

ZOOLOGIE. — *Sur la classification du genre Caridina et les variations extraordinaires d'une espèce de ce genre, la Caridina brevirostris Stimpson.*
Note de M. E.-L. BOUVIER.

Les Crevettes d'eau douce du genre *Caridina* sont assez nombreuses; on en connaît aujourd'hui près de 50 espèces et la liste n'est sûrement pas close. Ces espèces semblent très voisines les unes des autres, encore que leurs formes extrêmes présentent un contraste frappant; il n'est pas facile de les caractériser et l'on doit quelque reconnaissance à M. J.-G. de Man qui a tenté un sérieux effort dans ce but. La classification de M. de Man, établie en 1892, divise les Caridines en deux groupes d'après l'armature du bord supérieur du rostre qui est tantôt inerme, tantôt pourvu de denticules. Cette classification a été légèrement modifiée par M. Ortmann en 1894 et par moi-même en 1905, sans cesser de recevoir pour base la structure du rostre; ainsi, les trois groupes dans lesquels j'ai réparti, en 1905, les diverses espèces du genre ont pour caractères respectifs: un rostre denticulé au moins en dessus et plus long que les pédoncules antennulaires (groupe de la *C. nilotica*), un rostre analogue mais plus court que ces pédoncules (groupe de la *C. laevis*), enfin un rostre inerme du côté dorsal et ordinairement peu allongé (groupe de la *C. typa*). Ces groupes correspondent assez bien à l'évolution du genre, les espèces du premier ayant des caractères primitifs qu'on ne rencontre pas dans les autres; au surplus, pour distinguer les espèces de chaque groupe, j'ai eu recours, comme MM. de Man et Ortmann, à des caractères en apparence moins importants tels que l'armature épineuse de la carapace, des antennules et des antennes, la forme et les dimensions des chélicèdes ou pattes à pinces, la longueur relative des divers articles des pattes des trois paires postérieures ou pattes ambulatoires.

L'effort a été louable et ne resta pas sans profit, mais on doit reconnaître qu'il ne fut pas suffisant puisqu'il n'a pas permis à un carcinologiste fort habile, M. Borradaile, de déterminer les Caridines recueillies aux Seychelles par M. Stanley Gardiner. « La collection, dit l'auteur (1), contient un nombre immense d'individus » qu'on doit rapporter aux

(1) L.-A. BORRADAILE, *The Percy Sladen Trust Expedition, III. Land and freshwater Decapoda* (*Trans. linn. Soc. London* (2), t. XII, 1907, p. 67).

Caridina typus Edw., *similis* Bouv., *brevirostris* Stimp. et *singhalensis* Ortm., mais « ces espèces sont extraordinairement difficiles à séparer à cause des grandes variations qu'elles présentent sur tous les points que Bouvier utilise pour leur diagnose. Je crois probable, ajoute M. Borradaile, que leur indépendance ne sera pas, à l'avenir, maintenue dans tous les cas. M. Stanley Gardiner serait heureux de soumettre les spécimens à qui voudrait les examiner et en faire la statistique ».

L'invitation était à peine voilée et je résolus d'y répondre. C'est ainsi que je possède, depuis plus d'une année, les nombreuses Caridines (près de 4000 individus) capturées par M. Gardiner et que, depuis lors, je m'efforce de débrouiller l'imbroglio qu'elles présentent.

M. Borradaile avait grandement raison en affirmant que les Crevettes de M. Gardiner se distinguent par des variations déconcertantes, et il n'a pas eu complètement tort de croire que l'examen de ces variations mettrait en péril l'indépendance de certaines espèces citées plus haut. En fait, la collection renferme un certain nombre de *Caridina typica*, quelques *C. serratirostris* de Man et des milliers d'exemplaires d'une espèce extraordinairement variable que je rapporte à la *Caridina brevirostris* Stimpson.

