HAL
open science

PROPORTION DES SEXES W EUTERPINA ACUTIFRONS (DANA) (COPEPODA : HARPACTICOIDA) AU LABORATOIRE ET DANS DEUX POPULATIONS NATURELLES DE MILIEU TEMPÉRÉ

Maria Delia Vinas

To cite this version:

Maria Delia Vinas. PROPORTION DES SEXES W EUTERPINA ACUTIFRONS (DANA) (COPEPODA : HARPACTICOIDA) AU LABORATOIRE ET DANS DEUX POPULATIONS NATURELLES DE MILIEU TEMPÉRÉ. Vie et Milieu / Life & Environment, 1991, pp.255-261. hal-03039973

HAL Id: hal-03039973

https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-03039973v1

Submitted on 4 Dec 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.

VIE MILIEU, 1991, 41 (4) : 255-261

PROPORTION DES SEXES D'*EUTERPINA ACUTIFRONS* (DANA) (COPEPODA : HARPACTICOIDA) AU LABORATOIRE ET DANS DEUX POPULATIONS NATURELLES DE MILIEU TEMPÉRÉ (*)

Sex ratio of Euterpina acutifrons *(Dana) (Copepoda : Harpacticoida) in laboratory cultures and in two natural temperate populations*

MARÍA DELIA VIÑAS

CONICET, Laboratoire de Zooplancton INIDEP, CC. 175, 7600 Mar Del Plata, Argentina

COPEPODA
EUTERPINA ACUTIFRONS
PROPORTION DES SEXES
MÂLES DIMORPHIQUES

RÉSUMÉ – Les fluctuations annuelles de l'abondance de trois types d'adultes d'*Euterpina acutifrons* dans deux populations de milieu tempéré, du golfe San Matias (Argentine) et du golfe de Marseille (France) sont étudiées. A San Matias, les petits mâles dominent les autres types d'adultes au cours de l'année de l'étude; à Marseille, la population est dominée par les femelles. Les grands mâles sont plus fréquents à Marseille qu'à San Matias, et leur période d'abondance maximale est différente dans les deux populations. Une série de croisements réalisés au laboratoire avec des animaux provenant du golfe de Marseille, montre que la descendance des grands mâles présente un pourcentage plus élevé de femelles que celle des petits mâles. Les observations dans le milieu naturel et au laboratoire permettent d'énoncer une hypothèse expliquant le rôle des mâles dimorphiques dans les populations naturelles et d'orienter les recherches futures à ce sujet.

COPEPODA
EUTERPINA ACUTIFRONS
SEX RATIO
DIMORPHIC MALES

ABSTRACT – Annual abundance fluctuations for the three types of adults of *Euterpina acutifrons* are analyzed herein, for two temperate populations, one at the San Matias Gulf (Argentina), the other of Marseille Gulf (France). At San Matias, small males predominated upon the rest of the adults; at Marseille, the population was female-dominated during practically all the year as reviewed. Large males were more frequent at Marseille than at San Matias and their period of higher abundance was different in both populations. A series of crossings carried out in the labs with animals coming from the Marseille Gulf allowed noting that the offspring of large males showed a higher percentage of females than that of small males. The observations as performed within the natural environment and in the labs allow putting forward a hypothesis directed to explain the role of dimorphic males within natural populations and to provide a direction for future studies.

INTRODUCTION

Par son incidence au niveau du taux net de reproduction, le sex ratio est l'un des principaux facteurs qui contrôlent la dynamique de populations des Copépodes (Gaudy et Guerin, 1977).

Plusieurs auteurs ont étudié les mécanismes génétiques et les facteurs épigénétiques pouvant intervenir dans la détermination du sexe chez les Crustacés, y compris les Copépodes. Une synthèse de tous ces travaux a été récemment produite par Ginsburger-Vogel et Charniaux Cotton (1982). Le dimorphisme chez les deux sexes de plusieurs espèces de Copépodes a été rapporté par différents auteurs. Il existe aussi des espèces présentant un dimorphisme chez le mâle uniquement. On peut mentionner, entre autres, *Labidocera euchaeta, Canthocamptus minutus, Pontella meadii, Euterpina acutifrons, Pseudodiaptomus wrighti, Doropygus seclusus, Labidocera diandra, Pachypygus gibber, Pseudomyticola spinosus* (Sewell, 1912; Thalawitz, 1916; Fleminger, 1956; Haq, 1965; Johnson, 1964; Dudley, 1966; Fleminger, 1967; Hipeau-Jacquotte, 1978; Do *et al.*, 1984). Cependant, très peu de travaux ont été consacrés à l'étude des facteurs pouvant déterminer ce dimorphisme : Hipeau-Jacquotte (1984) sur *P. gibber*;

Do et Kajihara (1986), sur *P. spinosus*, et Haq (1972, 1973) concernant *E. acutifrons*.

