

**AMPHIUROPHILUS AMPHIURAE (HÉROUARD),  
CRUSTACÉ COPÉPODE  
PARASITE DES BOURSES GÉNITALES  
DE L'OPHIURE *AMPHIPHOLIS SQUAMATA* DELLA CHIAJE,  
ÉCHINODERME : MORPHOLOGIE DES ADULTES  
ET ÉTUDE DES STADES JUVÉNILES**

par

**Françoise Goudey-Perrière**

Centre d'études pharmaceutique, Chatenay-Malabry, Université Paris Sud  
et Station biologique de Roscoff.

*A la mémoire du professeur  
Charles Bocquet*

**Résumé**

A Roscoff, l'abondance relative du Copépode parasite *Amphiurophilus amphiurae* dans les bourses génitales de l'Ophiure vivipare *Amphipholis squamata* Della Chiaje, a permis de préciser la morphologie des adultes et d'établir celle des stades juvéniles.

Décrit en 1906 par Hérouard, *Amphiurophilus amphiurae* présente d'importants caractères d'adaptation liés à son mode de vie.

Le mâle nain vit accroché en permanence à l'abdomen de la femelle. Tous deux présentent une régression parasitaire très accentuée, caractérisée par la disparition des organes de la vie de relation, l'hypertrophie des glandes génitales, l'absence de la segmentation et de l'ornementation sétigère, la présence d'une cuticule permettant une croissance de type continu. La mandibule est le seul appendice qui subsiste.

Le cycle de développement est original et permet de comprendre comment se fait le passage d'un stade copépodite typique à la morphologie aberrante des adultes. L'éclosion se fait au stade copépodite II au cours duquel trois paires d'appendices buccaux n'apparaissent pas (maxillules, maxilles et pattes-mâchoires). L'articulation principale du corps se fait entre le troisième et le quatrième segments thoraciques ; l'abdomen comprend deux articles. Le stade copépodite III se caractérise par le raccourcissement du corps, la perte des appendices autres que les mandibules, fourchues à leur extrémité distale, tandis que la segmentation commence à s'estomper et que l'abdomen régresse. Le stade copépodite IV n'est pas le même dans les deux sexes. La segmentation continue à s'estomper, les mandibules prennent une forme de crochet à trois articles, l'abdomen n'est plus formé que d'un segment (il y a eu fusion des deux segments ou disparition de l'un d'eux). Les stades suivants sont beaucoup plus difficiles à définir, aussi bien chez le mâle que chez la femelle, et les formes rencontrées dans les deux sexes sont trop nombreuses pour être assimilées à des stades copépodites. Aussi parlerons-nous d'états. Quelques critères morphologiques (nombre de segments de la mandibule, apparition de pièces sclérifiées sur l' « abdomen » de la femelle) permettent de regrouper ces états en stades.

Chez la femelle, le stade copépodite V serait marqué par la disparition complète de la segmentation, l'apparition d'une cuticule plus fine permettant une croissance continue et le gonflement du corps. Le stade copépodite VI est marqué par l'apparition de pièces sclérifiées à l'extrémité d'une expansion

cylindrique, impaire, postérieure, que nous avons assimilée à ce qui reste de l'abdomen. Sur la femelle adulte vivante, on peut voir deux cordons ovigères arriver à deux orifices latéraux. Les pièces sclérifiées abdominales entourent les orifices de ponte qui occuperaient, de ce fait, une position sub-terminale. La régression de l'abdomen serait donc encore accentuée. Les mandibules n'ont plus que deux articles.

Le stade copépodite V mâle serait, lui aussi, caractérisé par un gonflement du corps et par la présence d'une cuticule amincie. La limite entre deux segments persiste ; il s'agit probablement de la trace de l'articulation principale du corps. Le dernier stade copépodite garde des mandibules à trois articles dont le dernier est terminé en crochet, lui permettant de s'agripper à la femelle. La segmentation disparaît complètement, le corps se gonfle et les deux expansions caractéristiques du mâle apparaissent.

D'autres Copépodes vivent dans les bourses génitales d'*Amphipholis squamata*. On peut les rapporter au genre *Amphiuophilus*. Les mâles, les copépodites II et III que nous avons récoltés et observés ne présentent pas de différences mais les femelles adultes n'ont pas toutes la même morphologie. Trois espèces sont décrites : *Amphiuophilus bocqueti*, à Roscoff, *Amphiuophilus humesi* et *A. hendleri*, en provenance de la côte Est des Etats-Unis.

Certains Copépodes parasites ont une morphologie tellement aberrante qu'il est souvent difficile, et même quelquefois impossible, de leur attribuer une place précise dans la classification.

C'est le cas d'*Amphiuophilus amphiurae* (Hérouard, 1906) que l'on rencontre dans les bourses génitales d'*Amphipholis squamata* Delia Chiaje, Ophiure hermaphrodite et vivipare.

Ce Copépoé présente des caractères de régression parasitaire très prononcés : diminution du nombre apparent de segments allant jusqu'à la disparition complète de la segmentation, régression des pattes nata-toires, transformation de certains appendices en vue de la fixation sur l'hôte, apparition d'expansions dont on connaît d'autres exemples (*Nicothoe astaci* Audouin et Milne Edwards, *Splanchnotrophus dellachiajei* Delamare Deboutteville, 1950) et développement considérable de l'appareil reproducteur. Le mâle nain, lui aussi très déformé par le parasitisme, vit accroché en permanence à la femelle. Il était intéressant de savoir comment peut se réaliser une morphologie aussi aberrante, tant chez le mâle que chez la femelle.

Fewkes (1887 a, 1887 b, 1888) signala le premier la présence d'un Copépoé parasite d'*Amphiura squamata*.

C'est en 1906 qu'Hérouard décrivit *Philichtys amphiurae*, parasite des poches incubatrices d'*Amphiura squamata* à Roscoff. Il donna un schéma du mâle et de la femelle, assimilant hâtivement certaines expansions de la femelle à des appendices bien définis. Il plaça ce Copépoé dans le genre *Philichtys* (Steenstrup, 1861) (la forme de la femelle lui rappelait celle de *Philichtys scienae* Richardi, 1876) sans tenir compte de la définition des Philichthyidae donnée par Vogt dès 1877.

Dans une étude sur les Copépoés Philichthyidae parasites de Poissons, Delamare Deboutteville sépare *Philichtys amphiurae* de cette famille, à cause de la structure morphologique du mâle (1962). Il propose la dénomination *Amphiuophilus* n. g. C'est ce nom que nous retiendrons : *Philichthys amphiurae* doit être appelé *Amphiuophilus amphiurae* (Hérouard).

Enfin, C. Masson (1966) décrit un Copépoé qu'elle rapporte au genre *Amphiuophilus*, parasite d'*Amphiura squamata* à Bergen (Norvège) et à Kristineberg. Elle note quelques différences avec *Amphiuophilus amphiurae*, sans prendre parti quant à leur position taxinomique. Dans un travail préliminaire (1964), elle a donné des schémas des adultes et d'un stade juvénile (copépodite libre dans une cavité génitale de l'hôte).

Les travaux portant sur ce genre de Copépoé n'ont donc pas été nombreux et, de plus, les descriptions sont incomplètes ; par ailleurs, les stades juvéniles n'étaient pas connus. A Roscoff, dans les herbiers de Zostères ou elles ont été récoltées, le nombre assez important d'Ophiures parasitées (12,60 p. 100 durant l'été 1971) et le fait que cette espèce survit bien en laboratoire, ont permis de préciser la morphologie des adultes et de comprendre comment elle se réalise.

## I. - ÉTUDE MORPHOLOGIQUE DES ADULTES

Cette étude, limitée à la morphologie externe, a été facilitée par l'emploi du noir chlorazol comme colorant cuticulaire (Cals, Delamare Deboutteville et Renaud-Mornant, 1968 ; Carayon, 1969 ; Monod et Cals, 1970) et par l'observation des animaux vivants.

## A. - La femelle ovigère

## 1. Position dans l'hôte et orientation

Certaines *Amphipholis squamata* présentent un interradius saillant. La galle contient une masse rouge, discernable extérieurement. La face orale de l'interradius porte un orifice allongé, plus ou moins facile à observer, percé entre la deuxième et la troisième rangées de plaques ventrales interradiaires (Fig. 1). Ces individus hébergent le Copépode parasite *Amphiurophilus amphiurae*.

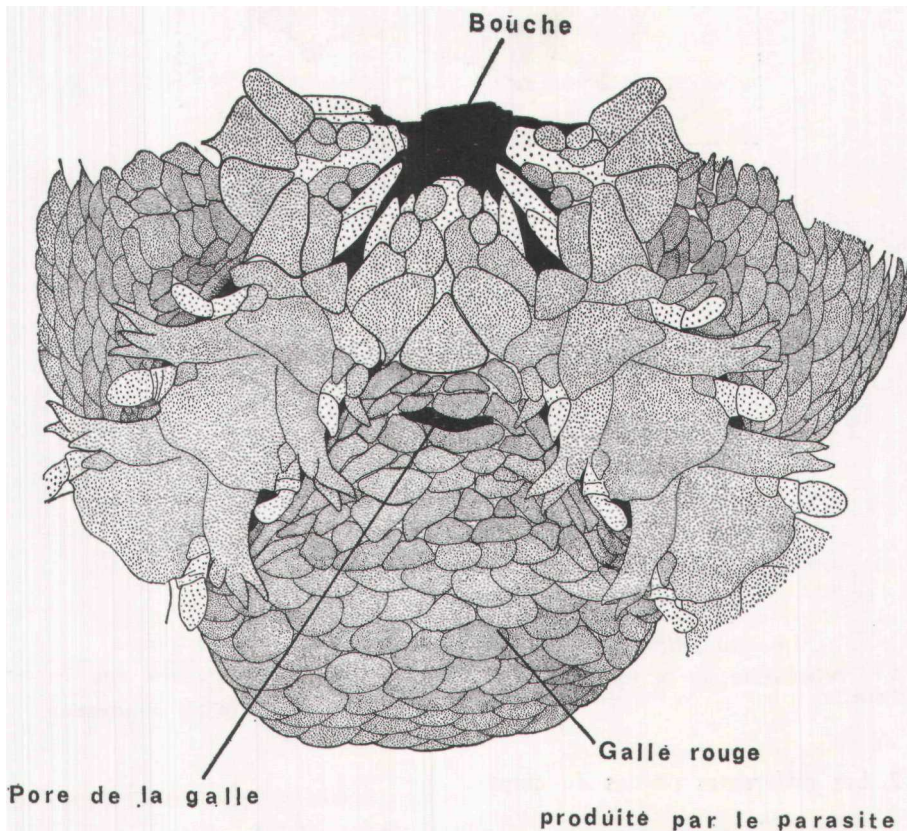


FIG. 1

Schéma, en vue orale, d'un interradius d'*Amphipholis squamata* parasité par *Amphiurophilus amphiurae*.

Pour mettre en évidence le Crustacé, il suffit de séparer du reste du squelette la partie dorsale du disque de l'Echinoderme : on découvre alors la face dorsale du parasite. La face ventrale est appliquée contre le pore de la galle, l'extrémité antérieure étant dirigée vers le centre du disque, alors que l'arrière touche le bord externe du disque d'*Amphipholis* (Fig. 2 A). Sa longueur varie de 0,5 à 1,7 mm.