I. Pour bien mettre en évidence les variations extraordinaires de cette Caridine, le plus simple me paraît être d'isoler ses formes extrêmes et de regarder *provisoirement* les autres comme une combinaison de ces deux formes. L'une de ces dernières correspond de tous points à la *Caridina brevirostris* St. telle que je l'ai décrite dans le travail cité plus haut, ce sera la forme *typica* de l'espèce; la seconde, plus ou moins longirostre, pourra être utilement désignée sous le nom de forme *Gardineri*.

Dans son état le plus normal, c'est-à-dire le plus fréquent, la forme *typica* se distingue par un rostre triangulaire, droit ou un peu infléchi, à peu près aussi long que sa largeur basale et atteignant au plus le sommet des pédoncules oculaires; la carène ventrale y fait totalement défaut ou n'est représentée que par une saillie des plus réduites; la carène dorsale, au contraire, est nettement apparente, mais fort basse et toujours dépourvue de dents. Ce rostre inerme et fort peu caréné présente d'ailleurs des variations: tantôt sa pointe s'allonge et devient très aiguë, tantôt elle s'émousse, se raccourcit à divers degrés jusqu'à un type extrême, d'ailleurs très rare, où le rostre n'est plus représenté que par une saillie frontale obtuse qui ne dépasse guère les échancrures de l'orbite. Ce sont vraisemblablement les individus à rostre très réduit que M. Borradaile rapportait à

la *C. singhalensis* Ortman, mais ils n'ont avec cette dernière aucune parenté, l'espèce d'Ortman appartenant à un tout autre type.

Dans la forme *Gardineri*, le rostre présente des caractères bien différents : il est toujours plus ou moins allongé, muni d'une carène dorsale armée de spinules, souvent aussi d'une carène ventrale fréquemment dentée; grâce à ces deux carènes, qui sont verticales et médianes, il a une apparence de sabre, du moins chez les individus où il acquiert une longueur notable, et alors il n'est pas rare de le voir se relever quelque peu à l'extrémité, ce qui rappelle de loin les Caridines primitives. Ainsi fait, le rostre peut atteindre et même dépasser légèrement le bout distal des pédoncules antennulaires, ou se réduire à une saillie qui n'excède pas le premier article des mêmes pédoncules. Comme le rostre de la forme *typica*, il peut notablement s'infléchir du côté ventral.

Que l'on combine de toutes les manières possibles ces deux types extrêmes et l'on aura des dispositions singulièrement nombreuses que l'on peut voir réalisées dans tel ou tel individu, entre autre la forme *similis* (à carène dorsale réduite et inerme, à carène ventrale très saillante et armée), qui caractérise les individus que j'avais autrefois décrits sous le nom de *Caridina similis*. En fait, ces combinaisons ne suffisent même pas et sont largement dépassées dans la nature; il y a des rostres bossus, des rostres en soc, des rostres brusquement acuminés et quantité d'autres de forme bizarre; c'est un défi à la classification basée sur la structure rostrale.

II. Là ne se bornent pas, tant s'en faut, les variations de l'espèce : dans chacune des deux formes les pattes des deux premières paires, ou chélicépèdes, présentent des modifications nombreuses qui *semblent* pouvoir résulter aussi de la combinaison de deux types extrêmes. L'un de ces types est caractérisé par des pinces où les doigts sont plus allongés que la portion palmaire et munis d'un grêle stylet terminal qui divise en deux le faisceau de poils; le carpe des pattes antérieures est bien plus long que large et celui des pattes suivantes pour le moins aussi allongé que la pince. Le type opposé se distingue par des pinces trapues et ovoïdes où les doigts sont plus courts que la portion palmaire et munies d'un puissant ongle terminal, les carpes étant eux-mêmes plus courts que les pinces et celui des pattes antérieures au moins aussi large que long. Par la similitude relative des deux paires d'appendices, cette forme se rapproche manifestement du genre *Ortmannia*, mais sans l'atteindre toutefois, le carpe postérieur n'étant pas encore échancré en avant; c'est une forme *pré-ortman-*

nienne. Les combinaisons très nombreuses qu'on peut imaginer avec ces deux types sont toutes réalisées dans la nature, sauf une seule, à ma connaissance, celle où l'on trouverait un stylet aux doigts antérieurs et un ongle à ceux de la patte suivante ; le cas inverse est par contre des plus fréquents. Ces variations des chélicèdes, non moins que celles du rostre, permettraient de rapporter le *C. brevirostris* à presque toutes les espèces actuellement connues dans le genre.