Euterpina acutifrons est un Copépode Harpacticoïde pélagique plus abondant dans les régions côtières. Les 2 mâles sont facilement reconnaissables par leur morphologie différente : taille, nombre et implantation des soies de l'antenne I, etc. (Pl. I). Haq (1965) les appelle grand et petit mâle. Le métabolisme et le comportement reproductif sont aussi différents chez les ♂ dimorphiques (Moreira et Vernberg, 1968; Haq, 1973).

Les 2 types de ♂ ont été observés dans le plancton de plusieurs régions par différents auteurs : Chappuis (1936), Vernberg et Moreira (1974) et Moreira *et al.* (1982) au Brésil; Haq (1965, 1972 et 1973) en Méditerranée orientale et en Anglesey; Moreira et Vernberg (1968) et d'Apolito et Stancyk (1979) en Caroline du Nord et du Sud; Moreira et McNamara (1984) en Nouvelle Zélande.

Notre travail constitue la première mention de la présence de ♂ dimorphiques dans le plancton de la Mer Argentine (golfe San Matias) et de Méditerranée occidentale (golfe de Marseille). La relation entre les variations annuelles des pourcentages des sexes dans ces 2 populations est considérée et la température de l'eau en surface.

Parmi les facteurs pouvant agir sur le déterminisme sexuel, et notamment sur la production des ♂ dimorphiques, nous avons étudié, au laboratoire, l'influence du géniteur ♂ et de la température.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Milieu naturel

Les échantillons de plancton du golfe San Matias (40°47' – 42°13'LS et 62°50'-63°48'LW) en Argentine, proviennent d'une station néritique, « Las Grutas » de faible profondeur (10 m au maximum), à 1500 m de la côte (MM Lasta et Zampatti leg.). Des prélèvements horizontaux à une profondeur de 1 m ont été réalisés tous les 15 j, pendant 1 an (avril/81-avril/82). Filet de 37 cm de diamètre d'ouverture, en soie de 70 µm de vide de maille, trainé à une vitesse de 2 nœuds pendant, 10 minutes. Température de l'eau en surface relevée avec une précision de 0.1°C lors de chaque prélèvement. Golfe de Marseille : prélèvements tous les 10-15 j, de oct. 1984 à oct. 1985, en face du port de la Pointe Rouge, dans une zone très proche de la côte. Traits horizontaux à 5 m de profondeur, pendant 10 mn, avec un filet à plancton de 50 cm d'ouverture et de 56 µm de vide de maille. Filet trainé à une vitesse d'un nœud. Les données de température de l'eau en surface pendant la période d'étude, proviennent du Marégraphe (M. Quellec). Les prélèvements ont été traités d'une façon similaire à San Matias et à Marseille : fixation immédiate au formol 4%; au laboratoire, reconnaissance morphologique des 3 types d'adultes selon le critère de Haq (1965). Animaux triés et comptés à la loupe binoculaire Wild M-5, nombre d'individus/m^3 établi en tenant compte du volume d'eau filtrée, calculé selon la formule $\pi.r^2.l$, « l » étant la longueur du trait et « r » le rayon du filet utilisé.

Laboratoire

Des ♀ ovigères sauvages prélevées dans le golfe de Marseille ont été acclimatées graduellement à 3 températures différentes : 15, 18 et 21°C et nourries avec une culture monospécifique de *Phaeodactylum tricornutum* à une concentration de 20.10^4 cellules.ml^{-1} (méthode Viñas, 1985). Une fois acclimatées, ♀ mises individuellement dans des coupelles contenant 40 cc de milieu de culture. Nauplii du premier sac ovigère élevés jus-

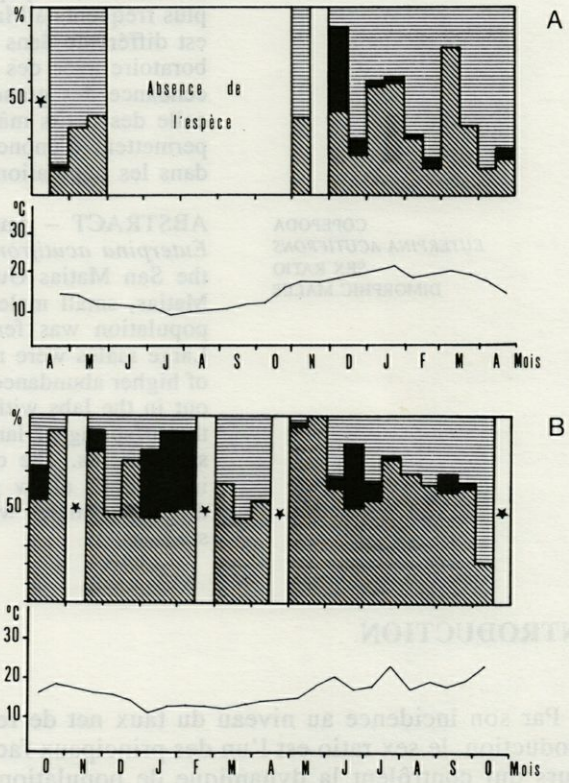


Fig. 1. – *E. acutifrons*. Abondance relative des adultes. A, golfe San Matias. B, golfe de Marseille. Noir : grands ♂, raies horizontales : ♀, raies obliques : petits ♂, étoile : absence de prélèvement.

