

**COPÉPODES NOTODELPHYIDAE PARASITES
DE DIDEMNIDAE (ASCIDIES APLOUSOBRANCHES)
DANS LE GOLFE D'EILAT (MER ROUGE) (1)**

par

Françoise LAFARGUE * et Lucien LAUBIER **

* Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer

** Centre Océanologique de Bretagne, BP 337, 29273 Brest Cédex

Manuscrit reçu le 12 janvier 1977

RÉSUMÉ

— Deux séjours effectués au laboratoire d'Eilat (Mer Rouge) ont permis de récolter une importante collection d'Ascidies de la famille des Didemnidae. L'examen des Copépodes parasites trouvés dans ces colonies conduit à décrire trois genres nouveaux et cinq espèces de Notodelphyidae appartenant tous au groupe polyphylétique des Ophioséidimorphes : *Achelidelphys* gen. n., *Cephalodelphys* gen. n. et *Syndelphys* gen. n. Ces trois genres sont remarquables par les régressions morphologiques au niveau des appendices : l'antennule est le seul appendice présent chez deux d'entre eux ; elle fait défaut chez le troisième. L'antenne et les pièces buccales ont disparu chez les trois genres. La spécificité parasitaire est assez stricte. Une comparaison des tendances évolutives chez les Didemnidae et chez leurs parasites ophioséidimorphes permet d'avancer une hypothèse phylogénétique d'ensemble. —

SUMMARY

— Two stays in Eilat laboratory (Red Sea) enable to gather a large collection of the family Didemnidae. The examination of the parasitic copepods Notodelphyidae found in these colonies leads to describe three genera and five species

(1) Contribution n° 486 du Département Scientifique du Centre Océanologique de Bretagne.

of Notodelphyidae new to science, all of them belonging to the polyphyletic group ophioseidimorph : *Achelidelphys* gen. n., *Cephalodelphys* gen. n. and *Syndelphys* gen. n. These three genera are remarkable by the morphological reductions of the appendages : the antennule is the single appendage existing in two of them; it lacks in the third genera. The antenna and the mouthparts have disappeared in three genera. The parasitic specificity is rather strict. A comparison of the evolutionary trends in both Didemnidae and their ophioseidimorph parasites enables to present a comprehensive phylogenetic hypothesis. —

INTRODUCTION

Les Copépodes Notodelphyidae parasites d'Ascidies en Mer Rouge ont fait l'objet d'un travail récent de STOCK (1967). Les Ascidies appartenant au genre *Didemnum* (Aplousobranches, Didemnidae) ne semblent cependant pas avoir fourni à cet auteur de Copépodes parasites de la famille des Notodelphyidae. Au cours de deux séjours au laboratoire de biologie marine H. Steinitz d'Eilat, l'un d'entre nous (Françoise LAFARGUE) a pu réunir une importante collection de Copépodes Notodelphyidae parasites d'une dizaine d'espèces du genre *Didemnum*. A côté d'un petit nombre de Copépodes parasites déjà connus en Méditerranée occidentale par exemple, cette collection renferme cinq espèces inédites de Notodelphyidae ophioséidimorphes profondément modifiées par la vie parasitaire, et dont les particularités morphologiques justifient la création de trois genres nouveaux. Les récents progrès dans nos connaissances sur le groupe polyphylétique des Ophioséidimorphes (BOCQUET et STOCK, 1961; ILLG et DUDLEY, 1961; LAFARGUE et LAUBIER, 1968 a et b, 1977; LAUBIER et LAFARGUE, 1974) ont permis de mettre en évidence des régressions morphologiques pouvant aller jusqu'à disparition des appendices buccaux, voire même altération profonde de l'antenne dont seule subsiste la griffe terminale caractéristique des Notodelphyidae, à l'extrémité d'un lobe cirriforme inarticulé et dépourvu de toute sclérisation (*Brementia illgi* Laubier et Lafargue, 1974). Les Copépodes découverts en Mer Rouge présentent des régressions morphologiques encore plus poussées : en particulier, aucun d'entre eux ne possède de véritables appendices, tant au niveau du métasome que du céphalosome. L'antenne articulée pourvue d'une griffe ter-

COPÉPODES NOTODELPHYIDAE

minale, une des caractéristiques morphologiques les plus stables chez les Notodelphyidae, fait totalement défaut chez les formes découvertes en Mer Rouge. L'absence presque totale de données sur l'ontogenèse de ces Copépodes ne permet malheureusement pas de clarifier la phylogénie du groupe des Ophioséidimorphes, phylogénie qui apparaît aujourd'hui encore plus complexe et confuse. La description des formes nouvelles découvertes en Mer Rouge, qui fait l'objet du présent travail, contribuera peut-être à susciter des études ultérieures sur le développement des Ophioséidimorphes.