Ce ne sont d'ailleurs pas les seules variations présentées par notre Caridine : les pédoncules antennulaires et les pédoncules antennaires sont de longueurs très variables, les premiers se réduisant d'ordinaire en même temps que le rostre, les seconds présentant des variations inverses ; on peut en dire autant de l'épine antennulaire (celle qui termine en dehors le premier article des antennules) et de l'épine infra-orbitaire, cette dernière finissant même par disparaître chez les individus brevirostres les plus typiques. Les autres variations présentent une moindre importance et restent dans la limite de celles qu'on peut observer dans les espèces du genre.

III. Quoi qu'il en soit, l'espèce qui nous occupe offre des caractères propres qui permettent de la distinguer de toutes les autres Caridines.

On sait que les épines uropodiales (celles qui bordent l'échancrure de la rame externe des uropodes) font totalement défaut chez les Atyidés primitifs (*Xiphocaris*, *Xiphocaridina*, *Troglocaris*, *Atyaephyra*, etc.) et qu'elles deviennent particulièrement nombreuses chez les formes lourdes (*Ortmannia*, surtout les *Atya*) qui ont abandonné plus ou moins la natation pour la marche et occupent actuellement le point terminus de la famille ; cette armature atteint au plus le nombre de 15 épines dans les formes les moins évoluées du genre, tandis qu'elle descend très rarement à ce nombre (ou à 14) dans les autres et notamment dans la *C. brevirostris* qui, à cet égard, ressemble tout à fait aux *Ortmannia*. D'autre part, j'ai constaté que dans les formes primitives, la longueur préorbitaire des pédoncules antennulaires égale pour le moins les $\frac{80}{100}$ de la longueur postorbitaire de la carapace, tandis que dans les autres, et en particulier dans la *C. brevirostris*, ce rapport n'est jamais atteint (de $\frac{50}{100}$ à $\frac{70}{100}$ dans notre Caridine). Ces deux types d'organisation éloignent la *C. brevirostris* de toutes les espèces primitives que j'ai pu étudier (*vitiensis* Borr., *ensifera* Schenk., *propinqua* de Man, *nilotica* Roux, *multidentata* de Man, *Simoni* Bouv., *gracillima* Lanch., etc.) et qui, d'ailleurs, se distinguent ordinairement par un rostre sigmoïde très long.

J'ai constaté aussi que l'arceau antennulaire des Caridines présente deux types : l'un sans carène médiane ou avec un simple bourrelet médian, l'autre avec une carène verticale haute, saillante et tranchante. Ce dernier caractère atteint son développement maximum chez la plupart des *Ortmannia* et chez les *Atya* ; il s'observe également chez

certaines Caridines à évolution avancée (*C. japonica* de Man, *angulata* Bouv., *Weberi* de Man, *typa* Edw., *parvirostris* de Man, et *singhalensis* Ortmann); l'autre disposition, plus primitive, caractérise la grande majorité des Caridines et notamment la *C. brevirostris*. Notre Caridine se distingue d'ailleurs de plusieurs espèces sans carène (*laevis* Heller, *togoensis* Hilg., *Davidi* Bouv., *timorensis* de Man, *isaloensis* Cout., *edulis* Bouv., *pareparensis* de Man) par le doigt de ses pattes ambulatoires postérieures qui égale au plus le quart du propode, alors que, dans cette série de formes, le doigt égale au moins le tiers du même article. Et nous voici dès lors conduits à comparer la *C. brevirostris* avec des espèces bien plus voisines dont le nombre est relativement restreint. L'une de ces espèces, la *C. serratirostris* de Man, doit être isolée de toutes les autres parce que son acicule antennulaire atteint et même dépasse l'extrémité distale du premier article des pédoncules. Il faut également séparer de notre Caridine :