E. acutifrons. *Relative abundance of adults. A, San Matias Gulf. B, Marseille Gulf. Black : large ♂, horizontal lines : ♀, oblique lines : small ♂, star : sampling absence.*

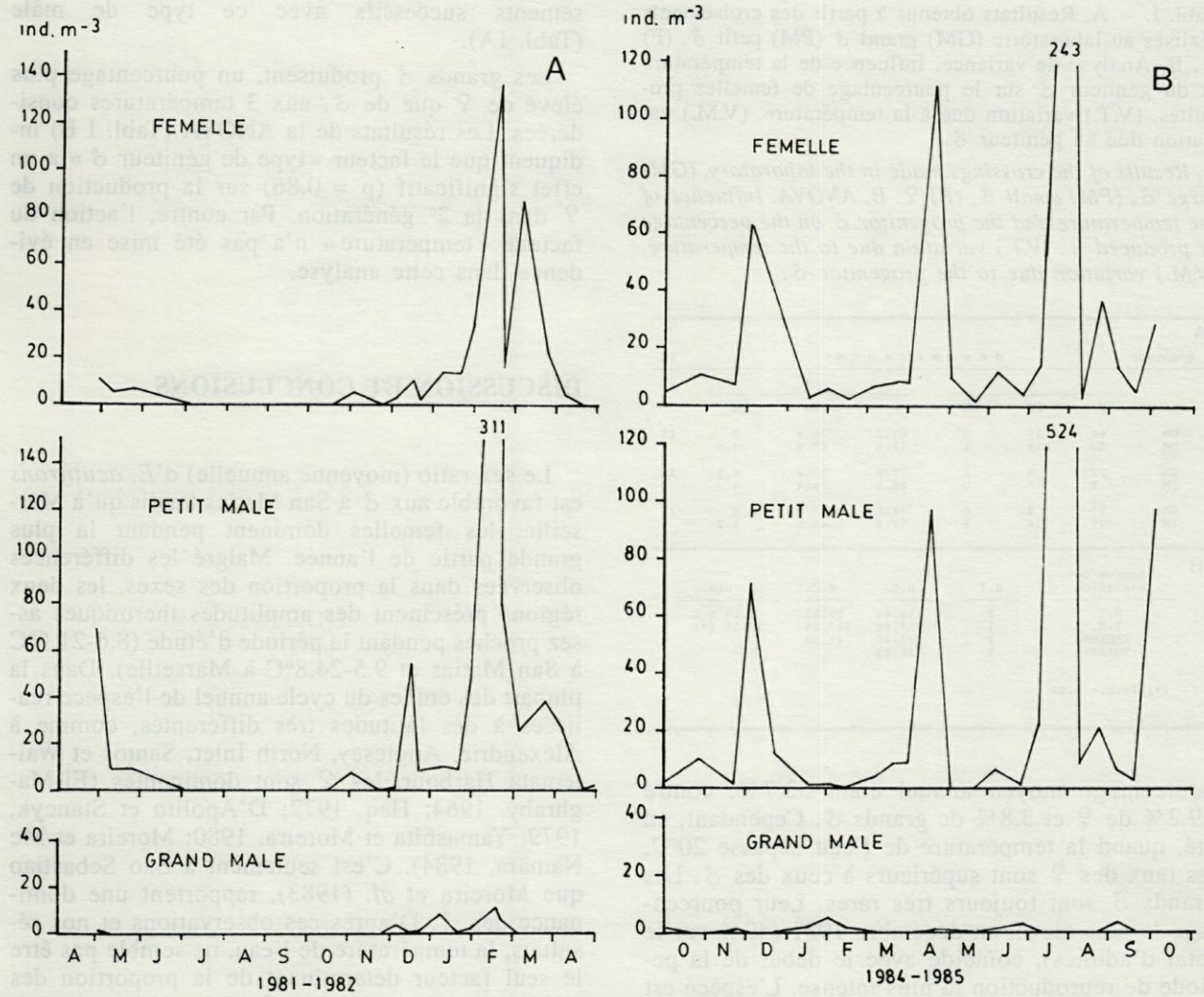


Fig. 2. – *E. acutifrons*. Nombre d'adultes par m³. A, golfe San Matias. B, golfe de Marseille.
E. acutifrons. *Number of adults by m³. A, San Matias Gulf. B, Marseille Gulf.*

qu'au stade copépodite IV où ils sont séparés par sexes. Une fois arrivés au stade adulte, pour chaque température, 10 ♀ vierges sont séparées et placées dans une coupelle contenant 150 cc de milieu de culture avec autant de petits ♂. Les ♂ proviennent du milieu naturel. Une fois apparus les premiers sacs ovigères sur chaque ♀, les ♂ ont été séparés car, il est à rappeler que, chez cette espèce, une seule fertilisation suffit pour toute la période reproductive de la femelle. Après l'apparition des premiers nauplii, les ♀ sont séparées dans une autre coupelle et nourries comme précédemment. Quand le nombre de nauplii atteint une centaine environ, dans le nouveau récipient, les ♀ sont transférées dans une autre coupelle. L'opération se repère tant que les femelles restent vivantes.

