



**HAL**  
open science

# ÉVOLUTION DE L'APPAREIL BUCCAL AU COURS DU DÉVELOPPEMENT POST-LARVAIRE DES AETIDEIDAE ET DES EUCHAETIDAE (COPÉPODES PÉLAGIQUES) SES INCIDENCES SUR LE SEX-RATIO DES ADULTES

Jacques Mazza

► **To cite this version:**

Jacques Mazza. ÉVOLUTION DE L'APPAREIL BUCCAL AU COURS DU DÉVELOPPEMENT POST-LARVAIRE DES AETIDEIDAE ET DES EUCHAETIDAE (COPÉPODES PÉLAGIQUES) SES INCIDENCES SUR LE SEX-RATIO DES ADULTES. *Vie et Milieu*, 1966, pp.1027-1044. hal-02946077

**HAL Id: hal-02946077**

**<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-02946077v1>**

Submitted on 22 Sep 2020

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

ÉVOLUTION DE L'APPAREIL BUCCAL  
AU COURS DU DÉVELOPPEMENT POST-LARVAIRE  
DES *AETIDEIDAE* ET DES *EUCHAETIDAE*  
(COPÉPODES PÉLAGIQUES)  
SES INCIDENCES  
SUR LE SEX-RATIO DES ADULTES

par Jacques MAZZA

*Laboratoire de Biologie animale (Plancton)*  
*Faculté des Sciences, Marseille*

**SOMMAIRE**

L'auteur étudie la réduction des pièces buccales des mâles de Copépodes bathypélagiques (*Gaetanus*, *Euchirella*, *Euchaeta*) pendant le développement ontogénique. Elle a lieu au cours de la dernière mue, et indique un passage à un régime alimentaire à base de phytoplancton. La diminution du nombre de mâles est peut-être en rapport avec la difficulté à trouver une nourriture suffisante en profondeur.

Les *Aetideidae* et les *Euchaetidae* constituent deux familles de Copépodes exclusivement pélagiques dont la plupart des espèces présentent même une tendance méso- ou bathyplanctonique nette. Ces Copépodes, que nous avons déjà considérés sous l'angle du développement et de l'écologie (MAZZA, 1964-1965), offrent une particularité intéressante qui fait l'objet de cette note.

D'après nos observations dans le golfe de Marseille et en Méditerranée occidentale jusqu'à des profondeurs de plus de

2 000 m, les mâles sont beaucoup moins nombreux que les femelles à l'état adulte. Leurs pièces buccales, comparées à celles des femelles, montrent par ailleurs une réduction très marquée. Or chez les copépodites des stades IV et V, où la séparation des sexes est possible, mâles et femelles sont en proportions sensiblement égales et la structure de ces appendices, bâtie sur le même plan que chez les femelles adultes, est identique. Ces faits indiquent donc que lors du passage des copépodites mâles du cinquième stade à l'état adulte, il se produit des transformations très particulières, dont, faute de pouvoir expliquer le déterminisme, nous tenterons d'envisager les conséquences, notamment sur le sex-ratio et sur le régime alimentaire des adultes.

Nous examinerons successivement le cas de deux *Aetideidae* (*Gaetanus kruppi* et *Euchirella messinensis*) et de deux *Euchaetidae* (*Euchaeta acuta* et *E. spinosa*). Les appendices buccaux de ces espèces ont déjà été partiellement décrits par GIESBRECHT (1892 et 1903), SEWELL (1947) et TANAKA (1957 *a* et *b* et 1958); SARS (1903) et WITH (1915) ont souligné leur réduction chez les mâles, mais aucune étude de morphologie comparée portant sur les copépodites et sur les adultes n'a été faite. Nous nous proposons donc de donner une vue d'ensemble de leur organisation, encore incomplètement connue, surtout pour les mâles et pour les copépodites, en insistant principalement sur les différences entre jeunes et adultes.

Les résultats mentionnés dans ce travail sont tirés de l'analyse de pêches profondes effectuées par le « Président-Théodore-Tissier » en Méditerranée occidentale à l'automne 1958 (29 prélèvements verticaux répartis sur 13 stations).

## I. — CAS DES AETIDEIDAE

### 1) *Gaetanus kruppi* Giesbrecht

Etudions successivement la structure de l'appareil buccal chez les copépodites des quatrième et cinquième stades (où, rappelons-le, la séparation des sexes est possible) et chez les adultes, ainsi que les pourcentages d'individus mâles et femelles correspondant à chaque stade.

#### A) Morphologie comparée des pièces buccales (1)

Elles sont de même conformation chez les copépodites et les femelles adultes.

(1) La plupart des abréviations employées ici sont tirées de ROSE (1933).

