniinae vivant dans la cavité palléale de Bivalves Pinnidae, dont la taille augmente durant la saison chaude lorsque la teneur en matières organiques utilisables comme nourriture est plus élevée dans l'eau.

### 4. Dynamique des populations de *Veleronia*.

Les variations mensuelles du taux de co-occurrence, de la structure et de la taille des populations sont surprenantes. Les résultats obtenus suggèrent qu'en dehors de la région des upwellings, les crevettes quittent saisonnièrement leurs hôtes et que les femelles sont les premières à recoloniser les gorgones. Si *V. laevifrons* et *V. serratifrons* émigrent vers d'autres hôtes ou substrats durant la saison froide, je ne les ai en tous cas jamais retrouvées sur les nombreux animaux sessiles qui ont été échantillonnés entre 0 et 30 mètres (Ascidies coloniales, Spongiaires, Hexacoralliaires : Actiniaires, Madréporaires, Antipathaires) ainsi que sur les algues et dans le plancton récoltés au cours de l'année. On ne peut toutefois exclure l'existence d'une migration bathymétrique saisonnière des crevettes. En effet, hors de la région des upwellings, durant la saison froide, c'est généralement entre 20 et 30 mètres de profondeur que les plus grandes densités de crevettes ont été observées. Il est donc possible que, durant la saison froide, les crevettes vivent à des profondeurs plus grandes, sur d'autres hôtes Gorgonacés ou toujours sur *Muricea appressa*. Durant la saison chaude, lorsque les conditions hydrographiques sont plus favorables, les crevettes colonisent des gorgones établies plus près de la surface. Cette période correspond aussi à la période de ponte ; ce sont surtout des femelles ovigères qui s'installent d'abord.

Dans la région des upwellings, pendant la saison froide, le peuplement et la densité des crevettes restent élevés entre 0 et 30 mètres de profondeur ; l'association pourrait donc y être permanente.

Les *Veleronia* pondent peu d'œufs mais ils sont très gros. Ce fait peut impliquer qu'à l'éclosion la larve est robuste et bien équipée pour détecter et atteindre son hôte (Gotto, 1962) mais la ponte d'un petit nombre d'œufs peut aussi être liée à l'abondance des hôtes gorgonacés potentiels présents dans le milieu. La quantité d'œufs pondus est proportionnelle à la taille des femelles. Celles de la région des upwellings, bien nourries et plus grosses, pondent plus d'œufs que celles des autres régions. Notons que dans la région des upwellings, les conditions de milieu sont moins favorables à la rencontre hôte — associé : les courants et les brassages d'eau sont plus intenses, les colonies vivent plus près de la surface et subissent donc davantage l'influence des courants de marées et des vagues.

### Conclusions

Les résultats obtenus concourent à montrer que les *Veleronia* sont de véritables commensaux des Gorgonacea. La relation trophique est bénéfique pour les crevettes qui se nourrissent de la couche de matières organiques couvrant les branches des gorgones. Il faut toutefois se rappeler que l'association n'est pas constante dans la zone comprise entre 0 et 30 mètres de profondeur où ont été effectuées mes observations. Cela pourrait être l'indice d'une migration bathymétrique des commensaux. En tous cas, les adaptations morphologiques et comportementales des *Veleronia*, leurs convergences avec celles existant chez des commensaux obligatoires, l'absence de *Veleronia* libres ou fixées sur d'autres organismes benthiques « pouvant servir » d'hôtes, appuient fortement l'idée d'une association exclusive avec les Gorgonacea.

Je remercie vivement la Station Charles Darwin pour les facilités de séjour et de travail qu'elle m'a accordée, M. le professeur J. Bouillon qui m'a permis de terminer cette étude dans son laboratoire, le Dr M. Jangoux et le Dr G. Josens pour leurs conseils et leurs critiques lors de la rédaction de ce travail, le Dr F.M. Bayer pour l'identification des Gorgonacea, le Dr L.B. Holthuis pour l'identification des *Natantia*, le Dr L. De Vos pour les observations réalisées au microscope à balayage, MM. G. Coppois et D. Green, mes compagnons de plongée.