Une 3ᵉ génération a été obtenue à 15°C, à partir de quelques femelles vierges de la progénie des grands ♂. Celles-ci ont été croisées, à leur tour, avec les 2 types de ♂.

La descendance de chaque type de croisement a été clairement identifiée et le développement des nauplii observé jusqu'au stade adulte. Les 3 formes d'adultes ont été identifiées et comptées.

Pour tester la signification de l'influence des facteurs « type de géniteur ♂ » et « température » sur les pourcentages de ♀ obtenus dans les différents croisements, on a effectué une analyse de variance, modèle I. En tenant compte de la nature de la variable considérée (% de femelles), les données d'origine ont été transformées, au préalable, selon arc sens $\sqrt{\%\text{femelles}/100}$ (Sokal et Rohlf, 1969).

RÉSULTATS

Milieu naturel

Dans le golfe San Matias, les petits ♂ ont presque toujours dominé les grands ♂ et les ♀, leur

Tabl. I. – A, Résultats obtenus à partir des croisements réalisés au laboratoire (GM) grand ♂ (PM) petit ♂, (F) ♀. B, Analyse de variance. Influence de la température et du géniteur ♂ sur le pourcentage de femelles produites. (V.T.) variation due à la température. (V.M.) variation due au géniteur ♂.

A, Results of the crossings made in the laboratory. (GM) large ♂, (PM) small ♂, (F) ♀. B, ANOVA. Influence of the temperature and the progenitor ♂ on the percentage of produced ♀. (V.T.) variation due to the temperature. (V.M.) variation due to the progenitor ♂.

A

géniteur	descendance						TC
	N			%			
	F	PM	GM	F	PM	GM	
GM	60	35	0	63.2	36.8	0	15
PM	50	118	1	31.6	67.8	0.6	
GM	22	5	2	75.9	17.2	6.9	18
PM	2	7	0	28.6	71.4	0	
GM	24	9	0	72.7	27.3	0	21
PM	26	18	1	57.8	40.0	2.2	

B

Source de variation	d.l.	S.C.	M.C.	F. obs.
V.T.	2	118.44	59.22	1.28 n.s.
V.M.	1	517.64	517.64	11.16 (*)
ERREUR	2	92.75	46.38	
TOTAL	5	728.83		

(*) Prob.= 0.09

pourcentage moyen annuel étant 52.7 %, contre 29.2 % de ♀ et 3.8 % de grands ♂. Cependant, en été, quand la température de l'eau dépasse 20°C, les taux des ♀ sont supérieurs à ceux des ♂. Les grands ♂ sont toujours très rares. Leur pourcentage le plus élevé, en décembre 1981 (40 % sur le total d'adultes), coïncide avec le début de la période de reproduction la plus intense. L'espèce est absente des prélèvements, de juin à octobre (Figs. 1 A et 2 A).

Dans le golfe de Marseille, les ♀ sont, en général, plus abondantes que les ♂ (pourcentage moyen de ♀ 55 % contre 45 % des ♂) sauf pendant quelques mois d'hiver. Cependant, la dominance des ♀ est plus marquée en été. Quant aux grands ♂, on peut considérer qu'ils sont plus nombreux à Marseille qu'à San Matias, d'après leurs pourcentages moyens annuels dans les 2 régions (9.20 % et 4.63 % respectivement). Ces dimorphes présentent 2 périodes d'abondance maximale à Marseille, en hiver et au début de l'été. L'espèce est présente toute l'année de notre étude, dans cette région (Figs. 1 B et 2 B).

Au laboratoire

L'apparition des grands ♂ très rares dans nos cultures n'est pas liée au type de géniteur ♂. Aucun grand mâle n'est produit dans la 3e génération obtenue à 15°C, bien que l'on ait effectué 2 croisements successifs avec ce type de mâle (Tabl. IA).