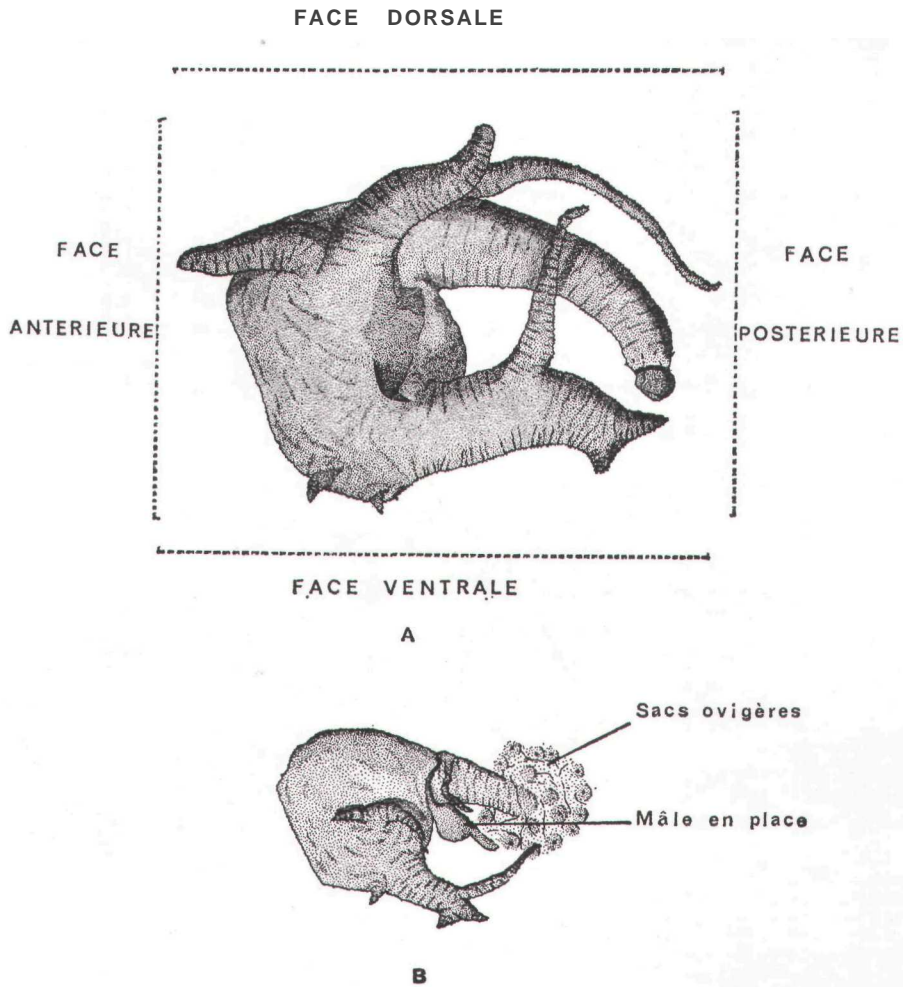


FIG. 2

*Amphiuophilus amphiuurae* (Hérouard) en vue latérale gauche

A : orientation de la femelle adulte ; B : position du mâle sur une jeune femelle.

## 2. Les différentes parties du corps

Aucune trace de segmentation n'étant visible, l'étude ne peut être que descriptive, puisqu'il est impossible de reconnaître les différentes parties du corps d'un Crustacé.

A l'avant se trouve une partie renflée, très développée, de forme quadrangulaire. Sa coloration, toujours vive, peut varier, selon les individus et probablement, selon l'état de maturité des gonades, du rouge orangé au rose violacé. Cette partie antérieure porte des expansions paires et impaires, ventrales et latérales.

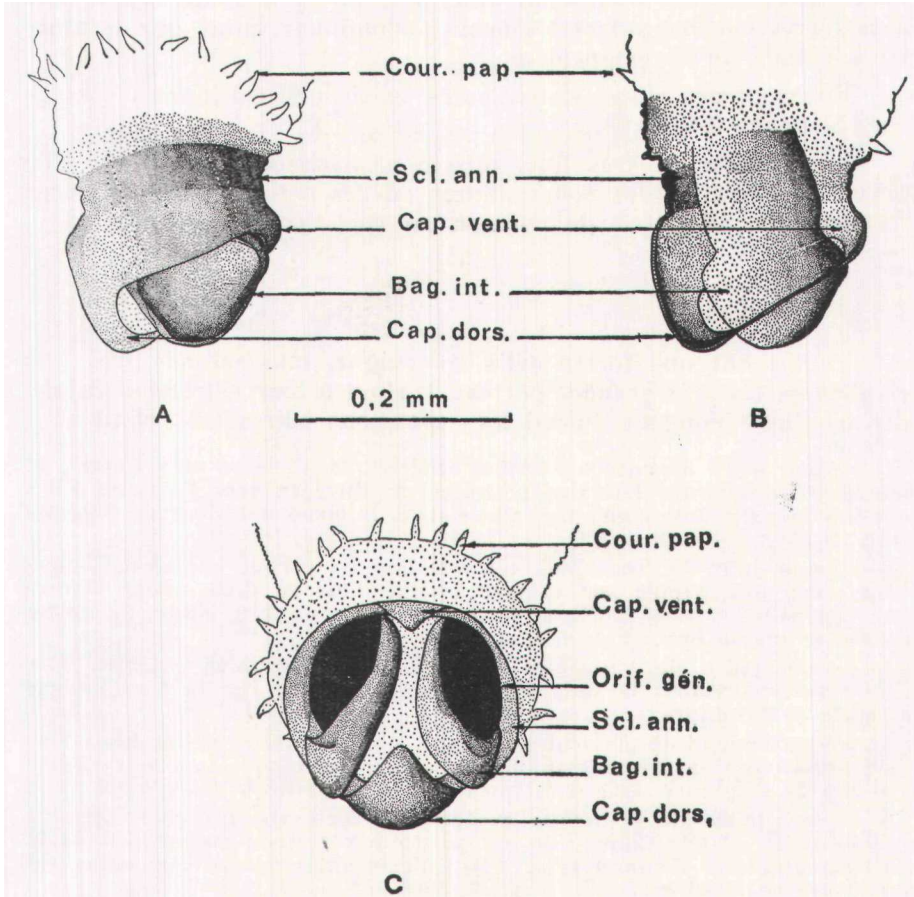


FIG. 3

*Amphiuropophilus amphiuropophilus* (Hérouard) femelle — Partie postérieure de l'abdomen.

A : vue latérale ; B : coupe sagittale ; C : vue postérieure.  
 Bag. int. : baguette interne ; Cap. dors. : capuchon dorsal ; Cap. vent. : capuchon ventral ; Cour. pap. : couronne de papilles ; Orif. gén. : orifice génital ; Scl. ann. : sclérite annulaire.

L'arrière de l'animal comprend une partie cylindro-conique axiale, flanquée latéralement de deux sacs ovigères : nous l'appellerons « abdomen », par commodité de langage. Cet « abdomen » porte une seule paire d'expansions ; l'extrémité distale présente une structure particulière, les pièces abdominales, constituant une valve formée de trois éléments (Fig. 3) : deux plaques latérales, les baguettes internes, présentent une concavité tournée vers les faces latérales de Y « abdomen » et coulissent dans un sclérite annulaire, marquant une construction dans la région sub-terminale. Ce sclérite

se prolonge vers l'arrière, dans le plan sagittal, par un capuchon dorsal et un capuchon ventral plus petit, venant au contact des plaques latérales. Ces trois éléments délimitent deux orifices latéraux auxquels, sur l'animal vivant, arrivent deux cordons pouvant contenir des œufs : ces deux orifices pourraient être les orifices de ponte. Le segment génital occuperait alors une position subterminale due à la régression des autres segments abdominaux, ainsi que le montrera l'étude du développement.

En avant des pièces abdominales, existe une couronne de papilles oblongues (Fig. 3 C).

La cuticule est très fine, plissée et hérissée de papilles. Elle permet quelquefois des boursouflures ou des déformations du corps (renflements, asymétrie de position ou variations individuelles).

### 3. Les expansions

Toutes ont une forme cylindro-conique, une cuticule très fine et plissée ; les plus grandes portent, surtout à leur extrémité distale, des papilles oblongues. Parmi les expansions paires, on définit :

— une paire de cornes latérales antérieures, dirigées vers l'avant, et une paire de cornes latérales postérieures, dirigées vers l'arrière. Elles ont souvent une base commune, située dans le quart antérieur de l'animal (Fig. 4) ;

— une paire de bras, plus ventrale que les cornes latérales. Chaque bras porte une papule sur sa face interne puis se divise pour former une expansion externe, grêle et flexueuse, et un rameau bifide, de même diamètre que le bras (Fig. 4) ;

— une paire de tentacules antérieurs, toujours bien visibles. Elle limite antérieurement la zone d'appui de la femelle sur la face interne et orale de l'Ophiure ;

— deux paires de tentacules médians, plus ou moins confondus à leur base ; elles sont étroitement appliquées contre les plaques ventrales interradiales de l'Ophiure dont il est parfois très difficile de les séparer ;

— une paire de tentacules postérieurs, bien visibles chez certains individus de grande taille. Elle est portée par la face postérieure de la partie élargie de l'animal (Fig. 4 D) ; l'extrémité de ces tentacules est recourbée en crochet ;

— une paire d'expansions « abdominales », grêles, de longueur variable ; elle se détache latéralement de la base de Y « abdomen » et chaque expansion se dirige ventralement.

Il n'existe qu'une expansion impaire, la papule postérieure, située en arrière des deux tentacules médians. Elle est quelquefois flanquée de deux autres papules plus petites, chez les individus les plus développés.

Ces diverses expansions sont présentes chez tous les individus observés, mais leurs proportions relatives ne sont pas constantes d'un individu à l'autre.

### 4. Les appendices

Une seule paire d'appendices subsiste, en forme de crochet. Située ventralement, à la base du bras et en avant de celui-ci, elle

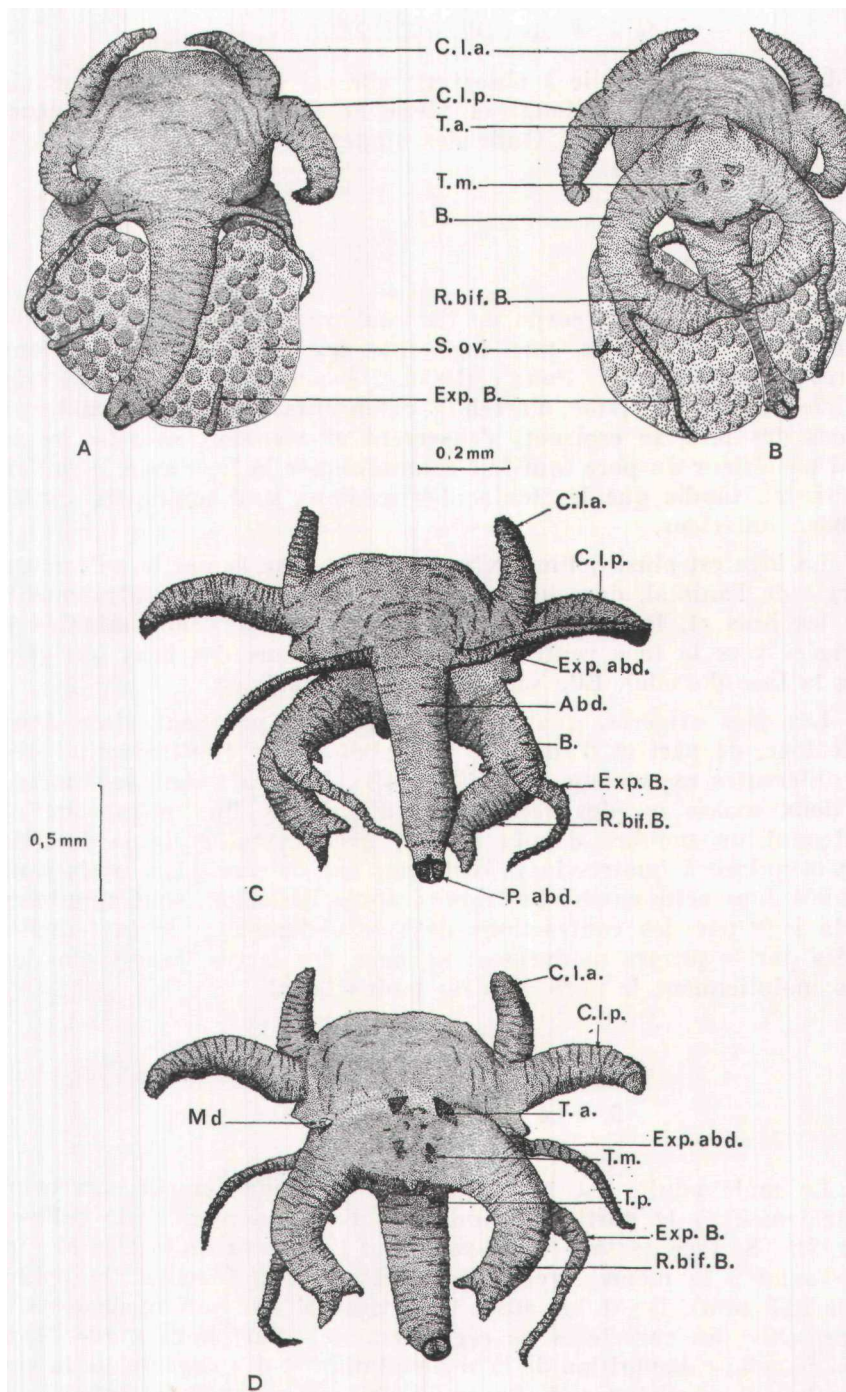


FIG. 4

*Amphiuophilus amphiuerae* (Hérouard) femelle.

A et B : femelle ovigère (sacs ovigères en place), en face dorsale et en face ventrale ; C et D : femelle adulte (sacs ovigères enlevés), en face dorsale et en face ventrale.