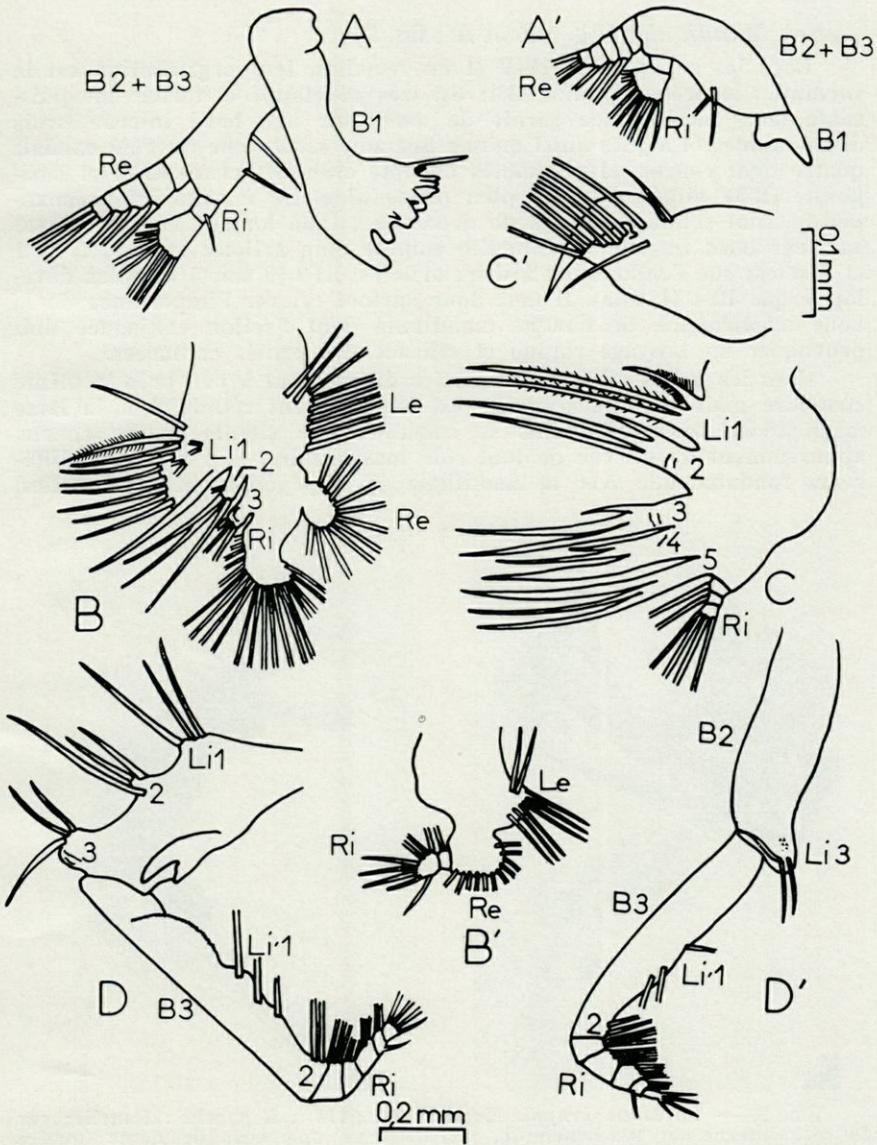


FIG. 1. — *Gaetanus kruppi* : appendices buccaux gauches. A : mandibule (femelle); A' : mandibule (mâle); aucune expansion dentiforme sur B1; B : maxillule (femelle); B' : maxillule (mâle); disparition des trois lobes internes du protopodite et réduction de l'endopodite; C : maxille (femelle); C' : maxille (mâle); presque totalement atrophiée (le quart environ de Mx2 femelle); D : patte-mâchoire (femelle); D' : patte-mâchoire (mâle); sauf Li3 réduit, les lobes internes de B2 ont disparu. Tous ces dessins (sauf C') sont à la même échelle. Sens des abréviations : B1 : précoxopodite; B2 : coxopodite; B3 : basipodite; Ri : endopodite; Re : exopodite; Li, Li' : lobe interne; Le : lobe externe.

a) *Mandibules* (fig. 1 A et A'; fig. 2)

Chez les copépodites IV-V et les femelles, leur organisation est la suivante : le précoxopodite (B 1) est très développé et forme une puissante lame masticatrice garnie de dents sur son bord interne (trois dents minces et aiguës ainsi qu'une fine soie sensorielle du côté caudal; quatre dents courtes et puissantes du côté crânial); coxo- (B 2) et basipodite (B 3), situés dans un plan perpendiculaire à celui du précoxopodite, sont soudés et ornés de deux soies (une longue, l'autre courte) sur leur bord interne; l'exopodite compte cinq articles avec 0, 1, 1, 1 et 3 soies; sur l'endopodite à deux articles, Ri 2 (9 soies) est plus développé que Ri 1 (1 soie). Il faut donc surtout relever l'importance de la lame masticatrice de chaque mandibule dont l'action conjuguée doit provoquer un broyage rapide et efficace des proies capturées.

Chez les mâles adultes, les parties distales ont à peu près la même structure mais le précoxopodite est extrêmement réduit et à la lame masticatrice ornée de dents se substitue une simple écaille courte, apparemment dépourvue de tout rôle masticatoire. Il y a là une différence fondamentale avec la mandibule des copépodites et des femelles.

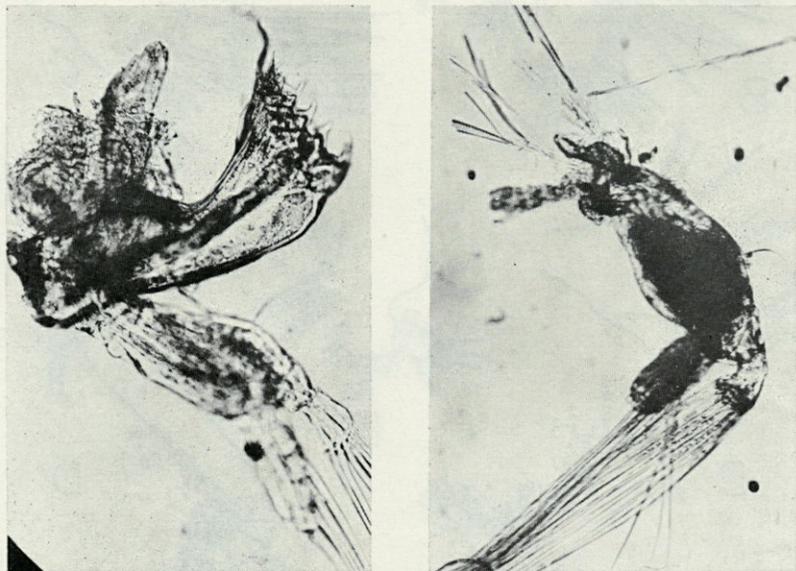


FIG. 2. — *Gaetanus kruppi*. Mandibule ( $\times 115$ ) : à gauche : femelle; sur le côté interne du précoxopodite, on distingue une série de dents (quatre fortes et trois fines, moins distinctes) et une soie sensorielle sur le bord caudal (supérieur ici); à droite : mâle; le précoxopodite a presque complètement disparu.

b) *Maxillules* (fig. 1 B et B')

Chez les copépodites IV-V et les femelles, cet appendice est ainsi construit : précoxopodite, coxo- et basipodite, intimement soudés, portent trois lobes (endites) sur leur bord interne (Li 1 à Li 3) et un seul

(épipodite) sur leur bord externe (Le). Chacun des lobes internes est armé d'un certain nombre de soies fortes et spinulées à rôle préhensile évident : 10 (ainsi que 4 plus fines) sur Li 1, qui est très développé, 4 sur Li 2 et 3 sur Li 3 (ce lobe étant en outre garni d'une vingtaine de petites dents); les soies de l'épipodite (7 longues et 2 courtes) sont minces et plumeuses. La segmentation de l'endopodite est peu apparente; les soies sont dirigées suivant trois faisceaux (4, 9 et 7 soies); quant à l'exopodite, il montre 11 soies. Remarquons donc l'extrême complexité de cet appendice caractérisé surtout par le grand développement des soies fixées sur les lobes internes du protopodite (précoxo-, coxo- et basipodite).