1° Les *C. fossarum* Heller (très voisine de *syriaca* Bouv. qui n'en est peut-être qu'une variété), *brevicarpalis* de Man, *pareparensis* de Man et *Richtersi* Thall. qui s'en distinguent par divers caractères dont le plus frappant est une épine située en dessous à la base des pédoncules antennaires;

2° Les *C. spathulirostris* Richters, *Grandidieri* Bouv. et *madagascariensis* Bouv. qui sont ordinairement dépourvues d'épines antennaires mais se rapprochent des précédentes par leurs pédoncules oculaires nettement dilatés dans la région optique.

Nous restons ainsi avec la seule *C. brevirostris*, qui, très voisine des deux groupes ci-dessus, est caractérisée par les traits suivants : développement médiocre des pédoncules oculaires dont la dilatation antérieure est réduite ou nulle, atrophie de l'épine antennaire et parfois aussi de l'épine sous-orbitaire, prolongement aigu formé par l'article basilaire des uropodes (ce qui la distingue de *Grandidieri* et de *spathulirostris*), épines uropodiales nombreuses (de 14 à 22), voussure dorsale de la carapace, épines du doigt des cinquièmes pattes au nombre de 28 à 35, etc.

IV. Étant données les innombrables variations de l'animal et les passages qui relient ces variations entre elles, on pourrait croire que notre Caridine, au lieu d'être une forme autonome, résulte du croisement de deux espèces, l'une primitive à long rostre du type *Gardineri* avec les pinces de la première paire fort différentes des suivantes, l'autre à rostre court de la forme *typica*, avec des chélicères peu dissemblables et plus ou moins ortmanniens. Cette hypothèse a l'avantage d'expliquer fort simplement la plupart des variations observées et respecte l'ancienne classification en accordant au rostre et aux chélicères une importance systématique de premier ordre ; les deux espèces présumées, dans cette hypothèse, seraient situées aux deux pôles du genre, l'une très primitive, l'autre à évolution très avancée. Mais alors, comment expliquer que deux espèces aussi lointaines se croisent avec une telle facilité ? Comment admettre surtout qu'elles se ressemblent par ailleurs de tous points, qu'elles aient le même

facies, le même air spécifique et, en somme, cette multitude de caractères communs qui nous ont permis de les distinguer des autres espèces du genre?

Il nous faut donc abandonner l'hypothèse de deux espèces en croisement et considérer notre Caridine comme une forme autonome.

Mais cela ne résout pas le problème des extraordinaires variations de l'espèce, et l'on doit rechercher l'origine de ces dernières. Sont-elles le résultat de transformations lentes et progressives ou proviennent-elles brusquement de mutations?

Si l'on admet une variation lente et progressive, il faut admettre pour point de départ une forme très longirostre à pinces nettement caridiniennes et pour terme ultime des individus à rostre presque nul et à pinces plus ou moins ortmanniennes; ces deux formes extrêmes sont identiques à celles que nous avons admises dans l'hypothèse de deux espèces en hybridation, mais la seconde dérive de la première par des passages progressifs au lieu d'être un point de départ comme elle, tous les individus étant d'ailleurs capables de se croiser entre eux.