Abd. : « abdomen » ; B. : bras ; C.l.a. : corne latérale antérieure ; C.l.p. : corne latérale postérieure ; Exp. B. : expansion du bras ; Exp. abd. : expansion « abdominale » ; Md : mandibule ; R. bif. B. : rameau bifide du bras ; P. abd. : pièces abdominales ; S. ov. : sacs ovigères ; T. a. : tentacules antérieurs ; T. m. : tentacules médians ; T. p. : tentacules postérieurs.

n'est pas toujours facile à observer ; elle est constituée d'un article basai plus ou moins allongé et plissé et d'un article distal transformé en griffe acérée. L'étude des stades juvéniles montrera qu'il s'agit des mandibules.

##### 5. Les sacs ovigères

La disposition du corps de l'animal, recourbé dans l'axe antéropostérieur, détermine une loge que les différentes expansions paires viennent border. Pour celles-ci, Hérouard (1906) utilisait très judicieusement le terme d'arceaux extenseurs : les deux rameaux bifides des bras se croisent, s'enserrent et viennent sous-tendre le bord postérieur du pore (qui fait communiquer la loge avec le milieu extérieur), tandis que les tentacules médians sont appliqués contre le bord antérieur.

La loge est ainsi délimitée, vers l'avant, par la partie antérieure élargie de l'animal, dorsalement, par l'« abdomen », ventralement, par les bras et, latéralement, par les expansions « abdominales » (dirigées vers la face ventrale) et les expansions des bras (dirigées vers la face dorsale). Elle sert de cavité incubatrice.

Les sacs ovigères, quand ils sont formés, prennent place dans cette loge, de part et d'autre de l'« abdomen » et s'insèrent entre les différentes expansions (Fig. 4A et 4B). Les œufs sont agglomérés en deux masses ovoïdes recouvertes d'une très fine membrane et contenant un nombre d'œufs variant avec la taille de la femelle (il y a quinze à quatre-vingts œufs par sac ovigère). Les œufs sont incubés dans cette cavité. Les larves, après l'éclosion, sont expulsées de la loge par des contractions de l'« abdomen » de la femelle, aidées par le propre mouvement de nage des larves, tandis que les bras maintiennent le pore plus ou moins béant.

##### B. - Le mâle adulte (Fig. 5)

Le mâle adulte est toujours porté par une femelle, accroché ventralement à la partie proximale de l'« abdomen » de celle-ci (Fig. 2B). Sa face dorsale est tournée vers l'intérieur de la loge et son plan axial a la même direction que celui de la femelle. De petite taille (0,3 mm), il est lui aussi très déformé par son mode de vie et présente des caractères de régression de même nature que ceux de la femelle : disparition de la segmentation et des organes de la vie de relation, persistance d'une seule paire d'appendices, apparition d'expansions, etc. Il a la forme d'un triangle prolongé vers l'arrière par une expansion cylindro-conique assez massive, l'« abdomen » ; des deux autres sommets du triangle partent deux longues expansions qui ensèrent l'« abdomen » de la femelle et viennent se rejoindre sur sa face dorsale. Ces deux expansions portent à leur base, ventralement, un crochet pair tri-articulé dont le dernier article se termine en griffe. Différenciés à partir des mandibules



du copépodite infestant, ces crochets servent au maintien du mâle sur la femelle.

Dorsalement, certains individus portent deux cornes trapues, simples renflements pairs de la partie antérieure du corps.

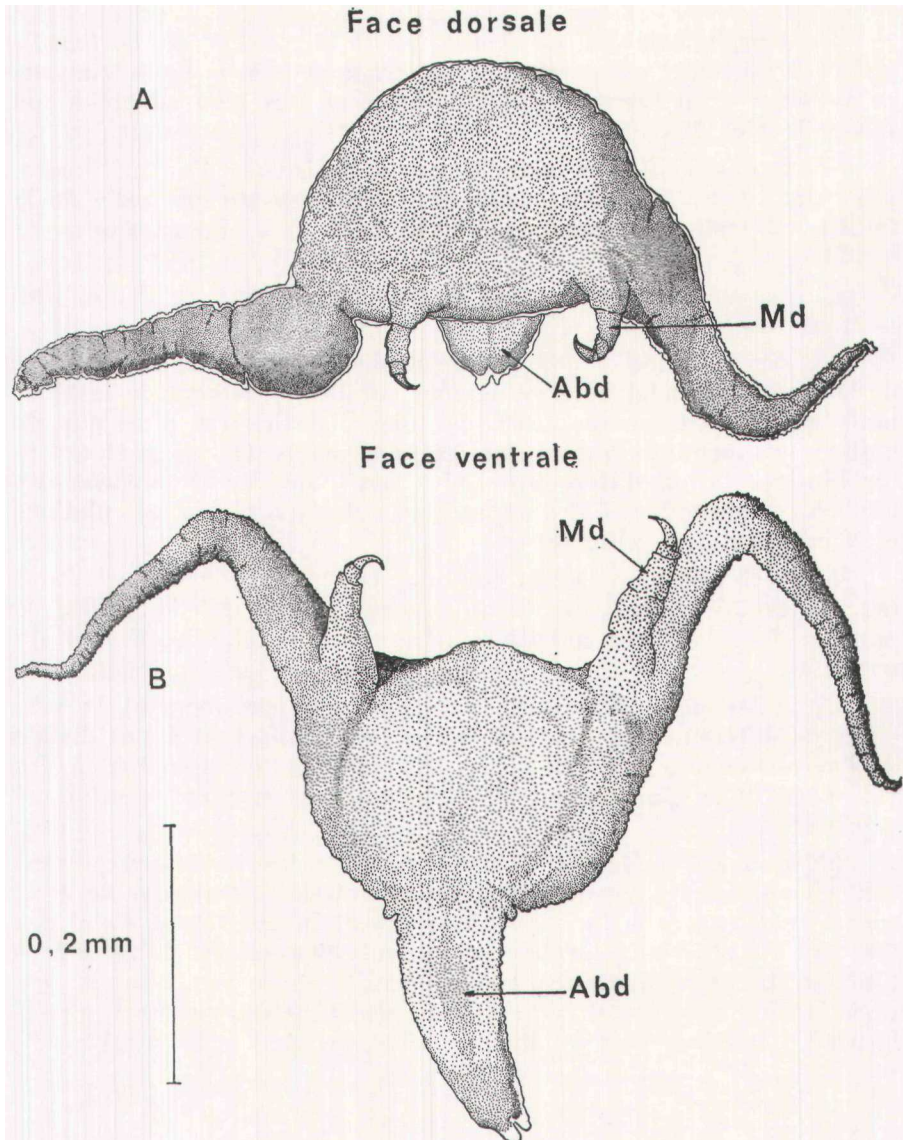


FIG. 5

*Amphiurophilus amphiuroides* (Hérouard) mâle.

A : vue antérieure ; B : vue ventrale.  
Abd. : « abdomen » ; Md : mandibule.

L' « abdomen » n'est pas segmenté ; il ne porte pas de soies ; son extrémité distale est faiblement échancrée. Sa base est marquée par la présence d'une boursouflure latérale paire.

La coloration cuticulaire utilisée n'a pas permis de mettre d'orifices en évidence.

### C. - Conclusions

La morphologie du Copépode (aussi bien celle de la femelle que celle du mâle) est particulière et originale : nous nous trouvons en présence d'un Crustacé assez déformé et très bien adapté à son mode de vie.

L'une des meilleures adaptations est l'existence d'un mâle nain, présentant une régression parasitaire aussi poussée que celle de la femelle. Il reste en permanence accroché à l' « abdomen » de la femelle.

Une cavité incubatrice s'est formée aux dépens de l'hôte, permettant une protection efficace des œufs.

La segmentation a complètement disparu : seule, la présence de la mandibule peut nous renseigner sur l'emplacement de la tête ; nous n'avons vu aucune trace de tube digestif, pas plus que de vestiges d'appendices autres que les mandibules. On ne peut accepter l'interprétation d'Hérouard qui voulait que les expansions des adultes correspondent à des appendices : il n'y a plus d'articulations ni d'ornementation sétigère.

L'aspect très plissé de la cuticule, sa finesse, son contact étroit avec la cavité génitale de l'hôte, laissent penser qu'elle permet le passage de substances nutritives nécessaires au développement du parasite.

Un autre point important à signaler est certainement la présence de différenciations cuticulaires à l'extrémité tout à fait distale de l' « abdomen » : si ces pièces abdominales correspondent à des valves génitales, la position sub-terminale du segment génital est originale.

L'aspect des mâles est assez constant : les variations portent sur la longueur des expansions et sur la présence facultative de deux cornes trapues sur la face dorsale, en position antérieure. Celui des femelles est plus polymorphe : la cuticule permet une bonne adaptation à la place dont dispose le parasite dans son hôte et une variation individuelle est certainement possible (boursofflures, plissements cuticulaires plus ou moins accentués, etc.).

### I. - ÉTUDE DES STADES JUVÉNILES

Nos connaissances sur le développement de Copépodes parasites aussi déformés qu'*Amphiurophilus amphiuræ* sont limitées. Citons les travaux de Bresciani et Liitzen sur *Gonophysema gullmarensis* (1960, 1961), ceux de Canu sur les Ascidicoles (1892), de Malaquin sur les Monstrillidés (1901), de Hansen sur les Choniostomatidés

(1897). En 1941, Friend étudie le cycle de *Salmincola salmonea* ; plus récemment, Grabda a décrit le cycle de *Lernaea cyprinacea*, Bocquet, Stock et Kleeton ont établi celui de *Trochicola* (1963). C'est en 1972 que Kaestner résume les principaux types de développements.

L'abondance relative du Copépode à Roscoff a facilité l'observation des stades juvéniles *d'Amphiurophilus amphiuræ* ; la confirmation des premiers stades de développement a été apportée par l'infestation expérimentale.

Le développement typique d'un Copépode comporte six stades naupliens et six stades copépodites. Dans le cas *d'Amphiurophilus*, l'éclosion se fait directement au stade copépodite. Nous avons trouvé un certain nombre de formes intermédiaires, que nous avons appelées états, entre le stade copépodite à l'éclosion et le stade adulte. Il ne nous a pas été possible d'établir la corrélation complète entre ces différents états et des stades copépodites. Nous ne le ferons que pour les premiers dont nous avons observé l'exuviation (Goudey-Perrière, 1975). Nous considérons successivement, lors de cette description, les états à sexe non différencié, les états de la lignée femelle et ceux de la lignée mâle.

#### A. - Les états à sexe non différencié

##### I. État 1 (Fig. 6)

Il s'agit du copépodite à l'éclosion qui est aussi le stade infestant. Il mesure environ 0,15 mm de longueur ; sa forme générale est celle d'un Copépode libre : le corps est plus ou moins cylindrique ; la tête constituée avec le thorax un ensemble compact, tandis que les derniers segments, moins larges, forment un « abdomen » (Fig. 6A).

##### a) *Le céphalothorax*

Il n'y a pas d'oeil et le nombre d'appendices est réduit ; les antennules sont massives, les antennes sont très peu développées ; la mandibule constitue un fort crochet. Les antennules (Fig. 6B) comprennent chacune cinq articles qui portent :

- Premier article : 1 soie,
- Deuxième article : 2 soies, 1 aesthète,
- Troisième article : 2 soies,
- Quatrième article : 3 soies, 2 aesthètes,
- Cinquième article : 3 soies, 1 aesthète.

Les antennes (Fig. 6C) sont insérées ventralement sous la partie antérieure des mandibules et partiellement cachées par celles-ci. Elles comprennent trois articles dont, seul, le dernier est sétigère et porte trois soies courtes terminales.