I. ACHELIDELPHYS GEN. N.

Diagnose : femelle. Le corps est sacciforme, non segmenté, porteur d'expansions latérales uni ou bilobées. La cuticule dépourvue de toute sclérification porte une ornementation de fines épines. Le céphalosome porte un rostre plus ou moins développé, dirigé vers l'avant, et une paire d'expansions inarticulées correspondant aux antennules. Les antennes sont absentes ou réduites à une paire de lobes hémisphériques inermes. Il n'existe pas d'appendices buccaux. Un labre hémisphérique ou allongé postérieurement est inséré juste en avant de la bouche réduite à une mince fente transverse difficile à observer. Il n'y a pas de labium.

Le métasome porte quatre paires d'expansions latérales inarticulées. Les trois premières paires sont bilobées, la dernière est unilobée. Sur la ligne médio-ventrale, il peut exister une ou deux papilles insérées au niveau des premières expansions. Ces papilles font totalement défaut chez une espèce. Les ovaires visibles par transparence forment une boucle qui remonte au niveau de la première paire d'expansions. Il n'y a aucune sclérification cuticulaire. Le tube digestif est bien développé, coloré en noir, rose ou orangé, selon les espèces et la pigmentation des Ascidies hôtes.

L'urosome est très réduit. On ne reconnaît pas la sclérification en arc de cercle munie de deux crochets latéraux présente chez les autres Ophioséidimorphes. Les bras furcaux sont réduits à deux courts moignons rejetés dorsalement.

Le mâle est inconnu.

Espèce-type : *Achelidelphys steinitzi* (1) sp.n.; hôte : *Didemnum candidum* Savigny, 1816, forme typique.

A. *Achelidelphys steinitzi* sp. n. (Fig. 1, A-C et 2, A; Pl. I, a).

Une série de quatre femelles incubatrices a été recueillie à partir de l'examen de deux cents colonies de *Didemnum candidum*, forme typique de couleur blanche, récoltées en plongée dans la région d'Eilat (sud du laboratoire, Taba) de 1 à 5 m de profondeur, sur les faces inférieures de rameaux morts de *Millepora tenera*. Les parasites sont repérables à l'extérieur par un léger renflement de la colonie; fixés dans la couche basale de l'Ascidie par leurs expansions thoraciques, ils sont difficiles à extraire.

Une femelle de 2,5 mm de longueur (de la pointe du rostre à l'extrémité des bras furcaux) a été désignée comme holotype et déposée dans les collections du Musée Zoologique d'Amsterdam, n° CO. 102.628.

Description :

La longueur du corps varie de 1,4 à 2,5 mm pour une largeur, expansions non comprises, de 0,75 à 1,2 mm. Le corps est blanchâtre, les œufs colorés en rouge orangé et le tube digestif est incolore, à l'exception de l'inclusion contenue dans l'intestin postérieur, fortement pigmentée en rouge orangé.

Le corps est trapu, de forme régulière; la partie dorsale montre une série de quatre renflements, le premier étant le plus accusé, séparés par des lignes segmentaires incomplètes. Selon les individus, les expansions latérales sont plus ou moins développées, et l'aspect général est assez variable. Ces variations semblent liées à l'état de contraction des parasites, dépendant des conditions de conservation de l'hôte. L'ensemble du corps et des expansions est revêtu de fines épines atteignant une longueur de 22 à 28 μ . Il n'y a pas de véritables soies.

(1) L'espèce est dédiée au Professeur STEINITZ, dont le décès est survenu au cours de notre premier séjour au laboratoire d'Eilat. *Achelidelphys*, de $\chi\eta\lambda\eta$, pince et $\delta\epsilon\lambda\phi\upsilon\varsigma$: utérus, sac incubateur, le préfixe a rappelant l'absence de pièces buccales.