Chez les mâles, l'organisation se trouve simplifiée; les lobes internes du protopodite sont marqués par de simples saillies; seul l'épipodite (8 soies) est bien développé; il en est de même pour l'exopodite (11 soies disposées comme chez les femelles). Mais l'endopodite avec deux articles (1 et 8 soies) est réduit. On doit particulièrement noter l'absence de soies à caractère préhensile sur les maxillules des mâles.

c) *Maxilles* (fig. 1 C et C')

Chez les copépodites et les femelles, précoxo-, coxo- et basipodite soudés portent cinq lobes (endites) sur leur bord interne (Li 1 à Li 5) avec trois soies sur chacun. Toutes ces soies sont spinulées et, sur chaque lobe, l'une est plus courte que les deux autres. Quant à l'endopodite, il est à trois articles (1, 1 et 4 soies de même nature que celles du protopodite). Notons encore que Li 2, Li 3 et Li 4 sont garnis de fins aiguillons dentiformes; cette ornementation, ajoutée à la spinulation des soies, confère un caractère nettement préhensile à cet appendice.

Chez les mâles, on assiste, au contraire, à la réduction quasi complète de Mx 2 (environ cinq fois plus petit que chez la femelle). On peut seulement distinguer un certain nombre de soies fines et plumeuses (4 sur un lobe terminal, 5 sur le bord interne de cet appendice) et une curieuse expansion digitiforme.

d) *Pattes-mâchoires* (fig. 1 D et D')

Des différences de même nature s'observent sur les pattes-mâchoires.

Chez les copépodites IV et V et les femelles, les divers éléments sont ainsi agencés : protopodite à deux articles; le premier correspond au coxopodite (B 2), le second au basipodite (B 3); le précoxopodite est absent. Sur B 2, on trouve trois lobes du côté interne (Li 1 à Li 3); chacun porte trois soies (deux sont égales, la troisième plus forte); de plus, Li 3 forme une petite proéminence sphérique hérissée de très nombreuses aspérités; du côté externe se trouve un fort crochet. Sur B 3, il y a deux lobes moins développés (Li' 1 et Li' 2) avec 3 et 2 soies; la partie proximale de cet article est encore garnie d'une rangée de fines dents. L'endopodite est à cinq articles avec respectivement, 3, 3, 3, 4 et 4 soies.

Chez les mâles, la réduction touche essentiellement les lobes internes du coxo- et du basipodite. B 2 ne porte qu'un seul lobe (Li 3), bâti sur le même plan que chez la femelle, mais avec des aspérités moins

nombreuses sur la proéminence sphérique. B 2 est dépourvu de toute dent; Li' 1 et Li' 2 subsistent. Dans ce cas encore, on observe chez les mâles la disparition ou l'atrophie de certains lobes à caractère préhensile.

*En conclusion*, d'après la morphologie comparée des différents appendices buccaux de *Gaetanus kruppi*, on peut dire qu'il y a analogie complète dans leur organisation chez les copépodites et les femelles alors qu'ils se caractérisent chez les mâles par une extrême réduction des parties à rôle masticateur ou préhensile : lame masticatrice des mandibules, lobes internes (endites) des maxillules, maxilles et pattes-mâchoires.

## B) *Sex-ratio*

La comparaison entre les pourcentages de mâles et de femelles aux différents stades met en lumière deux faits intéressants :

- les pourcentages sensiblement voisins, ou même à l'avantage des mâles, au cours des quatrième et cinquième stades de développement (56,93 % de mâles et 43,07 % de femelles pour C 5);
- la disparition presque totale des mâles à l'état adulte (1 mâle pour 136 femelles, soit 0,73 % !).

C'est donc au cours de la dernière mue post-larvaire, pendant le passage de C 5 au mâle adulte, que les pièces buccales se modifient. Il est probable que les mâles adultes ont en conséquence un régime alimentaire différent de celui des femelles et des copépodites : aux appendices à caractère masticateur ou préhensile de ces derniers, signe d'un régime carnivore, les pièces buccales des mâles semblent indiquer un régime essentiellement phytoplanctonophage. Or, *Gaetanus kruppi* étant une espèce bathypélagique (MAZZA, 1965), la disparition des mâles pourrait s'expliquer par l'impossibilité pour eux de trouver une nourriture végétale suffisante aux grandes profondeurs.

## 2) *Euchirella messinensis* (Claus)

### A) *Morphologie comparée des pièces buccales*

Comme pour *Gaetanus kruppi*, nos observations ont montré que les appendices buccaux des copépodites et des femelles étaient identiques.

#### a) *Mandibules* (fig. 3 A et A')

Chez les copépodites IV-V et les femelles, la structure de cet appendice est la suivante : le précoxopodite (B 1) est très développé et forme une lame chitineuse dont le bord coupant porte un certain nombre