Les mandibules (Fig. 6D), reliées par un arc chitineux, sont solidaires l'une de l'autre. Chacune est constituée de trois articles

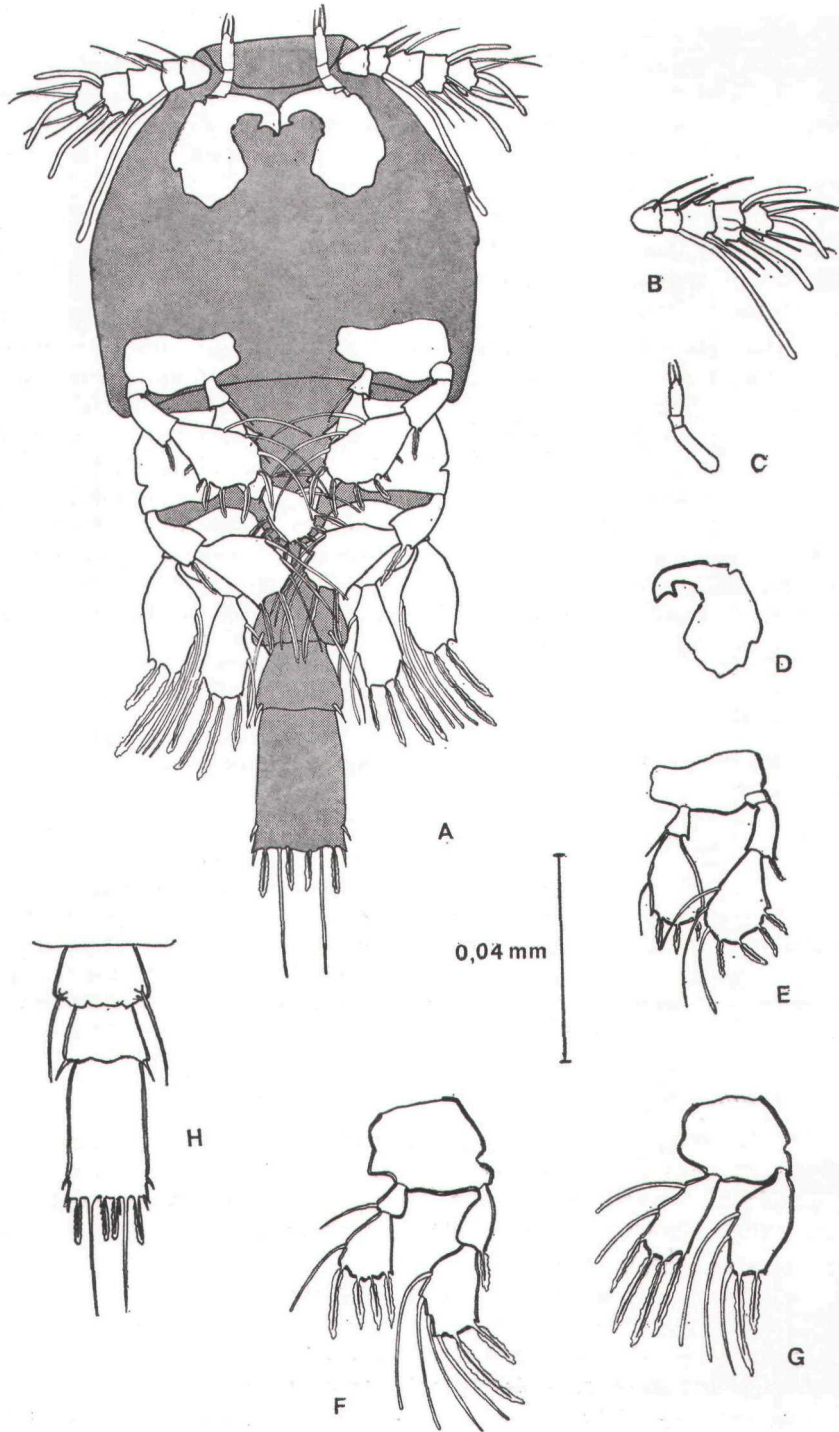


FIG. 6

*Amphiuophilus ampliurae* (Hérouard) Copépodite II en vue ventrale.

A : schéma d'ensemble ; B : antennule ; C : antenne ; D : mandibule ; E : 1<sup>re</sup> patte locomotrice ; F : 2<sup>e</sup> patte locomotrice ; G : 3<sup>e</sup> patte locomotrice ; H : partie postérieure.

dont le dernier est terminé en crochet à extrémité fourchue. Il n'y a pas de soies.

Il n'y a ni maxillules, ni maxilles, ni pattes-mâchoires.

Le thorax est formé de quatre segments dont le premier est plus ou moins annexé à la tête : la limite entre ce segment et la tête est visible dorsalement. L'articulation principale du corps se fait entre les troisième et quatrième segments thoraciques (Fig. 6A).

Les trois premiers segments thoraciques portent chacun une paire d'appendices biramés et le quatrième une paire de soies longues, ébauche de la quatrième paire de pattes locomotrices (Fig. 6E, 6F, 6G, 6H).

Les pattes I à III possèdent une ornementation que résume le tableau suivant (épines frangées en chiffres romains, soies en chiffres arabes) :

		1 <sup>er</sup> article	2 <sup>e</sup> article	3 <sup>e</sup> article
P <sub>1</sub>	rame externe .....	0,0	I,0	IV,3
	rame interne .....	0,1	III,1	—
P <sub>2</sub>	rame externe .....	I,0	II,4	—
	rame interne .....	0,1	IV,1	—
P <sub>3</sub>	rame externe .....	II,3	—	—
	rame interne .....	IV,2	—	—

#### b) L'abdomen (Fig. 6H)

Il comprend deux segments ; il n'y a pas de furca. Le premier segment abdominal porte une paire de soies courtes ; il peut correspondre au futur segment génital de l'adulte. Le deuxième porte des soies de plusieurs types, se rapprochant de celles portées par les pattes locomotrices.

Aucun orifice n'a été vu sur l'animal.

#### c) Conclusions

Nos connaissances sur la structure des copépodites I et II des Copépodes parasites (Bresciani, 1961 ; Bocquet, Stock et Kleeton, 1963 ; Carton, 1968 ; Dudley, 1966) montrent que le copépodite I ne possède que deux paires de pattes thoraciques biramées. On peut donc penser qu'*Amphiurophilus amphiuræ* éclot directement au stade copépodite II. C'est le seul exemple connu d'une éclosion à un stade aussi tardif.

De plus, les caractères de régression sont déjà apparents : le nombre de segments abdominaux est faible, il n'y a pas de furca et, surtout, trois paires d'appendices n'apparaissent pas (maxillules, maxilles et pattes mâchoires), alors qu'ils sont représentés chez les copépodites II des Copépodes Ascidiocols (Dudley, 1966).

## 2. État 2 (Fig. 7A)

L'état qui fait suite au copépodite infestant est contenu dans les bourses génitales de l'hôte, tout en restant libre dans la cavité. Sa morphologie, très différente de celle du stade précédent, ne ressemble en rien à celle d'un Copépode.

L'animal se raccourcit (0,10 mm) et prend une forme triangulaire. La segmentation devient beaucoup moins nette ; des renflements ont remplacé, sur les métamères correspondants, les pattes natatoires ; antennes et antennules disparaissent : les seuls appendices que l'on retrouve sont les mandibules dont le troisième article est désormais constitué d'une griffe simple. La mandibule, en position antérolatérale, est dirigée vers l'avant. L'abdomen subit une régression importante.

**B. - La lignée femelle**

Parmi les échantillons que nous avons observés, nous avons rangé dans la lignée femelle ceux qui nous ont paru, par leur taille et par leur forme, devoir se développer en donnant des femelles. Tant que nous n'aurons pas obtenu toutes les figures d'exuviation, nous ne pourrions pas pleinement garantir la succession des états que nous allons présenter.

## 1. État 3 (Fig. 7B)

Le corps du copépodite ne s'est pas allongé : sa longueur est toujours de 0,10 mm, mais il s'est élargi. Le deuxième article abdominal a fusionné avec le premier et le quatrième segment thoracique s'est élargi. Le segment « génital » devient donc apparemment le dernier ; il ne porte aucune différenciation mais son extrémité est légèrement échancrée. La segmentation thoracique est plus effacée que dans l'état précédent. Les mandibules sont dirigées vers l'avant et un renflement apparaît entre leur base, sur la face antérieure du Copépode. Ces individus ne sont pas encore fixés dans les tissus de l'Ophiure.

## 2. État 4 (Fig. 7C)

A partir de cet état, les Copépodes sont ancrés dans l'hôte au niveau des plaques interradiales internes. Ce sont les mandibules qui assurent la fixation.

La taille du copépodite a augmenté et atteint 0,2 mm. La segmentation a entièrement disparu et des plis très nombreux apparaissent à la surface du corps. On distingue une partie élargie qui semble correspondre au céphalothorax du copépodite infestant

et une partie rétrécie, beaucoup plus accentuée que dans l'état 3, qui pourrait représenter ce qui reste de l'abdomen. Le céphalo-thorax débordé vers l'avant, rejetant ainsi les mandibules en position latéro-ventrale ; celles-ci agrippent très fortement les tissus de l'hôte et assurent une fixation très efficace.

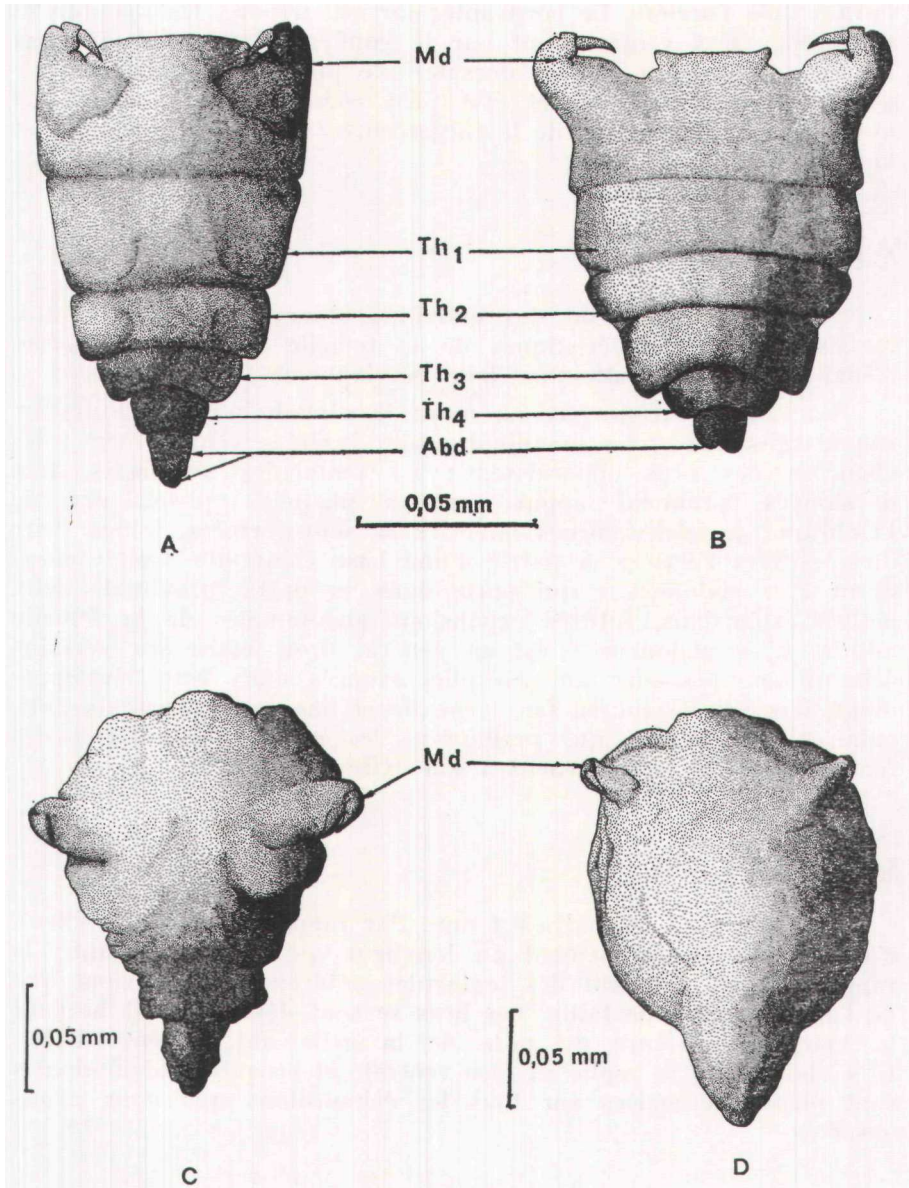


FIG. 7

*Amphiuropilus amphiurae* (Hérouard)  
 Les différents états du développement en vue ventrale.

A : état 2 (à sexe indifférencié) ; B : état 3 (lignée femelle) ; C : état 4 (lignée femelle) ; D : état 5 (lignée femelle).  
 Abd. : « abdomen » ; Md : mandibule ; Th<sub>1</sub> à Th<sub>4</sub> : premier à quatrième segments thoraciques.

### 3. État 5 (Fig. 7D)

La longueur totale atteint environ **0,25** mm. Le corps s'est encore élargi et prend la forme d'un petit tonnelet, plus large à l'avant qu'à l'arrière. Le bord antérieur est arrondi, les mandibules sont repoussées ventralement par le gonflement du céphalothorax (plus important sur la face dorsale). Le plissement de la cuticule s'est un peu atténué : cet état peut correspondre à un état 4 avancé, par accentuation de la turgescence. Aucune expansion n'est visible.