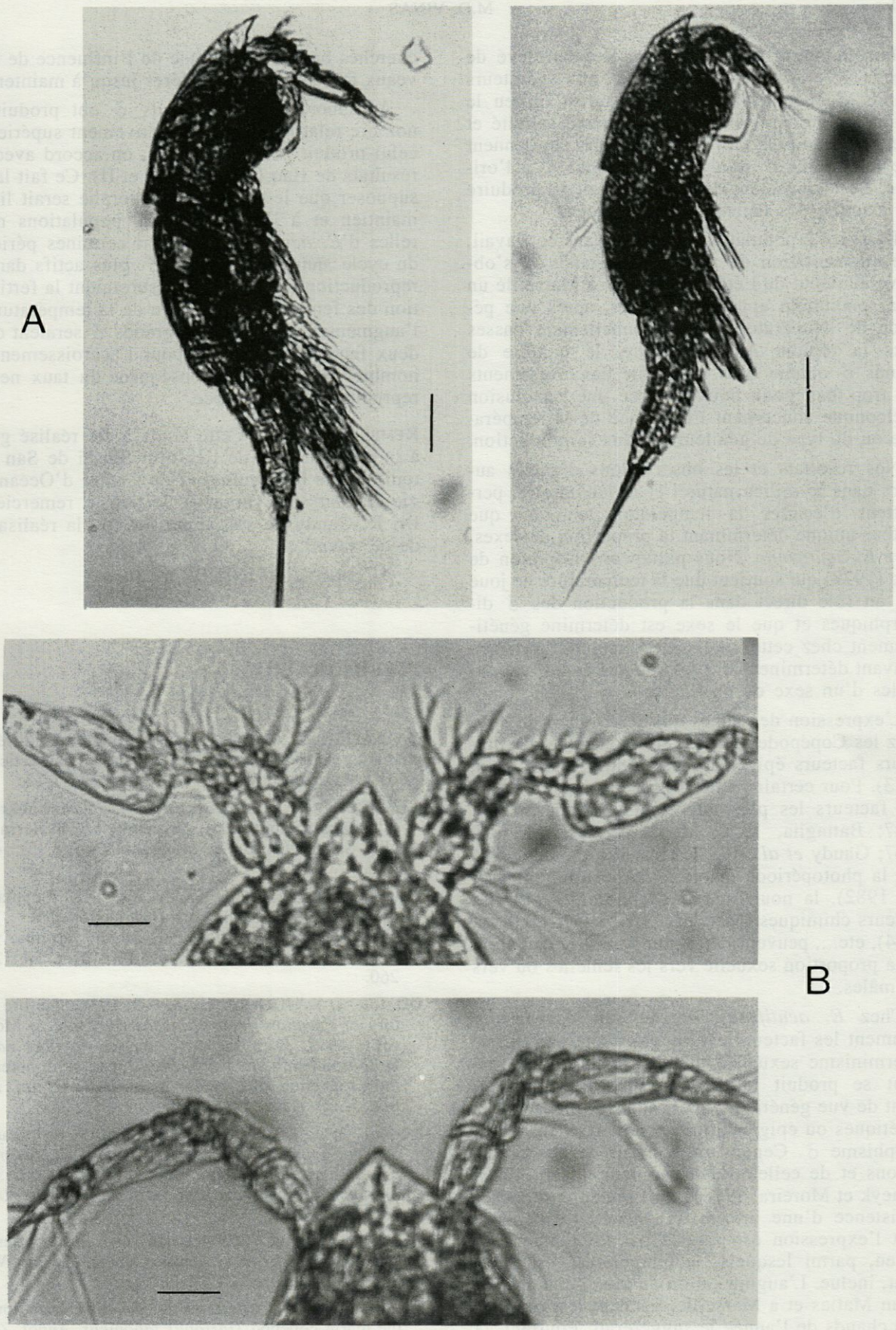
Les grands ♂ produisent, un pourcentage plus élevé de ♀ que de ♂, aux 3 températures considérées. Les résultats de la ANOVA (Tabl. I B) indiquent que le facteur « type de géniteur ♂ » a un effet significatif (p = 0.86) sur la production de ♀ dans la 2e génération. Par contre, l'action du facteur « température » n'a pas été mise en évidence dans cette analyse.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Le sex ratio (moyenne annuelle) d'*E. acutifrons* est favorable aux ♂ à San Matias tandis qu'à Marseille, les femelles dominent pendant la plus grande partie de l'année. Malgré les différences observées dans la proportion des sexes, les deux régions présentent des amplitudes thermiques assez proches pendant la période d'étude (8.6-21.5°C à San Matias et 9.5-24.8°C à Marseille). Dans la plupart des études du cycle annuel de l'espèce réalisées à des latitudes très différentes, comme à Alexandrie, Anglesey, North Inlet, Santos et Waitemata Harbour, les ♀ sont dominantes (El-Maghraby, 1964; Haq, 1972; D'Apolito et Stancyk, 1979; Yamashita et Moreira, 1980; Moreira et Mc Namara, 1984). C'est seulement à Sao Sebastiao que Moreira *et al.* (1983), rapportent une dominance des ♂. D'après ces observations et nos résultats, la température de l'eau, ne semble pas être le seul facteur déterminant de la proportion des sexes chez *E. acutifrons*, dans le milieu naturel. Cependant, une légère augmentation du taux des ♀ s'observe dans les 2 régions, pendant les mois les plus chauds de l'année.