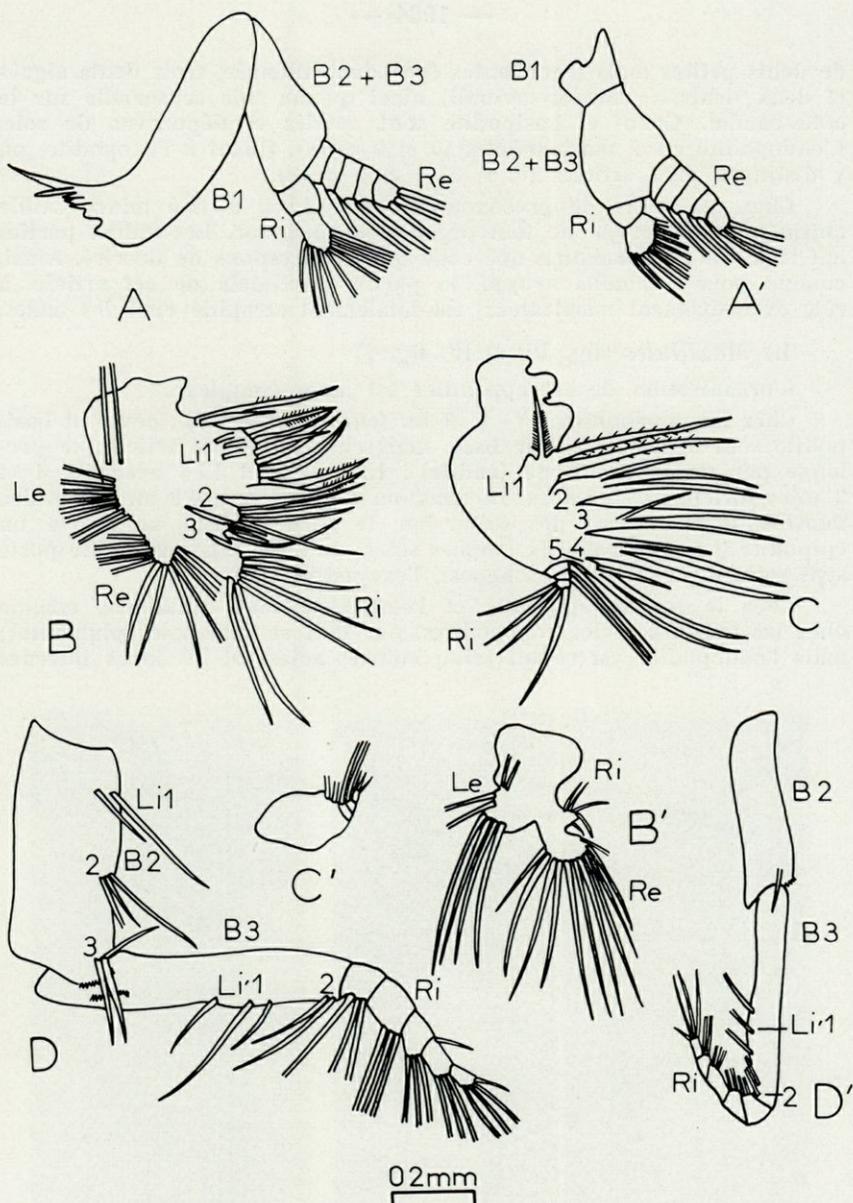


FIG. 3. — *Euchirella messinensis* : appendices buccaux droits. A : mandibule (femelle); A' : mandibule (mâle); aucune expansion dentiforme sur B1; B : maxillule (femelle); B' : maxillule (mâle); lobes internes du protopodite inexistant; Ri très réduit avec cinq courtes soies; C : maxille (femelle); C' : maxille (mâle); cinq fois plus petite que chez la femelle; D : patte-mâchoire (femelle); D' : patte-mâchoire (mâle); sauf Li 3 (d'ailleurs réduit), les lobes internes de B2 ont disparu. Tous ces dessins sont à la même échelle. Pour le sens des abréviations, consulter la légende de la figure 1.

\*

de dents petites mais tranchantes (une dent allongée, trois dents aiguës et deux dents à sommet arrondi) ainsi qu'une soie sensorielle sur le côté caudal. Coxo- et basipodite sont soudés et dépourvus de soie. L'endopodite est à deux articles (0 et 9 soies). Quant à l'exopodite, on y distingue cinq articles (0, 1, 1, 1 et 3 soies).

Chez les mâles, le précoxopodite est réduit à une mince saillie chitineuse, dépourvue de tout organite masticateur. Les autres parties ont la même conformation que celle que nous venons de décrire. Ainsi, comme pour *Gaetanus kruppi*, la partie proximale de cet article, à rôle exclusivement masticateur, est totalement atrophié chez les mâles.

b) *Maxillules* (fig. 3 B et B'; fig. 4)

L'organisation de cet appendice est assez complexe.

Chez les copépodites IV-V et les femelles, précoxo-, coxo- et basipodite sont soudés par leur base, mais chacun de ces articles se prolonge par un lobe interne (endite) : Li 1, Li 2 et Li 3 avec 10, 4 et 3 soies fortement spinulées. De plus, on observe sur Li 3 un appendice dentiforme à la base des soies. Sur le bord externe, se trouve un épipodite (Le) garni de dix longues soies plumeuses. L'endopodite porte sept soies (2 courtes et 5 longues), l'exopodite onze.

Chez le mâle, l'épipodite et l'exopodite sont constitués, comme chez les femelles et les copépodites, par huit et onze soies plumeuses; mais l'endopodite est réduit (cinq courtes soies) et les lobes internes

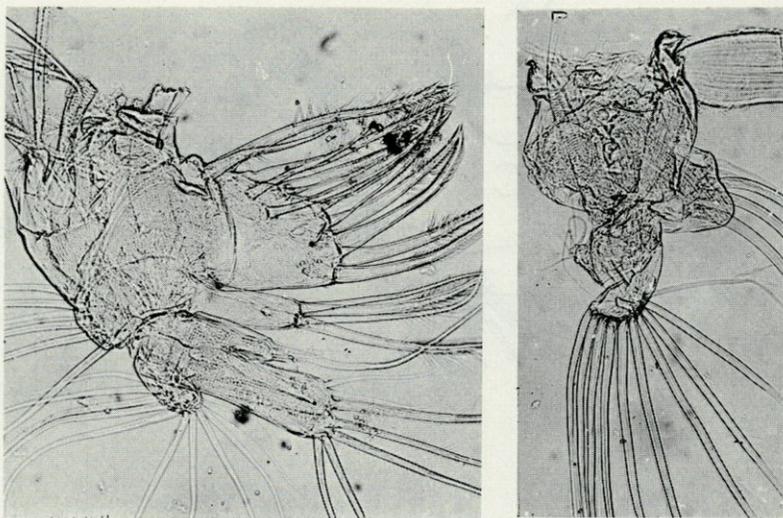


FIG. 4. — *Euchirella messinensis*. Maxillule ( $\times 95$ ) : à gauche : femelle; on voit les différences de structure entre les soies à caractère préhensile des lobes internes du protopodite et de l'endopodite, fortes et garnies de nombreuses épines, et les soies sans différenciation particulière de l'exopodite et de l'épipodite; à droite : mâle; on note la disparition des lobes internes du protopodite et l'extrême réduction de l'endopodite; exo- et épipodite ont même développement que chez la femelle.

du protopodite complètement atrophiés. Ainsi, la réduction de cet appendice concerne encore les portions à caractère préhensile.

c) *Maxilles* (fig. 3 C et C'; fig. 5)

Chez les copépodites IV-V et les femelles, le protopodite indivis montre cinq lobes internes (Li 1 à Li 5) ornés chacun de trois soies spinulées (une courte et deux longues). L'endopodite, de segmentation indistincte (trois articles sans doute), présente six soies de longueur inégale.

Chez le mâle, l'atrophie de cet appendice est tout à fait remarquable. On distingue quatre articles avec 2, 1, 1 et 3 soies. Cet organe est quatre à cinq fois plus petit que chez la femelle.