### 4. État 6 (Fig. 8A)

A partir de cet état, les individus observés possèdent toutes les expansions caractéristiques de la femelle adulte, sous forme d'ébauches, avant d'atteindre leur développement complet.

La taille n'excède pas 0,3 mm ; le céphalothorax a poursuivi son élargissement ; les mandibules sont insérées ventralement ; les ébauches des bras apparaissent ; les tentacules antérieurs, très développés, prennent appui sur les plaques squelettiques de l'Ophiure ; les deux cornes latérales se sont formées, toutes deux dirigées vers l'arrière, à partir d'une base commune : elles encadrent V « abdomen » qui porte dans sa partie proximale deux petites expansions, futures expansions abdominales de la femelle adulte. L' « abdomen » est en général droit mais, sur certains échantillons, peut-être un peu plus avancés dans leur développement, il se replie sur sa face ventrale et des épaisissements cuticulaires très minces qui préfigurent les pièces abdominales des femelles adultes se discernent à son extrémité.

### 5. État 7 (Fig. 8B)

La taille peut atteindre **0,4** mm. Par rapport à l'état précédent, c'est surtout l'accroissement en longueur qui est intéressant ; le rapprochement apparent des tentacules antérieurs ne provient que de l'augmentation de taille. Les bras se sont développés et bordent la marge postérieure du pore de la galle qui devient visible. L' « abdomen » se replie en face ventrale et les pièces abdominales sont bien différenciées sur tous les échantillons que nous avons observés.

### 6. État 8 (Fig. 4)

Ces individus ont tous l'aspect de la femelle adulte que nous avons décrite mais tous ne sont pas ovigères : il faut pour cela qu'un mâle soit fixé à la partie proximale de l' « abdomen » et que la maturité sexuelle soit effective.



La taille, à cet état du développement, varie entre 0,3 mm pour les plus petites, non ovigères, à 0,5 mm pour les plus petites femelles ovigères et 1,4 mm. La taille maximale dépend, non seulement du Copépode, mais aussi de la place dont il dispose dans son hôte.

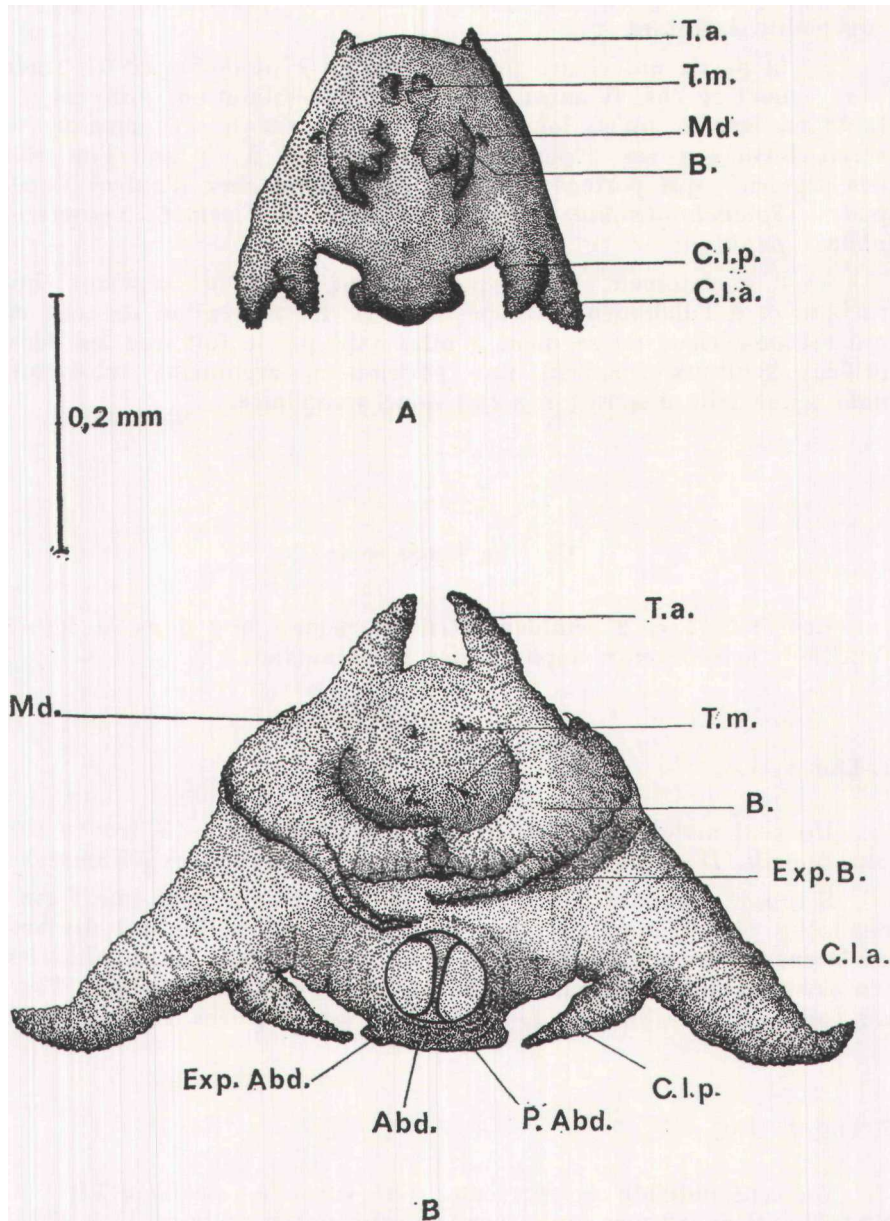


FIG. 8

*Amphiurophitus amphiuurae* (Hérourard).

Les différents états du développement, en vue ventrale (suite).

A : état 6 (lignée femelle) ; B : état 7 (lignée femelle).

Abd. : « abdomen » ; B. : bras ; C. l. a. : corne latérale antérieure ; C. l. p. : corne latérale postérieure ; Exp. Abd. : expansion « abdominale » ; Exp. B. : expansion du bras ; Md : mandibule ; P. Abd. : pièces abdominales ; T. a. : tentacules antérieurs ; T. p. : tentacules postérieurs.

Rappelons que cette femelle est remarquable par l'absence totale de la segmentation, la persistance d'un seul appendice, la mandibule et, surtout, par la formation d'expansions à cuticule très plissée et recouverte de papilles. La division apparente du corps en deux parties peut correspondre aux deux parties du corps du copépodite infestant :

— la partie antérieure proviendrait du céphalothorax du stade libre ; dans ce cas, il aurait subi une forte dilatation, plus importante en largeur qu'en longueur et la majorité des expansions se serait formée à ses dépens. Cela correspond à ce que l'on sait des segments qui portent de telles expansions chez d'autres Copépodes (*Splanchnotrophus dellachiajei*, *Nicothoe astaci*, *Notoptero-phorus papillo*) ;

— l' « abdomen » correspondrait au quatrième segment thoracique et à l'abdomen du copépodite II. La régression de tout ce qui est postérieur au segment génital explique le fait que les deux orifices génitaux occupent une position apparemment sub-terminale : une telle disposition serait donc secondaire.

### C. - La lignée mâle

Les états 1 et 2 semblent être les mêmes que dans la lignée femelle : la différence apparaît dès l'état suivant.

#### 1. État 3' (Fig. 9A)

Un seul mâle à cet état de son développement a été trouvé sur une femelle. D'autres ont été obtenus par infestation expérimentale.

Si on le compare à l'état 3 de la femelle, on note une forme beaucoup plus triangulaire. Les renflements des pattes ont disparu et, là encore, les seuls appendices qui subsistent sont les mandibules (en position antéro-latérale) mais, au lieu d'être dirigées vers l'axe du corps, comme chez la femelle, elles sont repliées ventralement.

#### 2. État 4' (Fig. 9B)

Un seul individu a été récolté, fixé sur une femelle à l'état 4. Sa taille est de 0,2 mm et il a perdu sa forme triangulaire. L' « abdomen » reste encore partiellement séparé du céphalothorax par un repli cuticulaire qui est cependant moins net que dans les états précédents. Les mandibules ont subi une augmentation de taille et ont perdu leur position tout à fait antérieure : le céphalothorax, par sa dilatation, déborde largement en avant et masque partiellement les mandibules en face dorsale.

## 3. État 5' (Fig. 9C)

L'individu correspondant à cet état a été trouvé sur une femelle adulte, dans la position d'un mâle adulte. Il ressemble beaucoup à l'état précédent mais la cuticule est plus plissée ; la

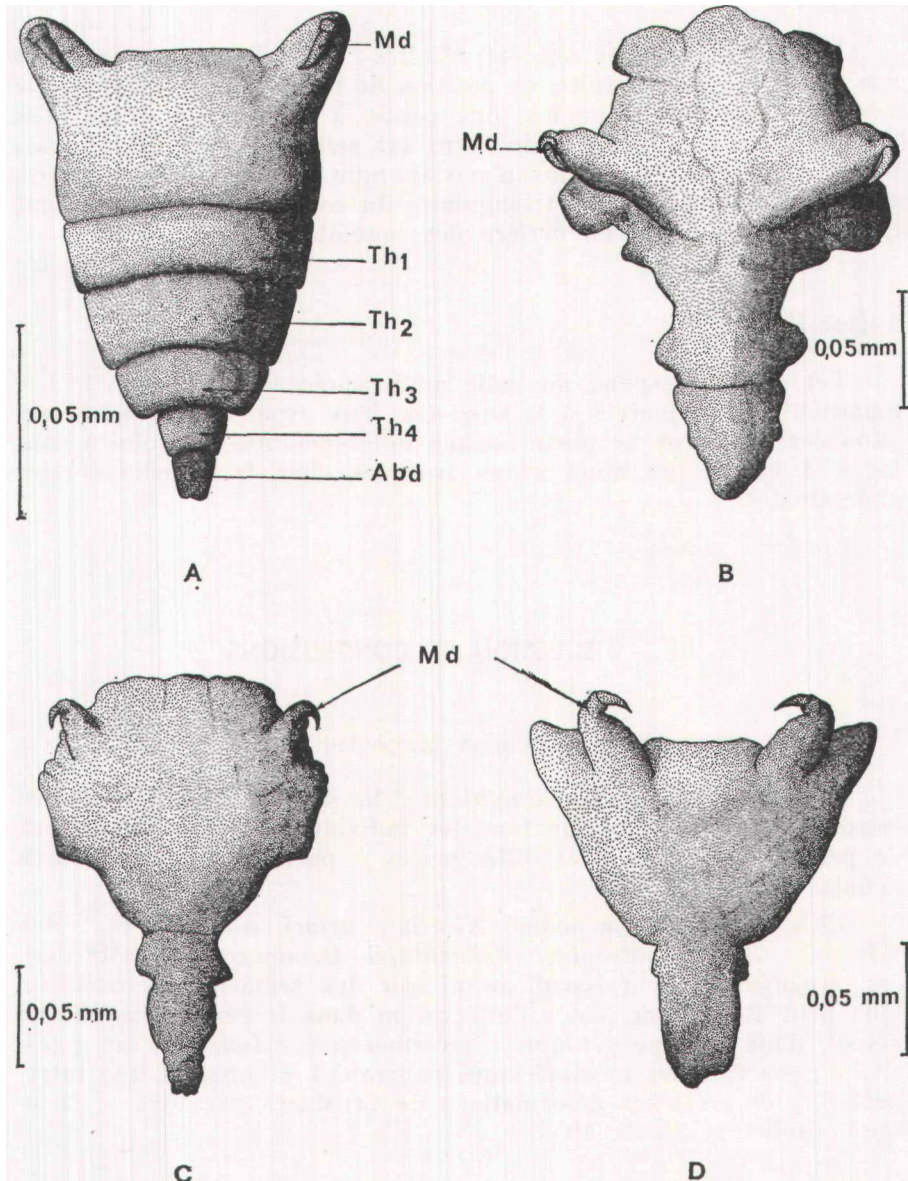


FIG. 9

*Amphiuropilus amphiurae* (Hérouard).

Les différents états du développement, en vue ventrale (suite et fin).

A : état 3' (lignée mâle) ; B : état 4' (lignée mâle) ; C : état 5' (lignée mâle) ;  
 D : état 6' (lignée mâle).  
 Abd. : « abdomen » ; Md : mandibule ; Th, à Th, : premier à quatrième segments thoraciques.

limite entre le céphalothorax et l'abdomen s'atténue encore ; il n'y a plus trace de segmentation. Les mandibules ont à peu près la même taille et le même écartement que dans l'état 4'. La taille de l'individu observé est également de 0,2 mm.