La présence de ♂ dimorphiques d'*E. acutifrons* dans le plancton des golfes San Matias (Argentine) et de Marseille (Méditerranée Ouest) est signalée pour la 1ère fois, dans ce travail. On ne sait donc pas si les pourcentages trouvés peuvent varier d'une année à l'autre comme Haq (1972) l'a observé à Anglesey.

Quant aux facteurs pouvant avoir une influence sur le dimorphisme ♂, les opinions des différents auteurs sont parfois contradictoires. A ce sujet, les expériences de Moreira et Vernberg (1968), ont indiqué une meilleure adaptation des grands ♂ aux températures les plus élevées. Pourtant, Moreira *et al.* (1982) à Sao Sebastiao, et Moreira et Mc Namara (1984) à Waitemata Harbour ont observé que les grands ♂ présentent leur abondance maximale annuelle en hiver. Stancyk et Moreira (1988) ont réalisé des expériences de croisements similaires à celles que nous venons de décrire avec des animaux provenant de 2 populations de l'Etat de São Paulo : São Sebastiao et Santos. Leurs ré-



Pl. I. – *E. acutifrons.* ♂ dimorphiques. A, vue latérale. De gauche à droite : grand ♂ et petit ♂. Echelle : 63 µm. B, Antenne I. En haut, grand ♂; en bas, petit ♂. Echelle 15 µm.

E. acutifrons. *Dimorphic ♂. A, lateral view. Left, large ♂; right, small ♂. Scale : 63 µm. B, antenna I. Upper, large ♂, lower, small ♂. Scale : 15 µm.*

sultats montrent que le nombre le plus élevé de grands ♂ produits correspond aux géniteurs grands ♂ récoltés au port de Santos, milieu le moins stable caractérisé par une basse salinité et une pollution plus élevée. Les auteurs soutiennent que les grands ♂ produits ont été des ♀ à l'origine. Le changement de sexe pourrait se produire par l'action des facteurs épigénétiques.

Dans les 2 populations étudiées dans ce travail, une augmentation du nombre de grands ♂ s'observe au début de l'été. Cependant, à Marseille un autre maximum apparait en hiver, après une période de températures exceptionnellement basses dans la région. Au laboratoire, le nombre de grands ♂ obtenu dans la totalité des croisements est trop bas pour pouvoir tirer une conclusion quelconque concernant l'influence de la température ou du type de géniteur ♂ dans sa production.

Nos résultats et les observations d'autres auteurs dans le milieu naturel et le laboratoire, permettent d'écarter la température en tant que facteur unique déterminant la proportion de sexes, chez *E. acutifrons*. Nous partageons l'opinion de Haq (1972) qui soutient que la température ne joue pas un rôle direct dans la production des ♂ dimorphiques et que le sexe est déterminé génétiquement chez cette espèce, les facteurs du milieu pouvant déterminer l'expression des gènes responsables d'un sexe ou de l'autre.

L'expression des gènes qui déterminent le sexe chez les Copépodes semble être contrôlée par plusieurs facteurs épigénétiques (Egami, 1951; Haq, 1973). Pour certains auteurs, la température est un des facteurs les plus importants (Metzler, 1955; 1957; Battaglia, 1959; Monakov, 1965; Egloff, 1967; Gaudy *et al.*, 1982), mais il a été démontré que la photopériode (Moraitou-Apostolopoulou *et al.*, 1982), la nourriture (Paffenhöfer, 1970), les facteurs chimiques (Metzler, 1955, 1957; Igarashi, 1964), etc..., peuvent déterminer aussi la déviation de la proportion sexuelle vers les femelles ou vers les mâles.

Chez *E. acutifrons*, on ne sait pas encore comment les facteurs externes peuvent agir sur le déterminisme sexuel, à quel stade du développement se produit la différenciation sexuelle du point de vue génétique, quels sont les mécanismes génétiques ou épigénétiques concernés dans le dimorphisme ♂. Cependant, à partir de nos observations et de celles d'autres auteurs (Haq, 1972; Stancyk et Moreira, 1988), nous pouvons supposer l'existence d'une information génétique de base dont l'expression est régulée par les facteurs du milieu, parmi lesquels, la température est sûrement, inclue. L'augmentation du taux des femelles à San Matias et à Marseille, pendant les mois les plus chauds de l'année le suggèrerait. Pourtant, la production des grands ♂, ne semble pas avoir une liaison directe avec une gamme donnée de températures. Il serait très utile d'envisager des recherches basées sur l'étude de l'influence de nouveaux facteurs non considérés jusqu'à maintenant.