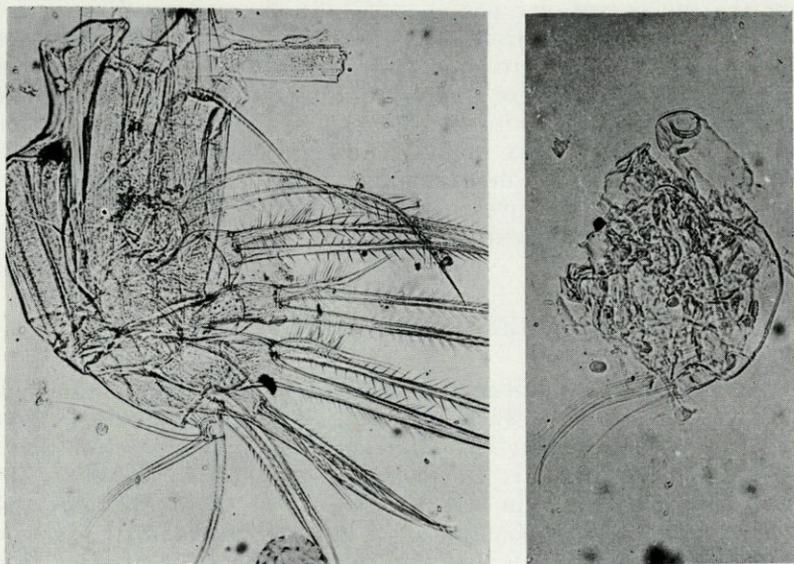


FIG. 5. — *Euchirella messinensis*. Maxille ( $\times 95$ ) : à gauche : femelle; le caractère préhensile des soies apparaît nettement; à droite : mâle; réduction considérable, comme en témoignent ces photographies prises au même grossissement.

d) *Pattes-mâchoires* (fig. 3 D et D')

Le précoxopodite est absent. Coxo- (B 2) et basipodite (B 3) constituent deux articles allongés. B 2 porte trois lobes internes (Li 1 à Li 3) avec 2, 3 et 3 soies. De plus, Li 3 montre une saillie garnie de petites dents. Sur B 3, on remarque dans la partie proximale une rangée de fines dents et il semble exister une relation entre les dents du bord distal de B 2 et celles-ci; en arrière, on trouve deux lobes internes, Li' 1 et Li' 2. L'endopodite est à cinq articles avec 3, 3, 3, 4 et 4 soies.

Chez le mâle, l'organisation est du même type. Mais B 2 ne présente qu'un seul lobe interne (Li 3) avec une courte soie et une saillie ornée

de dents. La partie proximale de B 3 est dépourvue de dent. Enfin, les soies de l'endopodite sont fines et recourbées.

*En conclusion*, comme pour l'espèce précédente, il faut relever la parfaite analogie des pièces buccales chez les copépodites IV-V et les femelles adultes ainsi que la réduction de ces appendices chez les mâles. Cette atrophie touche essentiellement les parties à rôle masticateur ou préhensile.

#### B) *Sex-ratio*

L'égalité de pourcentage entre mâles et femelles des quatrième et cinquième stades (53,71 % de mâles et 46,29 % de femelles pour C5) ne se retrouve pas chez les adultes où les mâles sont en nombre réduit (8,93 % de mâles pour 91,07 % de femelles). Ils sont cependant plus nombreux que pour l'espèce précédente. On peut donc avancer l'hypothèse que leur augmentation est liée au fait qu'*Euchirella messinensis* est une espèce mésopélagique, capable de migrer dans les eaux superficielles, en particulier pendant la nuit; à la faveur de ces mouvements ascensionnels, les mâles trouveraient là une nourriture en quantité suffisante, ce qui explique qu'ils puissent se maintenir plus longtemps en survie.

## II. — CAS DES *EUCHAETIDAE*

La structure des pièces buccales et la proportion numérique des sexes offrent chez les *Euchaetidae* beaucoup d'analogies avec les résultats établis pour les *Aetideidae*. Nous considérerons le cas de deux espèces du genre *Euchaeta* (*E. acuta* et *E. spinosa*), dont nous avons pu décrire la série des stades de développement post-larvaire (MAZZA, 1964). Comme pour la famille précédente, la séparation des mâles et des femelles est possible dès le quatrième stade par la présence d'une cinquième paire de pattes thoraciques chez les premiers.

### 1) *Euchaeta acuta* Giesbrecht

#### A) *Morphologie comparée des pièces buccales*

La structure des pièces buccales est identique chez les copépodites IV-V et chez les femelles; au contraire, les mâles manifestent une nette atrophie de ces appendices.

##### a) *Mandibules* (fig. 6 A et A'; fig. 7)

Chez les copépodites IV-V et les femelles, le précoxopodite (B 1) prend un développement considérable et forme une puissante lame mas-