COPÉPODES NOTODELPHYIDAE

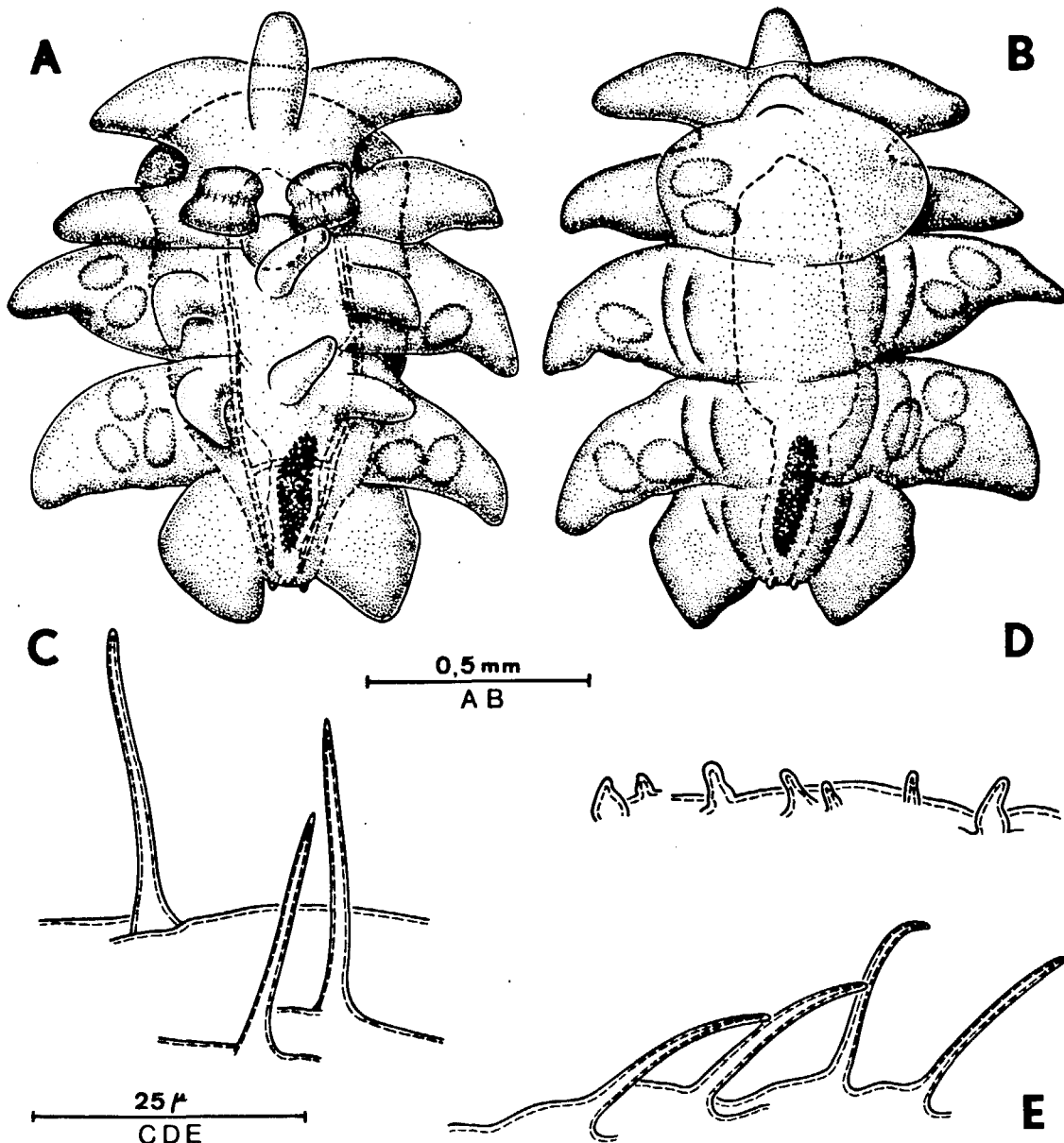


FIG. 1. — *Achelidelphys steinitzi* gen. sp. n. A et B, femelle incubatrice (holotype) en vue ventrale et dorsale; détail de l'ornementation cuticulaire : C, *A. steinitzi*, D, *A. ampla* sp. n., E, *A. nigra* sp. n.

Les limites du céphalosome sont difficiles à identifier. D'après la position relative du labre et de la première paire d'expansions latérales bilobées, ces dernières pourraient appartenir au céphalosome. Cependant, par analogie avec d'autres Ophioséidimorphes, il est plus logique de considérer cette première paire d'expansions comme faisant partie du métasome. L'examen d'un jeune individu d'un autre genre nouveau décrit dans ce travail confirme cette hypothèse. Le rostre, dirigé vers l'avant et inséré en position ventrale, est accompagné de deux expansions latérales inarticulées

correspondant aux antennules. La bouche n'a pas été observée de façon certaine; par comparaison avec les autres espèces, elle doit s'ouvrir à la limite postérieure de l'insertion du labre.

Le métasome est constitué de quatre segments distincts. Les trois premiers portent chacun une paire d'expansions latérales bilobées, accompagnées, pour les seconde et troisième paires, d'une papille médio-ventrale insérée au même niveau. Le dernier segment, plus étroit, porte deux expansions latérales unilobées plus ou moins développées selon les individus.

L'urosome est fusionné avec le dernier segment du métasome. On reconnaît seulement de façon certaine deux très courts bras furcaux situés en position dorsale, entre lesquels débouche l'anus. Chez certains individus, le dernier segment du métasome et l'urosome sont extrêmement réduits, et l'aspect général du corps est alors assez différent.

Le mâle est inconnu.

B. *Achelidelphys nigra* sp. n. (1). (Fig. 1, E et 3).

Matériel, localité, hôte.