La supposition n'a rien d'in vraisemblable, encore que les deux formes extrêmes soient très rares et que la seconde ne présente jamais des représentants de grande taille. Ce qui la rend sujette à caution, c'est qu'elle réclame une continuité absolue dans des influences modifiantes qui devaient être fort dissemblables, puisque les unes agissaient sur le rostre (et les pédoncules antennulaires, les épines orbitaires de la carapace, etc.), les autres indépendamment sur les chélicèdes. D'ailleurs, j'ai constaté des variations plus grandes encore dans une espèce de Maurice, la *Caridina Richtersi* Thallw., où l'on arrive à des individus franchement ortmanniens qui, séparés des autres par un large hiatus, n'en peuvent provenir par évolution lente. On sait d'ailleurs qu'il en est de même chez les *Ortmannia* qui se transforment en *Atya* (*Ortm. Alluaudi* Bouv., *Ortm. Henshawii* Rathb.) et où les formes atyennes sont séparées des formes ortmanniennes par des différences très considérables. Pour ces motifs, il me paraît peu rationnel d'attribuer à une évolution lente et progressive la plupart des variations de la *C. brevirostris*.

VI. Nous voici donc, semble-t-il, devant un type en mutation active qui dépense à l'heure actuelle une force d'évolution longuement accumulée et qui donnera sans doute naissance, dans la suite, à bon nombre de formes nouvelles, les unes du genre *Caridina*, les autres du genre *Ortmannia*. Par

ses variations nombreuses et très diverses, notre espèce n'est pas sans analogie avec la *Draba verna*, petite Crucifère multiforme sur laquelle ont attiré l'attention les célèbres expériences culturales d'Alexis Jordan. Mais la ressemblance ne va pas plus loin : comme le fait remarquer M. de Vries, les variations de la *Draba verna* se fixent très vite en « petites espèces », d'abord parce que « les anthères s'ouvrent dans les boutons floraux et pollinisent les stigmates avant l'ouverture des fleurs », ensuite parce que ces dernières sont « très peu visibles » et ne reçoivent guère la visite des Insectes ; tandis que les représentants de la *Caridina brevirostris*, quelles que soient leurs variations, peuvent à coup sûr se croiser entre eux, ce qui entrave, dans une large mesure, l'isolement des formes nouvelles (1). Pour que des formes semblables, dans nos Crevettes, arrivent à s'isoler, il faut qu'elles soient le résultat d'une mutation fort ample, capable de s'opposer au croisement ; il en est sans doute ainsi chez les espèces d'*Ortmannia* qui, très variables, donnent brusquement des *Atya* parfaitement stables ; la *Caridina brevirostris* s'essaye à n'en pas douter dans des directions multiples, mais elle n'a pu encore atteindre le type générique immédiatement supérieur, celui des *Ortmannia*, où elle pourrait se fixer.

Quoi qu'il en soit, l'exemple de la *C. brevirostris* nous montre qu'il faut renoncer à la classification actuelle des Caridines et en instaurer une autre où n'interviennent pas, comme caractères dominateurs tout au moins, la structure rostrale et la forme des chélicères. Les lignes principales de cette classification nouvelle sont indiquées plus haut, dans le paragraphe où j'ai mis en évidence les caractères qui distinguent notre espèce des autres Caridines ; les plus essentielles m'ont été fournies par l'évolution intime de la famille, les autres (et notamment celles tirées des pattes ambulatoires déjà fort bien utilisées par M. de Man) par la comparaison de nombreuses espèces du genre ; leur ensemble n'est sans doute pas irréprochable, mais il réalise à coup sûr un progrès sensible dont M. Borradaile, par ses justes critiques, aura été l'initiateur.

Là ne se borne pas l'intérêt qu'offre aux zoologistes la *C. brevirostris*. Au premier abord, on pourrait croire que ses nombreux représentants plus ou moins ortmanniens sont des individus à caractères mixtes, des hétérozygotes, qui résultent du croisement d'une *Caridina* normale avec

(1) Cet isolement ne semble pas impossible ; les captures faites par M. Gardiner à la Cascade de Mahé (20 individus) et au Morne seychellois (100 individus) se composent exclusivement d'exemplaires de la forme *typica*.