### Summary

Study of the populations of two species of *Veleronia* (Decapoda, Pontoniinae) associated to Gorgonacea in the Galapagos Archipelago.

Two species of Pontoniinae, *Veleronia laevifrons* and *V. serratifrons*, are associated to Gorgonacea in the Galapagos Archipelago. The morphological adaptations of the shrimps to their hosts are observed (oral appendages, first pereopods, reduction of exoskeleton's spines or processes, ambulatory pereopods). A **biometrica**] study allows to show a size difference between the *Veleronia* living in and outside the upwellings region. In the upwellings region, the *Veleronia* are larger and brood more eggs.

Both populations of *V. laevifrons* and *V. serratifrons* occur sometimes together on the same host (*Muricea appressa*). The frequency and the structure of such populations are different in and outside the upwellings region. A preliminary study of the structure and dynamic of *Veleronia* populations leads to the idea of a seasonal bathymetric migration of the shrimps.

## INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BRUCE, A.J., 1970. — Report on some commensal pontoninid shrimps (Crustacea: Palaemonidae) associated with an Indo-Pacific gorgonian host (Coelenterata: Gorgonacea). *J. Zool. London*, 160, pp. 537-544.
- BRUCE, A.J., 1976a. — Shrimps and prawns of coral reefs, with special reference to commensalism. *In: Biology and Geology of coral reefs*, Jones and Endean ed., vol. 3, pp. 37-94, Academic Press, N.Y.
- BRUCE, A.J., 1976b. — Coral reef Caridea and "commensalism". *Micronesica*, 12 (1), pp. 83-98.
- DAVIS, w.p. et COHEN, D.M., 1968. — A gobiid fish and a palaemonid shrimp living on an antipatharian sea whip in the tropical Pacific. *Bull. Mar. Sci.*, 18, pp. 749-761.
- GOTTO, R.V., 1962. — Egg number and ecology in commensal and parasitic copepods. *Ann. Mag. nat. Hist.*, (13) 5 (50), pp. 97-107.
- HIPEAU-JACQUOTTE, R., 1974. — Etude des crevettes Pontoninae (Palaemonidae) associées aux Mollusques Pinnidae à Tuléar (Madagascar). *Arch. Zool. exp. gén.*, 115 (B), pp. 359-386.
- HOLTHUIS, L.B., 1951. — A general revision on the Palaemonidae (Crustacea Decapoda Natantia) of the Americas. I Subfamilies Euryrhynchinae and Pontoninae. *Occas. Pap. Allan Hancock Found.*, 11, pp. 1-332.
- KNUDSEN, J.W., 1967. — Trapezia and Tetralia (Decapoda, Brachyura, Xanthidae) as obligate ectoparasites of pocilliporid and acroporid corals. *Pacific Sci.*, 21, pp. 51-57.
- MAC CLOSKEY, L.R., 1970. — The dynamics of the community associated with a marine scleractinian coral. *Int. Reo. ges. Hydrobiol.*, 55 (1), pp. 13-81.
- PATTON, W.K., 1963. — Animal associates of the gorgonian coral *Leptogorgia virgulata* at Beaufort. *Amer. Zool.*, 34, pp. 522.
- PATTON, W.K., 1966. — Decapod Crustacea commensal with Queensland branching corals. *Crustaceana*, 10, pp. 271-295.
- PATTON, W.K., 1972. — Studies on the animal symbionts of gorgonian coral, *Leptogorgia virgulata* (Lamarck). *Bull. Mar. Sci.*, 22 (2), pp. 419-431.
- PATTON, W.K., 1976. — Animal associates of living reef corals. *In Biology and geology of coral reefs*, Jones and Endean ed., vol. 3, pp. 1-36, Academic Press, N.Y.
- WELLINGTON, G.M., 1975. — The Galapagos coastal marine environments: A resource Report to the Department of National Parks and Wildlife, Quito, Ecuador, 353 pp.
- WOOSTER, w.s. et HEDGPETH, J.W., 1966. — The oceanographic setting of the Galapagos. *In The Galapagos*, Bowman ed., pp. 100-107, Univ. California Press.