Deux femelles matures ont été recueillies dans deux colonies de *Didemnum psammatores* (Sluiter, 1895), récoltés au sud du laboratoire, l'une par 3 m de profondeur, à la face inférieure de Madréporaires morts, l'autre à 12 m de profondeur sur un rameau de Madréporaires. Une quarantaine de colonies ont été examinées. L'holotype mesurant 2,25 mm de longueur a été déposé dans les collections du Musée Zoologique d'Amsterdam, n° CO. 102.630.

Description.

Le corps de l'holotype mesure 2,25 mm de longueur (de la pointe du rostre à l'extrémité des bras furcaux) contre 0,8 mm de largeur, expansions latérales non comprises. Le corps est blanchâtre, les cordons ovigères colorés en rouge orangé; le tube digestif est gris

(1) De *niger* : noir. L'inclusion du tube digestif est de couleur noire.

COPÉPODES NOTODELPHYIDAE

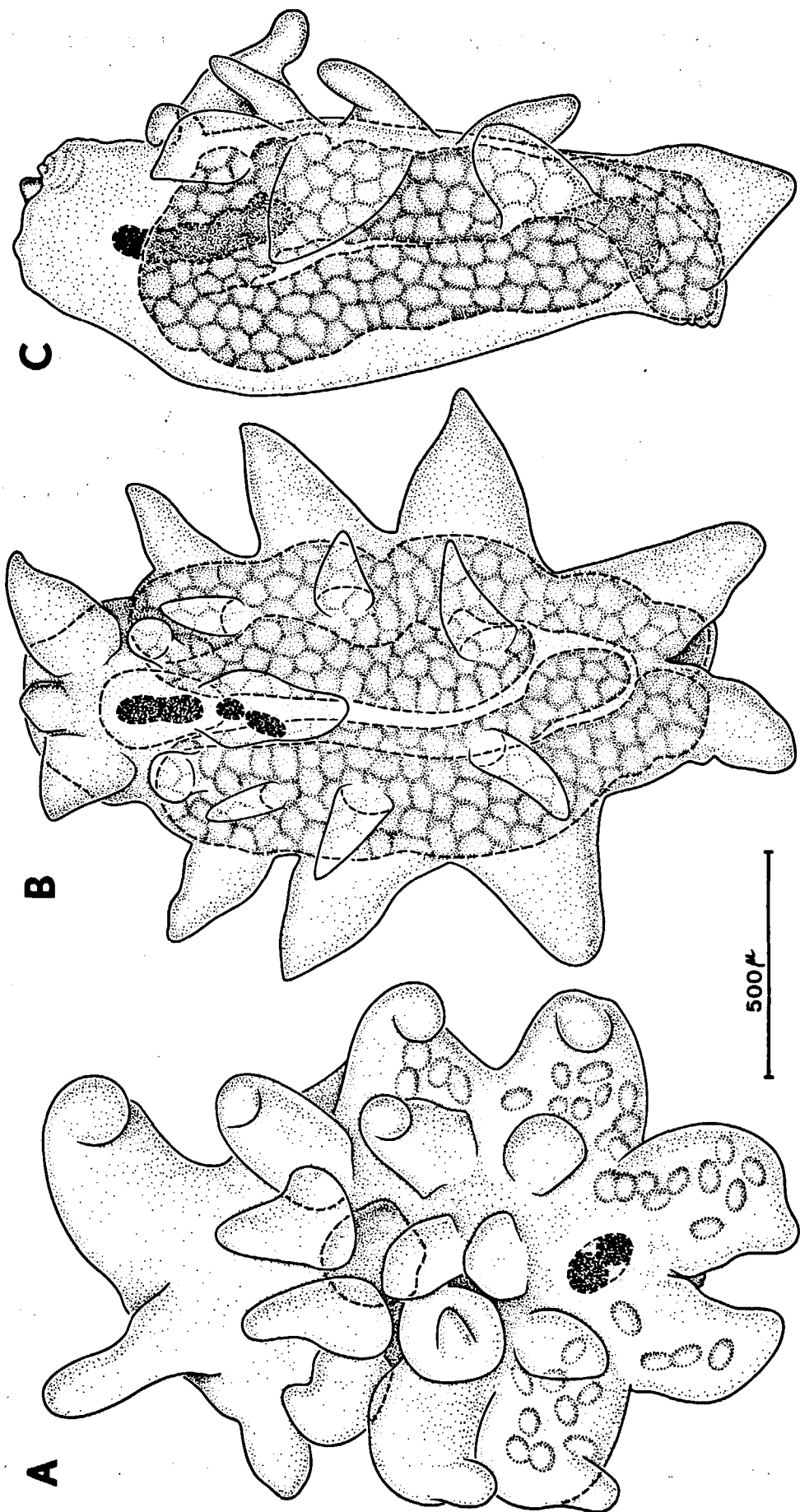


FIG. 2. — A, *Achellidephys steinitzi* gen. sp. n., femelle incubatrice (paratype) vue ventrale; A. *ampla* sp. n., femelle incubatrice (holotype); B, en vue ventrale; C, en vue latérale droite.

foncé à l'exception de l'inclusion contenue dans l'intestin postérieur, vivement colorée en noir.