#### 4. État 6' (Fig. 9D)

Plusieurs individus ont été récoltés : tous étaient accrochés à des femelles à l'état adulte, en position de mâles adultes. Leur taille varie de 0,15 mm, pour les plus petits, à 0,3 mm pour les plus grands. La forme générale du corps est celle du mâle adulte mais les deux longues expansions n'existent que sous forme d'ébauches, accentuant ainsi la forme triangulaire du copépodite. Elles naissent dorsalement, un peu en arrière des mandibules.

#### 5. État T (Fig. 5)

Cet état correspond au mâle adulte précédemment décrit. Les mandibules sont placées à la base des deux expansions qui se sont allongées. Le corps ne porte aucune différenciation cuticulaire analogue à celles que nous avons trouvées chez la femelle (pièces abdominales).

### III. - DISCUSSION ET CONCLUSIONS

#### 1. Existence d'expansions en position morphologique constante

Chez *Amphiurophilus amphiurae*, la symétrie et la présence constante d'expansions sur tous les individus observés permettent de penser qu'elles se sont différenciées à partir de segments bien définis.

Chez d'autres Copépodes (*Nicothoe astaci* Audouin et Milne Edwards, *Splanchnotrophus dellachiajei* Delamare Deboutteville), ces expansions apparaissent au niveau des segments thoraciques. Cela peut s'expliquer par « l'intégration dans le génome spécifique actuel, d'un système génique « métamérique » favorable au parasite » ; ces facteurs métamériques pourraient « suggérer une interprétation de certaines déformations de Crustacés parasites ». (Bocquet, Guillet et Stock, 1958.)

#### 2. La notion d' « abdomen »

Comme l'a montré l'étude des stades juvéniles, l'abdomen du copépodite II, qui comportait deux segments, a régressé, d'une part, par diminution du dernier segment, d'autre part, par fusion.

Par ailleurs, l'articulation principale, chez le copépodite II, se fait entre les deux derniers segments thoraciques, puisque l'ébauche de la quatrième paire de pattes est située sur la partie rétrécie du corps de l'animal. Lorsque la segmentation s'estompe, la limite entre les différentes parties devient de plus en plus difficile à discerner et quand, chez la femelle, apparaissent les expansions que nous avons appelées « abdominales », il est possible qu'elles soient portées par le dernier segment thoracique du Copépode. Dans ce cas, la régression abdominale serait encore plus importante.

### 3. Correspondance entre les états et les stades du développement

Nous ne pouvons parler de stades, nous l'avons vu, tant que n'auront pas été observées toutes les figures d'exuviation : c'est pour cette raison que nous avons retenu le terme « état » qui ne correspond à rien de particulier dans le développement classique d'un Crustacé.

L'état 1 correspond au stade copépodite II, à l'éclosion. Nous avons observé un état 2 au moment où il sortait d'un état 1 : il s'agit donc d'un copépodite III. La femelle, à l'état 3, est probablement un copépodite IV : l'une d'elles portait sur ses mandibules un reste d'exuvie ; il s'agissait de la mandibule de l'état précédent (son article terminal, constitué d'une griffe simple, ne pouvait être celle d'un copépodite II) : une mue au moins, même partielle, sépare le copépodite III de cet état 3 femelle.

La mandibule peut nous apporter quelques éclaircissements : elle comporte trois articles chez tous les stades juvéniles et chez le mâle, alors qu'il n'y en a plus que deux, très fortement modifiés, chez la femelle adulte. Dans la lignée femelle, cette régression est déjà effective dès l'état 6. Par ailleurs, c'est à partir de ce même état que se différencient les pièces portées par l'extrémité de l'abdomen. On peut penser que si une segmentation (celle de la mandibule) peut s'estomper au cours d'un stade d'intermue, la formation de pièces sclérifiées (dont la taille correspond à peu près à celles de la femelle adulte) ne peut se faire que lors d'une exuviation : les état 6, 7 et 8 pourraient alors correspondre au stade copépodite VI.

Nous ne pouvons rien dire sur les états 4 et 5, sinon que l'on passe de l'un à l'autre par gonflement des tissus. Leur aspect est très différent de celui de l'état 3 : en particulier, la segmentation a disparu et, surtout, la cuticule très modifiée passe du type larvaire (copépodites II, III) au type adulte (états 6 et suivants). Il pourrait s'agir là du copépodite V.

Chez le mâle, le problème est encore plus délicat : la mandibule de l'adulte comporte le même nombre d'articles que celle des stades juvéniles ; seul l'allongement du segment distal peut nous guider. En effet, ce segment est plus développé chez les états 6' et 7' que chez les précédents. C'est peut-être un des caractères du copépodite VI qui prend la forme du mâle adulte. En comparant

avec les états de la lignée femelle, on peut penser aux correspondances suivantes entre états et stades :

Femelle									
Etats	1	2	3	4	5	6	7	8	
Stades	II	III	IV	V ?		VI ?			
Mâle	Phénomène observé								
		$\alpha$	$\beta$	$\gamma$		$\sigma$			
Etats	1	2	3'	4'	5'	6'	7'		
Stades	II	III	IV ?	V ?		VI ?			

Phénomènes observés	Femelle	Mâle
$\alpha$	Exuviation	Exuviation
$\beta$	Exuviation (partielle ?)	Perte d'un segment
$\gamma$	Apparition de la cuticule de type adulte	Apparition de la cuticule de type adulte
$\sigma$	Apparition des pièces abdominales Régression de la mandibule	Allongement du segment distal de la mandibule

Ces phénomènes ( $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$  et  $\sigma$ ) pourraient correspondre au passage d'un stade copépodite au stade suivant.

La différenciation sexuelle se ferait donc dès l'état 3 — 3', c'est-à-dire, au stade copépodite IV. C'est conforme à ce que l'on sait du développement des Copépodes.

Le regroupement des états 6, 7 et 8, d'une part, 6' et 7', d'autre part, dans un seul stade copépodite, le copépodite VI (mâle ou femelle), implique la possibilité d'une croissance de type continu.

#### 4. Type de croissance

La croissance des stades juvéniles ne pose aucun problème particulier : une mue sépare l'état 1 de l'état 2 et il semble bien qu'il en soit de même pour l'état 3. Nous ne savons pas comment se fait le passage à l'état 4 mais la cuticule est profondément modifiée et a la possibilité de s'étirer, permettant le gonflement du Copépode.

A partir de l'état 6 de la femelle, ou 6' du mâle, apparaissent des expansions qui se développent au cours des états suivants. En effet, alors que les mandibules et les pièces abdominales sclérifiées cessent pratiquement de croître (les différences observées peuvent être individuelles puisque nous n'avons pas suivi la croissance d'un individu mais comparé plusieurs femelles), le corps subit un gonfle-

ment général et les expansions s'allongent et se déroulent. Le plissement de la cuticule s'affirme et le nombre des papilles augmente : le gonflement ne permet pas d'expliquer le phénomène à lui seul : il faut faire intervenir une croissance continue.

Ce type de croissance, soupçonné par Bocquet, Guillet et Stock (1958), a été récemment mis en évidence chez un Crustacé Isopode, *Crinoniscus equitans* Pérez (Bocquet-Védrine et Bocquet, 1972).

##### 5. Comparaison avec d'autres Copépodes parasites des bourses génitales d'*Amphipholis squamata*

C'est en 1952 que Bocquet, lors d'une étude sur les Copépodes parasites d'Echinodermes de la région de Roscoff, a recherché *Amphiurophilus amphiuræ* (Hérouard). Au cours de la dissection d'Ophiures parasitées, il a trouvé un Copépode qui lui a rappelé l'aspect de *Parachordeumium tetraceros* Le Calvez 1938, décrit en Méditerranée. Malheureusement, la difficulté de l'extraction et la fragilité de la cuticule ne lui ont pas permis de confirmer cette observation. La description et les schémas donnés par Le Calvez n'auraient d'ailleurs pas permis d'établir une comparaison précise.

Nous avons retrouvé ce Copépode : à Roscoff, certaines femelles d'*Amphiurophilus* se distinguent très facilement de celles d'*Amphiurophilus amphiuræ* (Hérouard) (Fig. 10) : elles ont une forme beaucoup plus triangulaire, un avant non déprimé ; elles sont caractérisées par la grande importance de la corne latérale antérieure par rapport à la corne latérale postérieure, plus fine, plus ventrale, la présence d'expansions impaires (0, 1, 2 ou 3, le plus souvent 2) situées en avant des tentacules pairs ; on remarque surtout la présence constante d'une papule portée par la partie proximale de la corne latérale postérieure (Fig. 10A et 10C). Enfin, il n'est pas rare de trouver 2 ou 3 mâles accrochés à l'« abdomen » de la femelle.

Parmi les Copépodes récoltés au cours de l'année 1971, 22 p. 100 environ des individus appartenaient à ce type. Ils avaient le même biotope qu'*Amphiurophilus amphiuræ* et pouvaient se rencontrer dans la même Ophiure. Aucune différence n'a été observée entre les mâles et les formes juvéniles sont les mêmes dans les deux groupes. Cependant, aucun individu femelle récolté n'a présenté une morphologie intermédiaire entre *A. amphiuræ* (Hérouard) et cette forme. Pour C. Bocquet, il s'agit d'une espèce différente que nous proposons d'appeler *Amphiurophilus bocqueti*.

Chez l'*Amphiurophilus* qu'elle a décrit, C. Masson a signalé un nombre d'expansions supérieur à celui qui caractérise *A. amphiuræ* (Hérouard). Il possède des expansions impaires dont l'une est en avant de ce que nous avons appelé tentacules antérieurs et, surtout, une papille paire située entre la corne latérale postérieure et la mandibule. Cette papille n'a été observée sur aucun des Copépodes récoltés à Roscoff et C. Masson ne pense d'ailleurs pas qu'il s'agisse d'*A. amphiuræ*. Le schéma qu'elle nous a autorisée à reproduire illustre ce point de vue (Fig. 11). Tous les individus récoltés présentent le même aspect.

Les échantillons que A. Humes nous a fait parvenir ont été récoltés par Gordon Hendler à Ram Island, sur la côte Nord de Long Island Sound, Connecticut. Leur morphologie a été étudiée après coloration au noir chlorazol.

Les mâles et les copépodites II et III, extraits des bourses génitales de l'Ophiure, ont le même aspect que ceux d'*Amphiurophilus amphiurae*. La femelle porte un ou plusieurs mâles. Sa morphologie est un peu différente de celle des deux espèces de Roscoff (Fig. 12). Tous les individus observés sont caractérisés par la présence en position morphologique constante, d'une papille paire, située entre la base de la corne latérale postérieure et la mandibule

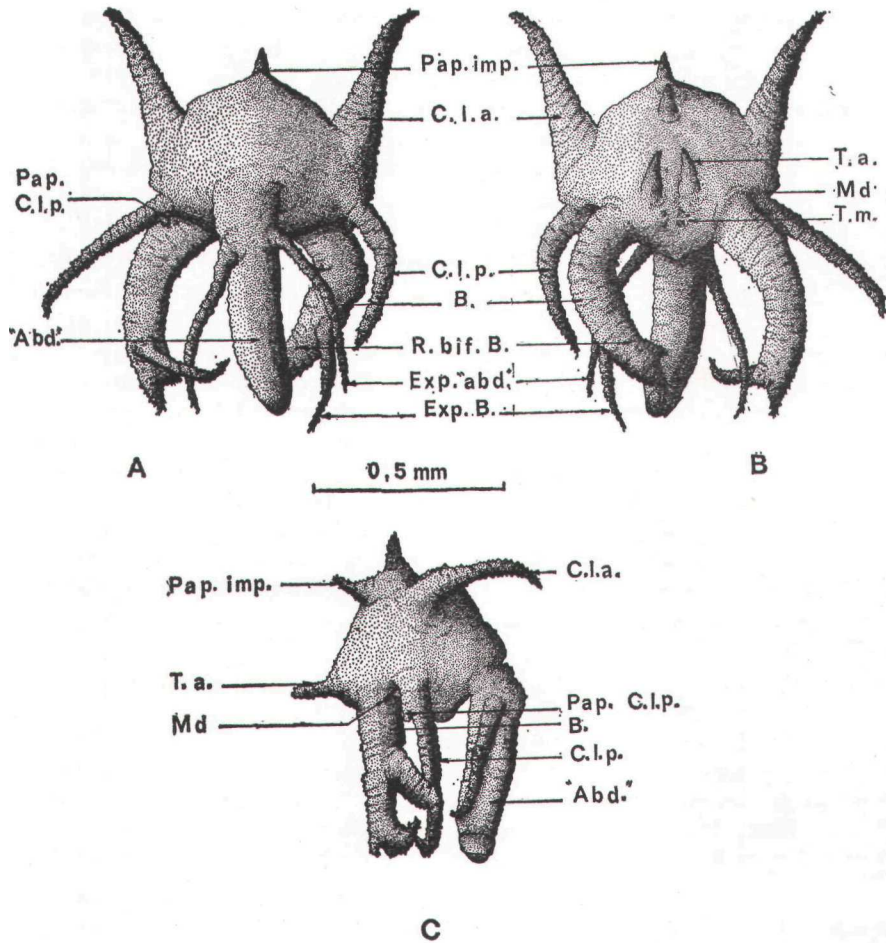


FIG. 10

*Amphiurophilus amphiurae* femelle de la forme non typique (les sacs ovigères ont été enlevés).