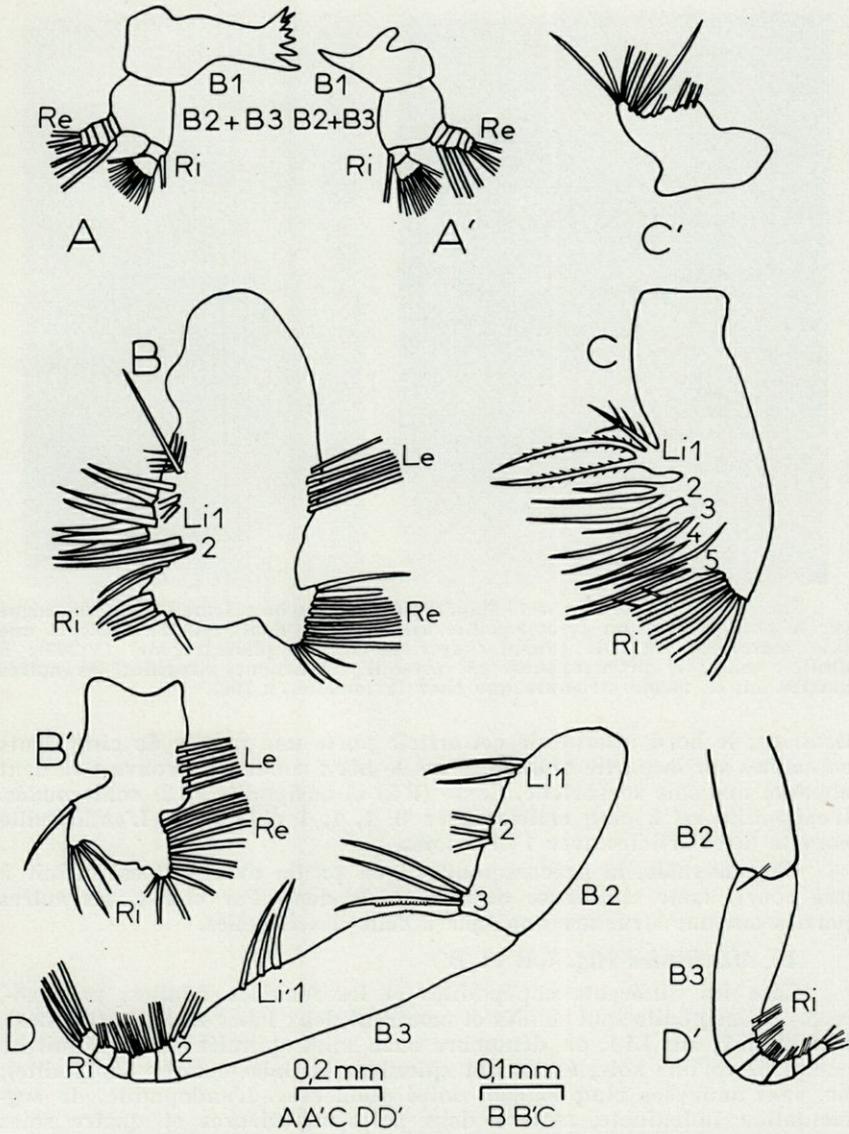


FIG. 6. — *Euchaeta acuta* : appendices bucaux. A : mandibule (femelle); A' : mandibule (mâle); B1 est réduit et dépourvu de dents; B : maxillule (femelle); B' : maxillule (mâle); les lobes internes du protopodite ont disparu et Li est réduit; C : maxille (femelle); C' : maxille (mâle); appendice très réduit ne portant que onze soies sans différenciation particulière; D : patte-mâchoire (femelle); D' : patte-mâchoire (mâle); les lobes internes de B2 ont disparu, sauf Li3. Les dessins figurés en A' et D concernent des appendices droits; tous les autres des appendices gauches. Pour le sens des abréviations, consulter la légende de la figure 1.

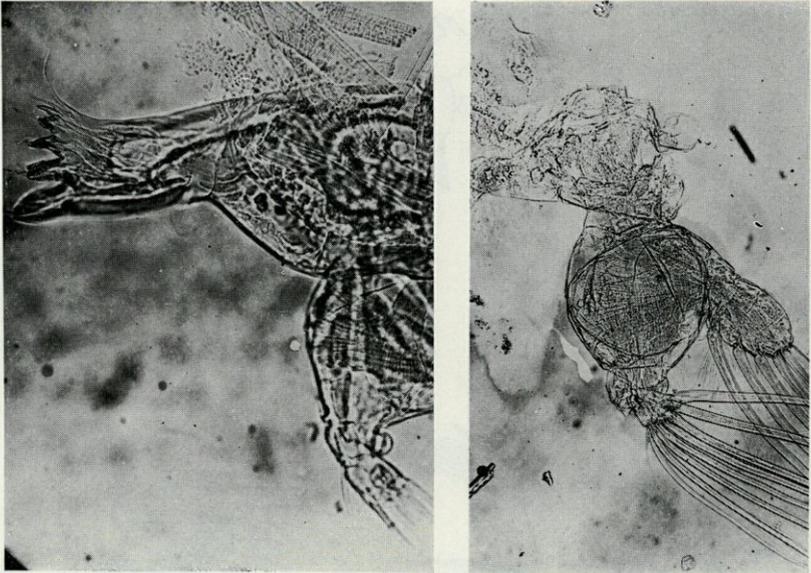


FIG. 7. — *Euchaeta acuta*. Mandibule : à gauche : femelle; on distingue sur le bord interne du précoxopodite une série de dents (six en tout) et une soie sensorielle du côté caudal (supérieur sur la photographie) ( $\times 200$ ); à droite : mâle; le précoxopodite est presque totalement atrophié; les autres parties ont la même structure que chez la femelle ( $\times 130$ ).

ticatrice; le bord interne de cet article porte une rangée de cinq dents coupantes sur la partie crâniale; vers le bord caudal, se trouve une dent aiguë et une soie sensorielle. Coxo- (B 2) et basipodite (B 3) sont soudés. L'exopodite est à cinq articles avec 0, 1, 1, 1 et 3 soies. L'endopodite compte deux articles avec 1 et 9 soies.

Chez le mâle, le précoxopodite a en partie avorté et est réduit à une courte lame chitineuse dépourvue de dent. Par contre, les autres parties ont une structure analogue à celle des femelles.

#### b) *Maxillules* (fig. 6 B et B')

Chez les différents copépodites et les femelles adultes, précoxopodite, coxo- et basipodite sont soudés et montrent deux lobes internes (endites), Li 1 et Li 2; sur Li 1, on dénombre onze soies spinulées; Li 2 réduit ne comporte qu'une soie, également spinulée. Au lobe externe (épipodite), Le, sont annexées cinq longues soies plumeuses. L'endopodite, de segmentation indistincte, montre deux soies supérieures et quatre soies inférieures. Sur l'exopodite enfin, s'insèrent onze soies plumeuses.

Chez les mâles, l'atrophie des lobes internes est presque totale. A Li 1 correspond une simple évagination de la paroi du protopodite; Li 2 présente une petite soie. L'endopodite compte quatre courtes soies. Epipodite et exopodite ont la même organisation que chez les femelles. La réduction porte donc *essentiellement* sur les parties préhensiles de ces appendices.

c) *Maxilles* (fig. 6 C et C')

Chez les différents copépodites et les femelles adultes, le protopodite est soudé et montre cinq lobes internes (Li 1 à Li 5) avec trois soies sur chacun (une courte et deux longues). Sur l'endopodite s'insèrent six soies. La garniture des soies varie suivant les lobes : sur Li 1, Li 2 et Li 3, elles sont toutes spinulées; sur Li 4 et Li 5, seule la plus courte offre cette particularité. Toutes les autres soies sont garnies d'une unique rangée de petites épines très serrées, à l'exception de l'une des soies de l'endopodite, fortement spinulée, comme l'a noté SEWELL (1947).

Chez les mâles, cet appendice est partiellement atrophié, minuscule et ne développe que de petits lobes portant en tout onze fines soies. Aucune de celles-ci ne conserve une ornementation à caractère préhensile.

d) *Pattes-mâchoires* (fig. 6 D et D')

Les articles proximaux (sauf le précoxopodite, absent) sont allongés.

Chez les femelles et les copépodites IV-V, le coxopodite se prolonge par trois lobes internes (endites), Li 1, Li 2 et Li 3, respectivement garnis de 2, 3 et 3 soies spinulées totalement ou à leur base seulement; l'une des soies de Li 3 présente des sortes de petites dents polyédriques sur sa partie inférieure et celles-ci semblent venir s'articuler avec une rangée d'autres dents plus petites encore fixées sur la partie proximale du basipodite. Sur celui-ci, on observe aussi deux lobes internes, Li' 1 et Li' 2, avec 3 et 2 soies respectivement. L'endopodite montre cinq articles (Ri 1 à Ri 5) avec 2, 4, 2, 2 et 4 soies.