De forme générale cylindrique, le corps ne présente aucune trace de segmentation. Les différentes parties du corps ne sont identifiables que par comparaison avec l'espèce-type *A. steinitzi* sp. n. L'ensemble du corps et des appendices est revêtu de fines épines atteignant une longueur d'une vingtaine de microns. Il n'y a pas de véritables soies.

Le céphalosome porte un rostre développé, inséré ventralement et dirigé vers l'avant. De part et d'autre du rostre, deux expansions latérales inarticulées correspondent aux antennules. Postérieurement, le céphalosome porte le labre, de forme hémisphérique. La bouche n'a pas été observée avec certitude.

Le métasome porte quatre paires d'expansions latérales. Les trois premières paires d'expansions sont bilobées, le lobe interne étant plus petit que le lobe externe. La dernière paire d'expansions est unilobée et aplatie. Au niveau de la deuxième paire d'expansions latérales, il existe une papille médioventrale.

L'urosome est fusionné avec le dernier segment du métasome. Il existe deux très courts bras furcaux, situés dorsalement, entre lesquels débouche l'anوس.

Les cordons ovigères forment une boucle incomplète qui remonte jusqu'au céphalosome. Le tube digestif est bien visible et contient dans sa partie postérieure une grande inclusion ovoïde colorée en noir.

Le mâle est inconnu.

C. *Achelidelphys ampla* (1) sp. n. (Fig. 1, D et 2, B et C; Pl. I, b).

Matériel, localité, hôte.

Vingt femelles incubatrices ont été recueillies dans la région d'Eilat, provenant de l'examen d'une centaine de colonies du genre *Didemnum* appartenant à des espèces voisines indo-pacifiques (à

(1) *amplus* : étendu. La spécificité parasitaire est étendue à plusieurs espèces d'hôtes.