A : face dorsale ; B : face ventrale ; C : vue latérale.

Abd. : « abdomen » ; B. : bras ; C. l. a. : corne latérale antérieure ; C. l. p. : corne latérale postérieure ; Exp. « abd » : expansion « abdominale » ; Exp. B. : expansion du bras ; Md : mandibule ; Pap. C. l. p. : papule de la corne latérale postérieure ; Pap. imp. : papille impaire ; R. bif. B. : rameau bifide du bras ; T. a. : tentacules antérieurs ; T. m. : tentacules médians.



et par l'existence de trois papilles impaires ventrales dont la plus postérieure est située en arrière de la deuxième paire de tentacules médians et est encadrée de deux papules.

La grande majorité (environ 80 p. 100) des femelles examinées ont un avant déprimé mais les autres ont une forme plus triangulaire et présentent ventralement, à l'avant, une ou deux papilles impaires, évoquant l'aspect général d'*Amphiurophilus bocqueti*.

*L'Amphiurophilus* de Masson diffère des deux formes américaines, *A. humesi*, n. sp., à avant déprimé (Fig. 12a) et *A. hendleri* n. sp., présentant des papilles impaires dirigées vers l'avant (Fig. 12B), par le nombre et la position des papilles impaires ventrales.

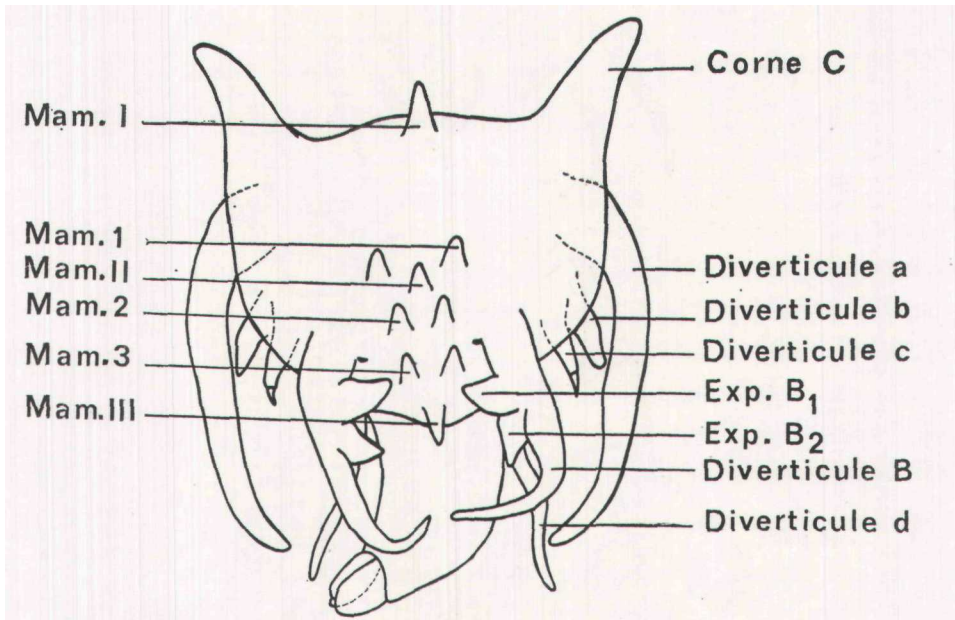


FIG. 11

*Amphiurophilus* décrit par C. Masson.  
Schéma en vue orale (femelle). D'après C. Masson.

## 6. Comparaison avec les Copépodes parasites des bourses génitales d'autres espèces d'Ophiures

En 1918, Mortensen et Stephensen ont trouvé dans l'Océan Pacifique, par 600 mètres de fond, une nouvelle espèce d'Ophiure, *Astrocharis gracilis*. L'individu récolté portait, à la base d'un bras, une galle qui contenait un Copépode parasite. Le mâle se rapproche de celui de *Chordeuma obesum* Jungersen (1912, 1914). La morphologie de la femelle rend nécessaire une coupure générique : Stephensen nomme ce Copépode *Arthrochordeumium appendiculosum*. Il décrit en 1933 une deuxième espèce d'*Arthrochordeumium*, *A. asteromorphae* chez l'Ophiure *Asteromorpha koehleri* et *Ophioica ophiacanthae*, parasite de la bourse génitale de *Ophiacantha severa* Koehler. Un peu plus tard (1935), la description d'*Ophioica appendiculata*, trouvée dans l'Ophiure *Ophiomitrella clavigera* (Ljungman), lui permet de compléter l'étude de ce genre de Copépodes.

Enfin, Pyefinch (1940) décrit *Ophioica asymmetrica* parasite de *Ophiacantha imago* (Lyman).

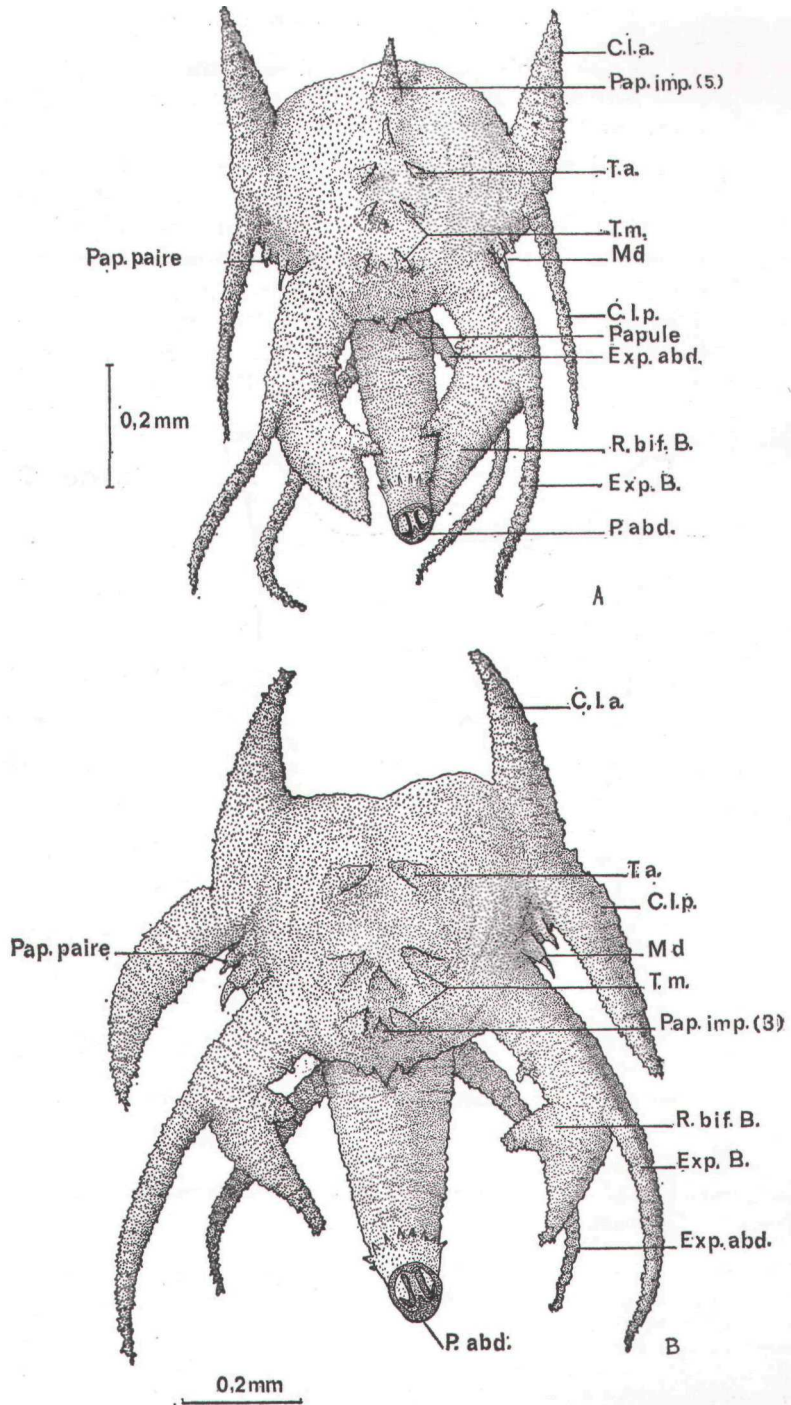


FIG. 12

A : *Amphiurophilus hendleri* n.sp., femelle en vue ventrale ; B : *Amphiurophilus humesi* n.sp., femelle en vue ventrale.  
 B : bras ; C. l. a. : corne latérale antérieure ; C. l. p. : corne latérale postérieure ;  
 Exp. B. : expansion du bras ; Exp. abd. : expansion abdominale ; Md : mandibule ;  
 P. abd. : pièces abdominales ; R. bif. B. : rameau bifide du bras ; Pap. imp. : papille impaire ; T. a. : tentacule antérieur ; T. m. : tentacule médian.

D'après Stephensen (1933), la femelle d'*Arthrochordeumium* possède un corps à segmentation plus ou moins distincte, portant une paire de petites expansions et deux appendices (la première paire d'antennes à un article, bipartites au sommet et la deuxième paire d'antennes — ou la mandibule —, à trois articles).

Il rapproche *Ophioica* de *Philichtys amphinrae* en précisant que, chez *Ophioica*, le corps de la femelle est plus ou moins asymétrique, possède des appendices allongés, plusieurs orifices génitaux et plus de deux sacs ovigères.

En 1935, il précise que *Philichtys amphiuræ* ne peut appartenir au genre *Philichtys* Steenstrup et, tenant compte de l'interprétation qu'Hérouard donnait de la morphologie de *Philichtys amphiuræ*, conclut que "The agreement between *Ophioica appendiculata* and *Philichtys amphiuræ* is rather close: both of them have a big, non-segmented body with a much narrow abdomen, antenna I bud-like, antenna II more or less bifurcated, and paired serpentine lateral appendices with sausage-shaped bodies".

Pyefinch (1940) se range à l'avis de Stephensen : pour lui, *Philichtys amphiuræ* appartient peut-être au genre *Ophioica*. C'est dire que pour ces deux auteurs, les deux genres de Copépodes présentent des analogies manifestes. Le nombre d'orifices génitaux et celui des sacs ovigères pourraient indiquer une différence mais l'étude des exemplaires d'*Ophioica* n'a pas été approfondie. Nous ajouterons que, dans les deux cas, les orifices génitaux occupent une position apparemment sub-terminale. La différence essentielle que nous retiendrons est le stade auquel se fait l'éclosion : chez *Ophioica*, c'est un nauplius qui sort de l'œuf (Stephensen, 1935) ; nous n'avons rien trouvé de tel chez *Amphiurophilus amphiuræ* (Hérouard).

Une étude beaucoup plus poussée de ces genres (*Arthrochordeumium* et surtout *Ophioica*) est à envisager, si l'on veut pouvoir comparer plus précisément les espèces décrites. C'est dans ce but que nous essaierons ici de donner les caractères d'*Amphiurophilus* et des différentes espèces étudiées dans ce travail.

## 7. Caractères d'*Amphiurophilus*

### a) Caractères génériques

+ Copépodes parasites de la cavité incubatrice d'Ophiures vivipares et présentant des caractères de régression parasitaire très prononcés :

- = disparition complète de la segmentation ;
- = disparition des appendices de la vie de relation ;
- = persistance d'une seule paire d'appendices, la mandibule, différenciée en crochet ;
- = apparition d'expansions de forme et de position constantes, non articulées, sans ornementation ;
- = corps symétrique, plus ou moins déformé par la position dans l'hôte ;
- = régression de l'abdomen ;
- = présence d'une cuticule souple, plissée, permettant de supposer l'existence d'une croissance de type continu ;
- = tube digestif non visible.