Une structure générale analogue se retrouve chez les mâles, mais le coxopodite est dépourvu de tout lobe; sur le basipodite, les deux lobes internes existent, moins développés. Quant à l'endopodite, il compte le même nombre de soies, mais celles-ci sont plus grêles que chez les femelles et les copépodites.

*En résumé*, les mâles sont caractérisés par une atrophie de leurs pièces buccales, en particulier au niveau des organes masticateurs et collecteurs de proies. Comme nous l'avons noté à propos des *Aetideidae*, il est donc probable qu'ils ont un régime alimentaire différent de celui des femelles.

B) *Sex-ratio*

Plusieurs centaines de spécimens jeunes ou adultes ont été dénombrés dans les prélèvements étudiés et les pourcentages obtenus sont les suivants : 78 % de femelles et 22 % de mâles à l'état adulte; 46 % de femelles et 54 % de mâles pour C 5; 43 % de femelles et 57 % de mâles pour C 4. Ainsi on observe chez cette espèce un fait analogue à celui mentionné chez les *Aetideidae* : aux pourcentages de mâles et de femelles sensiblement égaux pendant les stades C 4 et C 5 succède une régression du nombre des mâles à l'état adulte. Celle-ci est cependant moins accentuée que chez les

*Aetideidae* puisqu'on dénombre 22 % de mâles. Or la répartition bathymétrique d'*Euchaeta acuta* montre qu'il s'agit d'une espèce mésopélagique, répartie entre 1 000 m et la surface, mais souvent localisée en concentrations importantes dans les deux cents premiers mètres. On peut donc en conclure qu'à la faveur de séjours prolongés dans les couches sub-superficielles, où ils trouvent une quantité suffisante de nourriture phytoplanctonique, les mâles ont davantage de chances de survie.

## 2) *Euchaeta spinosa* Giesbrecht

Les pièces buccales de cette espèce ont une structure à peu près identique à celles d'*E. acuta*. Seules quelques différences de détail concernent le nombre de soies de certains appendices. Les mâles présentent également une réduction très marquée de leurs pièces buccales, ce qui se traduit par l'atrophie des lames masticatrices des mandibules et des soies spinulées portées par les organes de capture des proies (Mx 1, Mx 2 et Mxp).

Nous n'avons pas pu étudier de manière suffisamment précise les relations numériques entre mâles et femelles, en raison du petit nombre de spécimens; cette espèce, d'habitat comparable à celui d'*E. acuta*, se révèle, en effet, beaucoup moins abondante. De nos observations, il ressort cependant que les mâles adultes sont extrêmement rares (deux en tout) alors que, pendant les quatrième et cinquième stades de développement, ils sont en même nombre que les femelles.

## CONCLUSION

Les rapports numériques entre les mâles et les femelles d'une même espèce ont déjà été étudiés chez quelques Copépodes néritiques en Méditerranée. Ainsi, nous avons constaté (1961) que parmi les Copépodes les plus abondants du golfe du Lion (*Clausocalanus arcuicornis*, *Temora stylifera*, *Calanus minor*, *Candacia armata*, *Centropages typicus*), le pourcentage des mâles n'atteignait jamais 30 %. Ces résultats sont confirmés par M.-L. FURNESTIN et F. GIRON (1963), qui, pour ces mêmes espèces, observent des pourcentages voisins en Mer catalane. Par contre, dans le golfe de Marseille, GAUDY (1962) note l'égalité des sexes chez *Centropages typicus* et la prédominance très légère des mâles chez *Temora stylifera*. Il semble donc que pour les espèces néritiques, les indications fournies par les auteurs soient sujettes à variations. Elles le sont davantage encore chez les *Podoplea* (*Oithonidae*, *Oncaeidae*, *Corycaeidae*) et,

dans cette catégorie de Copépodes, la proportion des sexes serait fortement soumise à l'influence du milieu (BATTAGLIA, 1958 *a* et *b* et 1959).

Pour les *Aetideidae* et les *Euchaetidae*, la diminution du nombre des mâles à l'état adulte est liée à un facteur d'ordre anatomique, la réduction des pièces buccales. Cette atrophie a été mise en évidence par SARS et par WITH, ce dernier pensant que les maxillules (Mx 1) n'ont pratiquement aucun rôle dans la mastication. Ces diverses constatations ont conduit ORR (1934) à supposer que la réduction des pièces buccales des mâles adultes diminuant leur capacité de capture des proies et donc la quantité de nourriture ingérée, entraînerait leur dégénérescence rapide; la brièveté de leur existence expliquerait ainsi leur rareté dans les pêches. En fait, comme nous l'avons indiqué, c'est davantage la différence de régime alimentaire entre les femelles (et les copépodites) et les mâles qui doit causer la sélection des sexes. Au régime carnivore des premières, les mâles, chez lesquels les éléments intervenant dans la mastication et la prédation (lames masticatrices des mandibules, soies à caractère préhensile des autres appendices) sont presque totalement atrophiés, opposent sans doute une alimentation de type essentiellement phytoplanctonique. Il est donc probable que les mâles des espèces bathypélagiques de cette sorte voient leurs chances diminuer de s'alimenter convenablement dans les couches profondes et que leur longévité en est raccourcie. Ceci rend compte de leur absence presque totale chez *Gaetanus kruppi* (qui fait toujours défaut dans nos prélèvements au-dessus de 500 m). Chez les espèces mésopélagiques comme *Euchirella messinensis*, *Euchaeta acuta* et *E. spinosa*, dont la localisation momentanée au voisinage de la surface permet aux mâles de trouver plus facilement leur nourriture, on voit augmenter le pourcentage de ces derniers. Il serait intéressant d'établir des comparaisons entre ces deux *Euchaetidae* mésoplanctoniques et une troisième espèce, très répandue en Méditerranée, *E. marina*, d'habitat assez nettement épiplanctonique.

Il faut enfin noter que l'atrophie des pièces buccales chez les mâles se produit seulement au cours de la dernière mue post-larvaire, pendant la transformation de C5 mâle en mâle adulte. Jusque là, la structure de ces appendices est analogue pour les mâles et les femelles. Il faut donc admettre qu'une différence radicale de régime alimentaire existe entre les mâles à l'état jeune et adulte.

En résumé, en ce qui concerne les *Aetideidae* et les *Euchaetidae*, il apparaît comme certain que le facteur trophique, lui-même conditionné par de profondes différences de structure dans l'appareil buccal des femelles et des mâles, influe grandement sur le

sex-ratio. Nos observations et nos hypothèses rejoignent en les complétant les conclusions formulées par ORR et soulignent l'importance du régime alimentaire dans le cycle vital des espèces.