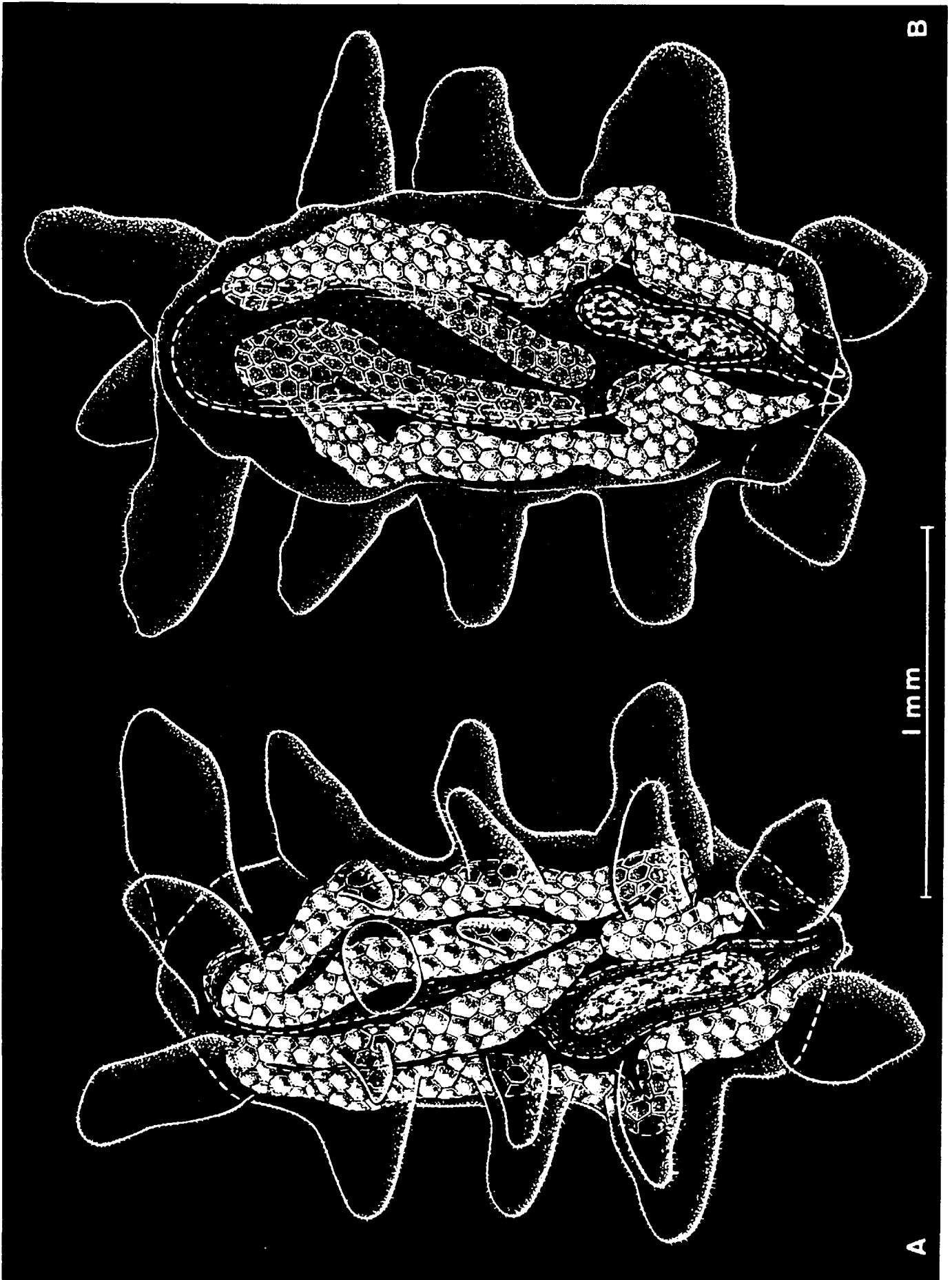


FIG. 3. — *Acheltdelphys nigra* gen. sp. n. A et B, femelle incubatrice (holotype) en vue ventrale et dorsale.

l'exception de *D. candidum* décrite de Mer Rouge), actuellement mal définies : *D. moseleyi* (Herdman, 1886), *D. cretaceum* (Sluiter, 1897), *D. candidum* Savigny, 1816 (formes atypiques) et *D. spongioides* Sluiter, 1909. Ces quatre espèces ont été récoltées au Sud du Laboratoire. Les trois premières vivent à la face inférieure des Madréporaires morts, dans la partie supérieure de l'étage infralittoral (dix premiers mètres de profondeur). La quatrième espèce a été trouvée sur des colonies d'*Acropora* dans la partie inférieure de l'étage infralittoral (entre 15 et 30 m de profondeur).

L'holotype, de 1,55 mm de longueur, provient d'une colonie de *D. spongioides*, récoltée entre 25 et 30 m de profondeur sur un rameau d'*Acropora*, au sud du laboratoire. Il a été déposé dans les collections du Musée Zoologique d'Amsterdam, n° CO.102.629.

Description.

La longueur du corps varie de 1,55 à 2,60 mm, pour une largeur du corps, expansions latérales non comprises de 0,80 à 1,30 mm. Le corps est massif, médiocrement allongé, et les expansions latérales, en particulier la dernière paire, de dimensions assez variables. L'ensemble du corps et des expansions est revêtu de très courtes épines mesurant de 2 à 5 μ de longueur contre 2 à 3 μ d'épaisseur à la base. Il n'y a pas de véritables soies chez cette espèce. Le corps est blanchâtre, les œufs colorés en rouge orangé et la coloration du tube digestif est variable selon les hôtes, rose pâle, orangé ou rose violacé.

Le céphalosome porte un rostre plus ou moins développé et dirigé vers l'avant. De part et d'autre du rostre, deux expansions coniques représentent les antennules.

Le labre, plus développé que chez les deux autres espèces du genre, comporte une partie postérieure de forme conique. En avant du labre, et assez rapprochées de la ligne médioventrale, il existe deux expansions arrondies insérées en avant du lobe interne des expansions latérales bilobées. L'homologation de ces expansions, situées à proximité et en avant du labre, avec des antennes réduites est possible. Le métasome compte quatre paires d'expansions latérales. Les trois premières paires sont bilobées, le lobe interne étant

COPÉPODES NOTODELPHYIDAE

beaucoup plus petit que le lobe externe. La dernière paire est unilobée et plus ou moins développée selon les individus examinés. Il n'existe pas de papille médiane chez cette espèce.

L'urosome est rejeté dorsalement, entre les deux expansions postérieures du métasome. Les bras furcaux font défaut, on distingue seulement quelques lobes irréguliers autour de l'anus.

Le mâle est inconnu.

D. Discussion systématique.

Les trois espèces rangées dans le genre *Achelidelphys* sont morphologiquement bien définies. *A. ampla* sp. n. se distingue des deux autres espèces par de nombreux caractères : présence d'une paire d'expansions hémisphériques antérieures au labre, labre de forme particulière, ornementation cuticulaire réduite à de petites épines courtes et épaisses, absence de papilles médioventrales au niveau du métasome. La distinction entre *A. steinitzi* et *A. nigra* repose sur des critères différents : forme générale du corps, segmentation présente ou absente, présence d'une ou deux papilles médioventrales au niveau du métasome, coloration du tube digestif et de l'inclusion de l'intestin postérieur. Chez ces trois espèces, la limite entre le céphalosome et le métasome est définie de la même manière, par analogie avec le genre *Anoplodelphys* Lafargue et Laubier, 1977 par exemple, qui possède toujours quatre paires d'expansions métasomiennes. A l'exception de *A. nigra*, dont deux exemplaires seulement ont pu être observés, le genre présente une variabilité morphologique importante, notamment au niveau de la partie postérieure.