Au laboratoire, les grands ♂ ont produit un nombre relatif de ♀ significativement supérieur à celui produit par les petits ♂, en accord avec les résultats de Haq (1973, tabl. I et II). Ce fait laisse supposer que le rôle de ce dimorphe serait lié au maintien et à l'expansion des populations naturelles d'*E. acutifrons*, pendant certaines périodes du cycle annuel. Les petits ♂, plus actifs dans la reproduction (Haq, 1973), assureraient la fertilisation des femelles. L'élévation de la température et l'augmentation du taux de grands ♂ seraient donc deux facteurs favorables pour l'accroissement du nombre de ♀ et, par conséquent du taux net de reproduction de l'espèce.

REMERCIEMENTS – Cette étude a été réalisé grâce à la collaboration de l'Institut Storni de San Antonio Oeste (Argentine) et du Centre d'Océanologie de Marseille (France). Je tiens à remercier le Dr. R. Gaudy de son appui lors de la réalisation de ce travail.

(*Contribution INIDEP n°716).

BIBLIOGRAPHIE

BATTAGLIA B., 1959. Facteur thermique et différenciation saisonnière chez un Copépode Harpacticoide de la lagune de Venise. *Vie Milieu* **10** : 1-13.

CHAPPUIS P.A., 1936. Brasilianische Ruderfubkrebse (Crustacean Copepoda), gessammelt von Herrn Dr. Otto Schubart 4. *Bull. Soc. Stunte Cluj.* **8** (3) : 450-461.

D'APOLITO L.M. & S.E. STANCYK, 1979. Population dynamics of *Euterpina acutifrons* (Copepoda : Harpacticoida) from North Inlet, South Carolina, with reference to dimorphic males. *Mar. Biol.* **54** : 251-260.

DO T.T., T. KAJIHARA & J.S. HO, 1984. The life history of *Pseudomyicola spinosus* (Raffaele & Monticelli, 1885) from the blue mussel, *Mytilus edulis galloprovincialis* in Tokyo Bay, Japan, with notes on the production of atypical male. *Bull. Ocean. Res. Inst. Univ. Tokyo* **17** : 1-65.

DO T.T. & T. KAJIHARA, 1986. Studies on parasitic copepod fauna and biology of *Pseudomyicola spinosus*, associated with blue mussel, *Mytilus edulis galloprovincialis* in Japan *Bull. Ocean. Res. Inst. Univ. Tokyo* **23** : 1-63.

DUDLEY P., 1966. Development and Systematics of some Pacific marine symbiotic Copepods. Univ. Washington *Publ. Biol.* **21** : 1-282.

EGAMI N., 1951. A note on the sex-differenciation of the marin copepod *Tigriopus japonicus*. *Annot. Zool. J.P.N.* **24** : 131-136.

EGLOFF D.A., 1967. Ecological aspects of sex-ratio and reproduction in experimental and field popula-

tions of the marine copepod *Tigriopus californicus*. *Diss. Abstr.* B **27** (12) Part 1 : 460.

EL-MAGHRABY A.M., 1964. The developmental stages and occurrence of the copepod *Euterpina acutifrons* Dana in the marin environment of Alexandria. *Ann. Mag. Nat. Hist.* Ser. **13** (7) : 223-233.

FLEMINGER A., 1956. Taxonomic and distributional studies on the epiplanktonic calanoid copepods (Crustacea) of the gulf of Mexico. Ph. D. Dissert, Harward University, Cambridge, 317 pp.

FLEMINGER A., 1967. Taxonomy, distribution and polymorphism in the *Labidocera jollae* group with remarks on evolution within the group (Copepoda Calanoida). *Proc. U.S. Nat. Mus.* **120** : 1-61.

GAUDY R. & J.P. GUERIN, 1977. Dynamique des populations de *Tisbe holothuriae* (Crustacea : Copepoda) en élevage sur trois régimes artificiels différents. *Mar. Biol.* **39** : 137-145.

GAUDY R., J.P. GUERIN & M. MORAITOU-APOSTOLOPOULOU, 1982. Effect of temperature and salinity on the population dynamics of *Tisbe holothuriae* Humes (Copepoda : Harpacticoida) fed on two different diets. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **57** : 257-271.

GINSBURGER-VOGEL T. & H. CHARNIAUX-COTTON, 1982. Sex determination. In the Biology of Crustacea, Vol. 2 : Embriology, Morphology and Genetics, L.G. ABELE, Acc. Press, New York, 257-281.

HAQ S.M., 1965. Development of the copepod *Euterpina acutifrons* with special reference to dimorphism in the male. *Proc. Zool. Soc. London* **144** : 175-201.

HAQ S.M., 1972. Breeding of *Euterpina acutifrons*, a harpacticoid copepod, with special reference to dimorphic males. *Mar. Biol.* **15** : 221-235.

HAQ S.M., 1973. Factors affecting production of dimorphic males in *Euterpina acutifrons*. *Mar. Biol.* **19** : 23-26.

IGARASHI S., 1964. A possibility of cytoplasmic inheritance of the male dominancy in *Trigriopus japonicus*. *Sci. Rep. Tohoku Univ.* **4** (30) : 77-84.