### RÉSUMÉ

La réduction des pièces buccales chez les mâles adultes de plusieurs Copépodes méso- ou bathypélagiques est connue depuis les travaux de SÆRS (1903), mais rares sont les auteurs qui ont tenté de l'expliquer; on s'accorde seulement à reconnaître que, chez ces espèces, les pourcentages des mâles sont très inférieurs à ceux des femelles.

La description préalable des stades de développement post-larvaires de quatre Copépodes (*Gaetanus kruppi*, *Euchirella messinensis*, *Euchaeta acuta* et *E. spinosa*) nous a permis d'apporter quelques éléments nouveaux à l'étude de ce problème important pour le cycle vital des espèces :

1°) Les pourcentages de mâles et de femelles sont à peu près identiques au cours des stades IV et V (où la séparation des sexes est possible) et la diminution du nombre des mâles ne s'opère que pendant la dernière mue.

2°) C'est au cours de celle-ci que se produit aussi la réduction de leurs pièces buccales, bâties jusqu'alors sur le même plan pour tous les copépodites.

3°) Les appendices buccaux servant à la prédation chez les copépodites et les femelles sont dépourvus chez les mâles de tout organe masticateur ou préhensile; ce caractère anatomique indique deux régimes alimentaires opposés : carnivore chez les uns (copépodites et femelles), à base de phytoplancton chez les autres (mâles).

Nous déduisons de ces observations que la diminution du nombre des mâles à l'état adulte est due, au moins en partie, à la difficulté qu'ils éprouvent à trouver une nourriture suffisante en profondeur; c'est pourquoi, les espèces vivant dans les couches intermédiaires ou sub-superficielles comptent davantage de mâles que les formes essentiellement bathypélagiques.

## SUMMARY

In male adults of many Copepoda (meso- or bathypelagic) shrinking of the buccal pieces has been known since Sars work (1903), but few authors have offered an explanation; it is merely recognised that in these species, the percentage of males is much lower than females.

The previous description of the post-larval stages of development of four Copepoda (*Gaetanus kruppi*, *Euchirella messinensis*, *Euchaeta acuta* and *E. spinosa*) enables us to add some new elements to this important problem of the study of the vital cycle of these species :

1° During stages IV et V (when separation of the sexes is possible) the percentage of males and females is approximately the same. The decrease in the number of males only takes place during the last stage.

2° It is in the same stage that the reduction of their buccal pieces takes place, having previously been built on the same plan for all copepodites.

3° The buccal appendages, which are used for preying in the copepodites and the females, are, in the males, deprived of all masticatory or prehensile organs. This anatomical characteristic indicates two opposing alimentary regimens : carnivorous in one case (copepodites and females) and phytoplanktonic in the other (males).

From these observations we deduce that the decrease in the number of males in the adult state is due, at least in part, to the difficulty they experience in finding sufficient nourishment in the depths. This is why species living in the intermediate layers or sub-superficial ones, have more males than those kinds which are essentially bathypelagic.

## BIBLIOGRAPHIE

- BATTAGLIA, B., 1958a. Sex-ratio in *Tisbe gracilis*, a marine Copepod. *Rep. XV<sup>th</sup> int. Congr. Zool.*, sect. III, **XXIV** : 2 p.
- BATTAGLIA, B., 1958b. Selezione e rapporto dei sessi nel Copepode Harpacticòide *Tisbe gracilis* (T. Scott). *Rend. Accad. naz. Lincei*, s. 8, **XXIV** (3) : 327-335.
- BATTAGLIA, B., 1959. Facteur thermique et différenciation saisonnière chez un Copépode Harpacticòide de la lagune de Venise. *Vie et Milieu*, **X** (1) : 1-13.

- FURNESTIN, M.-L. et F. GIRON, 1963. Copépodes de la Mer catalane. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **XXVII** (2) : 137-152.
- GAUDY, R., 1962. Biologie des Copépodes pélagiques du golfe de Marseille. *Rec. Trav. Stat. mar. Endoume*, **XXVII** (42) : 93-184.
- GIESBRECHT, W., 1892. Systematik und Faunistik der pelagischen Copepoden des golfes von Neapel un der angrenzenden meeres abschnitte. *Fauna und Flora des golfes von Neapel*, **XIX** : 1-831.
- GIESBRECHT, W., 1903. Le pesche abissali eseguite da F.A. Krupp col yacht « Puritan » nelle adiacenze di Capri ed in altre località del Mediterraneo. *Mitt. Zool. Stat. Neapel*, **XVI** : 202-203.
- MAZZA, J., 1961. Remarques sur la répartition qualitative et quantitative des Copépodes en Méditerranée. *Comm. int. Explor. sci. Mer Médit.*, *Rapp. et P.V.*, **XVI** (2) : 157-164.
- MAZZA, J., 1964. Le développement de quelques Copépodes en Méditerranée. I. - Les stades jeunes d'*Euchaeta acuta* Giesbrecht et d'*E. spinosa* Giesbrecht. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **XXVIII** (3) : 271-292.
- MAZZA, J., 1965. Le développement de quelques Copépodes en Méditerranée. II. - Les stades jeunes de *Gaetanus kruppi* Giesb., *Euchirella messinensis* Cl., *Chiridius poppei* Giesb., *Pseudaetideus armatus* (Boeck) et *Heterorhabdus spinifrons* Cl. *Ibid.*, **XXIX** (2) : 285-320.
- ORR, A.P., 1934. The weight and chemical composition of *Euchaeta novogica* Boeck. *Proc. Roy. Soc., Edinburgh*, **LIV** : 51-55.
- ROSE, M., 1933. Copépodes pélagiques. *Faune de France*, **XXVI** : 374 p.
- SARS, G.O., 1903. Copepoda Calanoida. *Crustacea of Norway*, **IV** : 145-171.
- SEWELL, S., 1947. The free-swimming planktonic Copepoda — Systematic account. *John Murray Exped., 1933-1934. Sci. Rep.*, **VIII** (1) : 1-303.
- TANAKA, O., 1957a. The pelagic Copepods of the Izu region, middle Japan. Systematic account III. Family Aetideidae (part 1). *Publ. Seto mar. biol. Lab.*, **VI** (1) : 31-68.
- TANAKA, O., 1957b. Id., IV. Family Aetideidae (part 2). *Ibid.*, **VI** (2) : 169-207.
- TANAKA, O., 1958. Id., V. Family Euchaetidae. *Ibid.*, **VI** (3) : 327-367.
- WITH, C., 1915. Copepoda. I. - Calanoida Amphascandria. *Danish Ingolf. Exped.*, **III** (4) : 1-260.

Manuscrit reçu le 20 novembre 1965.