II. CEPHALODELPHYS GEN. N.

Diagnose : femelle. Le corps est arrondi, à segmentation peu marquée, porteur d'expansions latérales et d'une plaque céphalique arrondie antérieurement. La cuticule est dépourvue de toute sclérisation et porte une ornementation réduite à de fines épines. Le céphalosome porte trois expansions hémisphériques antérieures, un lobe médian intermédiaire, enfin un labre entouré de trois paires

de lobules. La bouche s'ouvre sous le prolongement postérieur du labre. Le métasome porte quatre paires d'expansions latérales. Les trois premières paires sont bilobées, et la dernière unilobée. La cavité incubatrice occupe la plus grande partie du corps, y compris le céphalosome.

L'urosome est réduit à deux courtes rames furcales difficiles à reconnaître chez les individus adultes.

Le mâle est inconnu.

Espèce-type : *Cephalodelphys stellata* (1) sp. n.; hôte : *Didemnum bicolor* Vasseur, 1968.

A. *Cephalodelphys stellata* sp. n. (Fig. 4, 5 et 6, A et B; Pl. I, c).

Matériel, localité, hôte :

Une série de trente femelles à différents stades de développement (immatures, matures et incubatrices) a été recueillie dans une centaine de colonies de *Didemnum bicolor* Vasseur, 1968. Une colonie de 4 cm de diamètre a notamment fourni neuf parasites. Les Ascidies ont été trouvées au sud du laboratoire, par 3 m de profondeur, sous des débris de *Millepora*, et à Ras Mohammed, à l'entrée du golfe d'Akaba, dans une grotte sous-marine à 3 m de profondeur.

Une femelle de 2,30 mm de longueur a été choisie comme holotype et déposée dans les collections du Musée Zoologique d'Amsterdam, n° CO. 102.630.

Description.

Les dimensions sont très variables dans la série de Copépodes étudiés : la longueur varie de 0,87 mm à 2,30 mm, pour une largeur maximale du corps, expansions latérales comprises, de 0,48 mm à 1,7 mm. Chez les plus petits individus, le corps est allongé; chez les plus grands, il affecte un contour presque circulaire. Les expansions latérales sont plus ou moins courtes et gonflées selon la taille des animaux. Chez les plus gros, les expansions sont particulièrement

(1) De Κεφαλη : tête, δελφους : utérus et *stellatus* : forme d'étoile.