JOHNSON M.W., 1964. On a new species of *Pseudodiaptomus* from the west coast of Mexico, Costa Rica and Ecuador (Copepoda). *Crustaceana* **7** : 33-41.

HIPEAU-JACQUOTTE R., 1978. Existence de deux formes sexuelles mâles chez le Copépode ascidicole Notodelphydae *Pachypygus gibber* (Thorell, 1859). *C.R. Acad. Sc. Paris*, D **287** : 253-256.

HIPEAU-JACQUOTTE R., 1984. A new concept in the evolution of the copepod : *Pachypygus gibber* (Notodelphyidae), a species with two breeding males. *Crustaceana* Suppl. **7** : Studies on Copepoda II (Proc. First Int. Conf. on Copepoda, Amsterdam, 24-28 August 1981) : 60-67.

METZLER S., 1955. Uber die Beeinflussbarkeit des Geschlechtsverhahltnisses bei *Cyclops viridis*. *Naturwissenschaften* **42** : 517-518.

METZLER S., 1957. Uber die Beeinflussbarkeit des Geschlechtsverhahltnisses bei *Cyclops viridis* durch Aussenfakforen. *Zool. Jahrb. Abt. Allg. Zool. Physiol. Tiere* **67** : 81-110.

MONAKOV A.V., 1965. Influence de la température sur le sex-ratio dans la descendance de *Macrocyclops albidus* (Copepoda, Crustacea). *Zoll. Zh.* **44** : 606-608.

MORAITOU-APOSTOLOPOULOU M., G. VERRIOPOULOS & N. DIKAIAKOU, 1982. Influence of light conditions on the offspring production and the sex ratio of *Tisbe holothuriae*, Humes (Copepoda, Harpacticoida). *Arch. Hydrobiol.* **96** (1) : 120-127.

MOREIRA G. & J.C. McNAMARA, 1984. Annual variation in abundance of female and dimorphic male of *Euterpina acutifrons* (Dana) (Copepoda, Harpacticoida) from the Hauraki Gulf (New Zealand). *Crustaceana* **47** (3) : 282-284.

MOREIRA G. & W.B. VERNBERG, 1968. Comparative thermal metabolic patterns in *Euterpina acutifrons* dimorphic males. *Mar. Biol.* **1** (4) : 282-284.

MOREIRA G., C. YAMASHITA & J.C. McNAMARA, 1983. Seasonal variation in abundance of the developmental stages of *Euterpina acutifrons* (Copepoda : Harpacticoida) from the Sao Sebastiao Channel, Southern Brazil. *Mar. Biol.* **74** : 111-114.

MOREIRA G., J.B. JILLETT, W.B. VERNBERG & M. WEINRICH, 1982. The combined effects of temperature and salinity on the survival of *Euterpina acutifrons* (Dana) (Copepoda : Harpacticoida) from the New Zealand and Brazilian coasts. *J. Plank. Res.* **4** (1) : 85-91.

PAFFENHOFER G.A., 1970. Cultivation of *Calanus helgolandicus* under controlled conditions. *Helg. Wiss. Meeresunters* **20** : 346-359.

SEWELL R.B.S., 1912. Notes on the surface-living copepoda of the Bay of Bengal I & II. *Rec. Indian Mus. (N.S.)* **7** : 313-382.

SOKAL R.R. & F.J. ROHLF, 1969. Biometry. Edited by Freeman and Co., San Francisco, 776 p.

STANCYK C.S. & G. MOREIRA, 1988. Inheritance of male dimorphism in brazilian populations of *Euterpina acutifrons* (Dana) (Copepoda : Harpacticoida). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **120** : 125-144.

THALAWITZ S., 1916. Uber Dimorphism des Manchen bei einem Subwasser Harpacticoiden. *Zool. Anz.* **46** : 238-240.

VERNBERG W.B. & G. MOREIRA, 1974. Metabolic-temperature responses of the copepod *Euterpina acutifrons* (Dana) from Brazil. *Comp. Bioch. Physiol.* **49** (A) : 757-761.

VIÑAS M.D., 1985. Etude in vitro et in situ (Golfe de Marseille et Golfe San Matias – Argentine) de la dynamique des populations d'*Euterpina acutifrons* (Dana) (Copepoda : Harpacticoida); essai d'estimation de sa production secondaire (Golfe de Marseille). Thèse 3e cycle Oceanol. Univ. Aix Marseille II, 162 p.

YAMASHITA C. & G. SOARES MOREIRA, 1980. Annual size variation in *Euterpina acutifrons* (Dana) (Copepoda, Harpacticoida) from the Sao Sebastiao Channel and off the Santos Coast, Brazil. Bol. Fisiol. Anim. Univ. Sao Paulo 5 : 29-43.

Reçu le 10 avril 1989; received April 10, 1989
Accepté le 16 août 1990; accepted August 16, 1990