+ Femelle hypertrophiée, portant un grand nombre d'expansions, d'importance variable, dont les plus grandes contiennent des cordons ovigères ; deux orifices de ponte situés en position subterminale, du fait de la régression de l'abdomen ; mandibules à deux articles dont le dernier est terminé en crochet.

+ Mâle nain, très déformé, vivant en permanence sur la femelle et portant une seule paire d'expansions ; mandibules à trois articles, dont le dernier est terminé en crochet.

+ Développement caractérisé par :  
= l'éclosion au stade copépodite II, auquel trois paires d'appendices buccaux font défaut ;

= l'existence d'une véritable métamorphose marquée par la transformation de la forme du corps, la régression de la segmentation, la perte des appendices de la vie de relation ;

= la brièveté de la vie libre ;

= la fixation dans l'hôte assurée par les mandibules.

**b) Caractères spécifiques de la femelle adulte d'*Amphiurophilus amphiuræ* (Hérouard)**

= avant déprimé ;

= présence de huit paires d'expansions (deux cornes latérales, à base commune, quatre paires de tentacules dont la dernière peu visible, une paire de bras, une paire d'expansions « abdominales ») ;

= existence d'une seule papille impaire ventrale, flanquée de deux papules latérales ;

= présence d'un seul mâle en général.

**c) Caractères spécifiques de la femelle adulte d'*Amphiurophilus bocqueti* n. sp.**

= avant non déprimé ;

= présence de sept paires d'expansions (deux paires de cornes latérales dont l'antérieure plus importante et la postérieure portant une papule à sa base, trois paires de tentacules, une paire de bras, une paire d'expansions « abdominales ») ;

= expansions impaires en nombre souvent plus important : 0, 1, 2 ou 3 (le plus souvent 2) papilles impaires à l'avant, une papille ventrale ;

= possibilité de porter deux ou plusieurs mâles.

**d) Caractères spécifiques de la femelle adulte de *Amphiurophilus humesi* n. sp.**

= avant déprimé ;

= présence de huit paires d'expansions (deux cornes latérales, une papille latérale, trois paires de tentacules, une paire de bras, une paire d'expansions « abdominales ») ;

= existence de trois papilles impaires ventrales ;

ss présence d'un seul mâle en général.

**e) Caractères spécifiques de la femelle adulte de *Amphiurophilus hendleri* n. sp.**

= avant non déprimé ;

= présence de huit paires d'expansions (deux paires de cornes latérales dont la deuxième plus grêle que la première, une paire de papilles latérales, trois paires de tentacules, une paire de bras, une paire d'expansions « abdominales ») ;

= existence de quatre ou cinq papilles impaires ventrales ;

= présence de plusieurs mâles en général.

Cette étude morphologique des adultes et des stades juvéniles d'*Amphiurophilus amphiuræ* (Hérouard, 1906) permet de rapporter au genre *Amphiurophilus* d'autres Copépodes parasites des bourses génitales d'*Amphipholis squamata* Delia Chiaje.

La régression parasitaire, aussi accentuée chez le mâle que chez la femelle, la condensation très marquée du cycle de développement, affirment la singularité d'*Amphiurophilus* parmi les Copépodes parasites les plus déformés.

### Summary

*Amphiurophilus amphiurae* (Hérouard) lives in genital cavity of the viviparous Ophiurid *Amphipholis squamata* Della Chiaje. The morphology of the adult and juvenile stages has been studied from Roscoff shore, where many Copepods were found.

The dwarfish male catches in the "abdomen" of the female. Both are very well adapted to the parasitism: they have no eye, no mouth, and segmentation and even appendages (except mandibles) disappear. The cuticle allows a continuous growth. Genital glands are hypertrophied, and involve the swelling of the animal.

The development is quite original: the Copepod hatches in copepodit II stage, in which three appendages are not present. Copepodit III is characterized by the loss of appendages other than mandibles. It is difficult to recognize the other stages copepodites, no characters allowing it with certitude.

Other Copepods, parasites in genital cavity of *Amphipholis squamata*, are described. Female's morphology allows to define three new species: *Amphiurophilus bocqueti*, from Roscoff, *A. humesi* and *A. hendleri* from the East coast of U.S.A.

Je tiens à rendre hommage à Georges Teissier pour m'avoir donné la possibilité d'effectuer ce travail et surtout à Charles Bocquet qui a bien voulu le conseiller, le diriger et faire une lecture critique du manuscrit. Que soient remerciés ceux qui m'ont aidée à le réaliser, en particulier Y. Carton, P. Cals, J. Bergerard, P. Binet et A. Humes.

### INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BOCQUET, C., 1952. — Copépodes semi-parasites et parasites des Echinodermes de la région de Roscoff. Description de *Lichomolgus asterinae* n. sp. *Bull. Soc. zool. France*, 77, pp. 495-504.
- BOCQUET C., 1957. — Sensibilité métamérique à certaines actions géniques chez les Crustacés. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 244, pp. 1966-1968.
- BOCQUET, C, GUILLET, J. et STOCK, J.H., 1958. — Sur le développement des expansions aliformes du Copéode *Nicothoe astaci* Audouin et Milne Edwards. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 246 (5), pp. 836-839.
- BOCQUET, C, STOCK, J.H. et KLEETON, G., 1963. — Copépodes parasites d'Invertébrés des Côtes de la Manche. XI. Sur le développement de *Trochicola entericus* Dollfus, 1914, Copéode cyclopoïde parasite de Trochidae. *Arch. Zool. exp. gén.*, 102, (N. et R. 2), pp. 49-68.
- BOCQUET-VEDRINE, J. et BOCQUET, C., 1972. — Réalisation de la forme définitive chez *Crinoniscus equitans* Pérez au cours de l'étape femelle du cycle de cet Isopode Cryptoniscien. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 275, sér. D, pp. 2009-
- BRESCIANI, J. et LUTZEN, J., 1960. — *Gonophgsema gullmarensis* (Copepoda parasitica). An anatomical and biological study of an endoparasite living in the Ascidian *Asciidiella aspersa*. I. Anatomy. *Cah. Biol. Mar.*, 1, pp. 157-184.
- BRESCIANI, J. et LUTZEN, J., 1961. — *Gonophgsema gullmarensis* (Copepoda parasitica). An anatomical and biological study of an endoparasite living in the Ascidian *Asciidiella aspersa*. II. Biology and development. *Cah. Biol. Mar.*, 2, pp. 347-371, 3 pl.
- CALS, P., DELAMARE DEBOUTTEVILLE, C. et RENAUD-MORNANT, J., 1968. — Nature et adaptation à un mode de vie interstitiel des structures cuticulaires chez *Derocheilocharis remanei* Delamare Deboutteville et Chappuis (Crustacea, Mystacocaride). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 266, pp. 126-129.
- CANU, E., 1892. — Les Copépodes du Boulonnais : Morphologie, embryologie, taxonomie. *Th. Sciences, Paris-Lille*, imp. L. Danel.
- CARAYON, J., 1969. — Emploi du noir chlorazol en anatomie microscopique des Insectes. *Ann. Soc. Ent. France* (N.S.), 5 (1), pp. 179-193.

- CARTON, Y., 1968. — Développement de *Cancerilla tubulata* Dalyell parasite de l'Ophiure *Amphipholis squamata* Della Chiaje. *Crustaceana*, Suppl. I. Copepoda, pp. 11-28.
- DELAMARE DEBOUTTEVILLE, c. 1962. — Prodrome d'une faune d'Europe des Copépodes parasites de Poissons. Les Copépodes Philichthyidae (Confrontation des données actuelles). *Bull. Inst. Océanogr. Monaco*, 59 (1249), pp. 3-44.
- DUDLEY, P., 1966. — Development and Systematic« of some Pacific Marine Symbiotic Copepods (A study of the biology of the Notodelphyidae associates of Ascidians). Univ. Washington Press, Seattle and London.
- FEWKES, W., 1887a. — On the development of the calcareous plates of *Amphiura*. *Bull. Mus. comp. Zool. Harv.*, XIII (4), pp. 107-150.
- FEWKES, W., 1887b. — A Troublesome Parasite of Brittle Starfish (*Amphiura squamata*). *Nature*, XXXVII, n° 951, pp. 274-275.
- FEWKES, W., 1888. — On a new parasite of *Amphiura*. *Proc. Boston Soc. nat. Hist.*, XXIV, pp. 31-33.
- FRIEND, G.F., 1941. — The life-history and ecology of the Salmon Gill-maggot *Salmincola salmonea* (L.) (Copepod, Crustacean). *Trans. roy. Soc. Edinburgh*, 60, II, 15, pp. 503-541.
- GOUDEY-PERRIÈRE, F., 1975. — Développement de *Amphiurophiius amphiurae* (Hérouard), Crustacé Copéptide, parasite des bourses génitales de l'Ophiure *Amphipholis squamata* Della Chiaje, Echinoderme. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 280, 8, série D, pp. 857-860.
- GRABDA, J., 1963. — Life cycle and morphogenesis of *Lernaea cyprinacea* L. *Acta parasitol. Polonica*, XI (14), pp. 169-198.
- HANSEN, H.J., 1897. — The Choniostomatidae, a family of Copepoda, parasites on Crustacea Malacostraca. Copenhagen, Andr. Fred. Host et Son., Publ.
- HÉROUARD, E., 1906. — Sur un nouveau Copéptide parasite d'*Amphiura squamata*. *C.B. Acad. Sc. Paris*, CXLII, pp. 1287-1289.
- JUNGERSEN, H.F., 1912. — *Chordeuma obesum*, a new parasitic copepod endoparasitic in *Asteronyx loveni*. *Bep. Brit. Ass.*, LXXXII, Dundee, pp. 505-506.
- JUNGERSEN, H.F., 1914. — *Chordeuma obesum*, a new parasitic copepod endoparasitic in *Asteronyx loveni*. *Mindeskript for Japetus Streenstrup*, 16, pp. 1-8.
- KAESTNER, A., 1972. — Invertebrate Zoology. Vol. III - Copepoda. Intersciences Publishers, pp. 147-184.
- LE CALVEZ, J., 1938. — *Parachordeumium tetracerus* n.g., n.sp., Copéptide gallicole parasite d'une Ophiure de Villefranche-sur-Mer. 71\* Congr. Soc. Sav., pp. 259-263.
- MALACQUIN, A., 1901. — Le parasitisme évolutif des Monstrillidés. *Arch. Zool. exp. gén.*, 3<sup>e</sup> série, IX, pp. 81-232.
- MASSON, C., 1964. — Etude morphologique et histologique de *Amphiurophiius* n. g., Copéptide parasite interne de *Amphiura squamata*. D.E.S. non publié, Univ. Nancy, 7 mars 1964.
- MASSON, C., 1966. — Description morphologique de la femelle de *Amphiurophiius*, Copéptide parasite interne de *Amphipholis squamata* Chiajé. *Proc. First Intern. Congr. Parasitol.*, II, pp. 1078-1079.
- MONOD, T. et CALS, P., 1970. — Sur une espèce nouvelle de Crevette cavernicole : *Typhlata galapagensis* (Decapoda Natantia, Atyidae). *Mission Zool. Belge Îles Galapagos et Ecuador* (N. et J. Leleup), 1964-1965, II, pp. 57-103.
- MORTENSEN, T. et STEPHENSEN, K., 1918. — On a gall-producing parasitic Copepod, infesting an Ophiurid. *Vidensk. Medd. dansk Naturh. Foren.*, Kbh. 69, pp. 263-275.
- PYEFINCH, K.A., 1940. — The anatomy of *Ophioica asymmetrica* n. sp., a Copepod endoparasitic in an Ophiurid. *Journ. Zinn. Soc. London (Zool.)*, XLI, pp. 1-19.
- RICHIARDI, S., 1876. — Sopra lo *Sphaerifer cornutus* Richiardi, *Sphaerosoma corvinae* Levdig ed una nuova specie del genere *Philichthys* Steentrup, *Philichthys sciaenae* Richiardi. *Atti Soc. Tosc. Sc. Nat.*, 2, III, pp. 99-111, 1 pl.
- STEPHENSEN, K., 1933. — Some new Copepods, parasites of Ophiurids and Echinids. *Vidensk. Kab. Meddel. et Dansk Naturh. Foren.*, 93, pp. 197-213.
- STEPHENSEN, K., 1935. — Two Crustaceans (a Cirriped and a Copepod) endoparasitic in Ophiurids. *Dan. Ingolf-Exped.*, III, C, 12, pp. 1-18, 10 fig.
- VOGT, C., 1877. — Recherches côtières : I. De la famille des Philichthydes et en particulier du Léposphile des Labres (*Leposphilus labrei* Hesse), *Mem. Inst. Genève*, III, 41 pp., 2 pl.