COPÉPODES NOTODELPHYIDAE

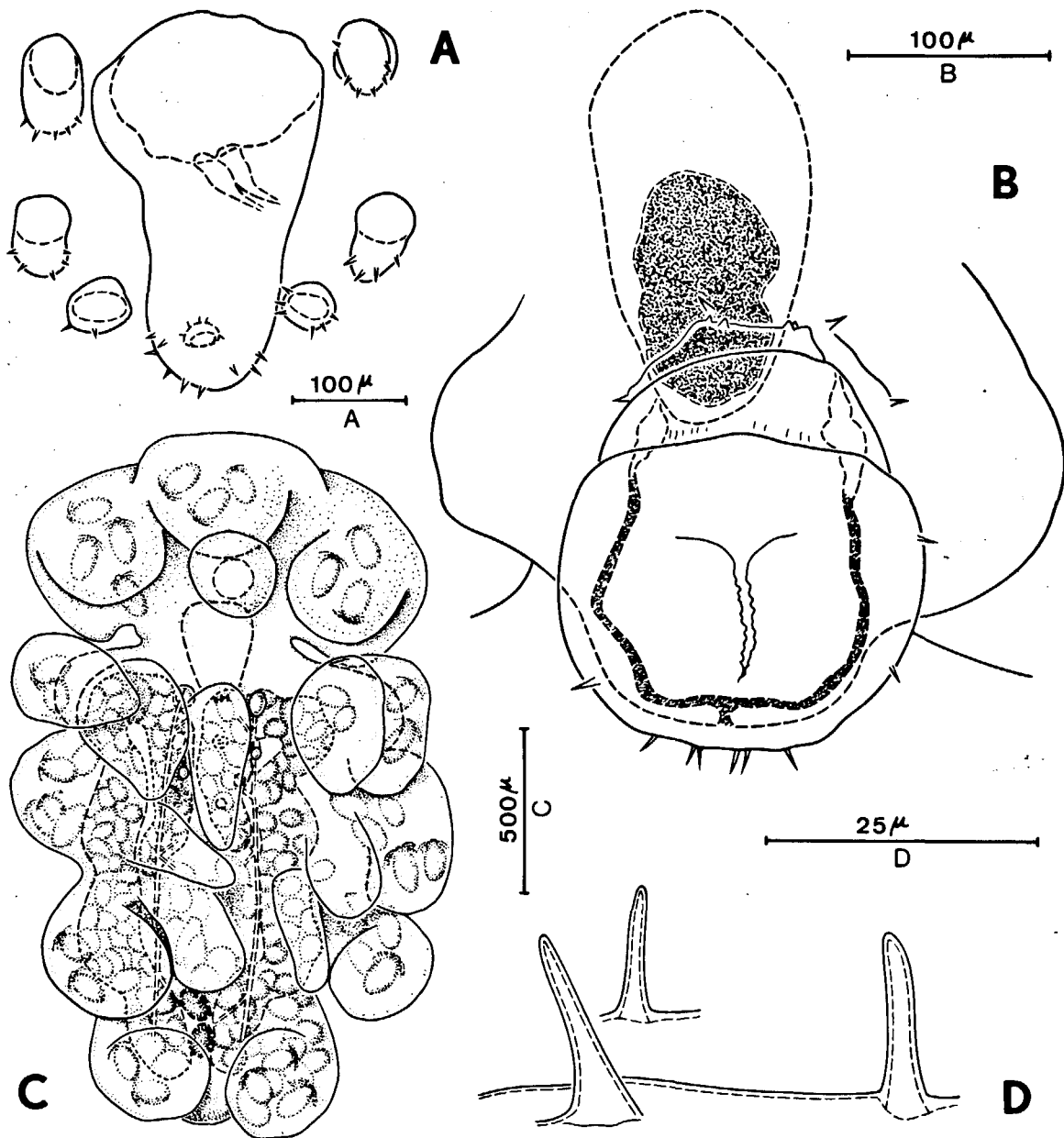


FIG. 4. — *Cephalodelphys stellata* gen. sp. n. A, détail de la région du labre; B, urosome en vue dorsale; C, femelle incubatrice (paratype) en vue ventrale; D, détail de l'ornementation cuticulaire.

massives et l'ensemble de l'animal prend en vue ventrale un aspect étoilé caractéristique. Le corps est blanchâtre, les œufs sont de couleur jaune et il existe toujours une tache pigmentaire rouge à la partie antérieure du tube digestif.

L'ensemble du corps et des expansions est revêtu de petites épines mesurant une vingtaine de microns de longueur. A l'exception des rames furcales chez un jeune stade, il n'y a pas de véritables soies.

F. LAFARGUE ET L. LAUBIER

La partie antérieure du céphalosome est semicirculaire. Ventralement, une protubérance médiane et deux renflements latéraux correspondent peut-être au rostre et aux antennules régressés. Juste en arrière de la protubérance médiane, il existe ventralement un lobe subsphérique isolé. Le labre, à base circulaire, possède un prolongement postérieur conique. A proximité immédiate du labre, il existe trois paires de lobules à extrémité arrondie, une paire antérieure et deux paires postérieures, la dernière paire étant toujours située plus près de la ligne médio-ventrale que les deux autres. La bouche s'ouvre juste en arrière de la base du labre; elle est suivie d'un court œsophage à cuticule mince. Sous la partie postérieure du labre, et en arrière de la bouche, un minuscule renflement représente peut-être un labium vestigial.

Le métasome présente dorsalement des limites segmentaires incomplètes, en particulier en avant. En vue ventrale, le métasome présente quatre paires d'expansions latérales. Les trois premières paires sont bilobées, avec un lobe interne beaucoup plus petit que le lobe externe. La dernière paire d'expansions est unilobée. Les deux lobes se rapprochent de la ligne médiane au fur et à mesure que l'animal grandit, en masquant complètement l'urosome d'ailleurs très réduit.

L'urosome n'est plus reconnaissable avec certitude chez les plus grands individus. Chez les plus petits, on observe encore deux rames furcales garnies de quelques soies terminales.

Parmi la collection réunie figure une jeune femelle immature proche de la mue. Chez cette femelle, les principales différences morphologiques portent sur le céphalosome : les trois paires de lobules entourant le labre de la femelle adulte n'existent pas; par contre, une paire d'expansions subsphériques insérées de part et d'autre de la partie antérieure du labre est visible, alors qu'il n'existe rien de tel chez la femelle mûre. La forme générale du corps, très allongée, diffère profondément de celle de l'adulte. En particulier, le premier segment du métasome est nettement postérieur au labre, ce qui apporte un argument complémentaire à la définition d'un métasome à quatre segments.

COPÉPODES NOTODELPHYIDAE

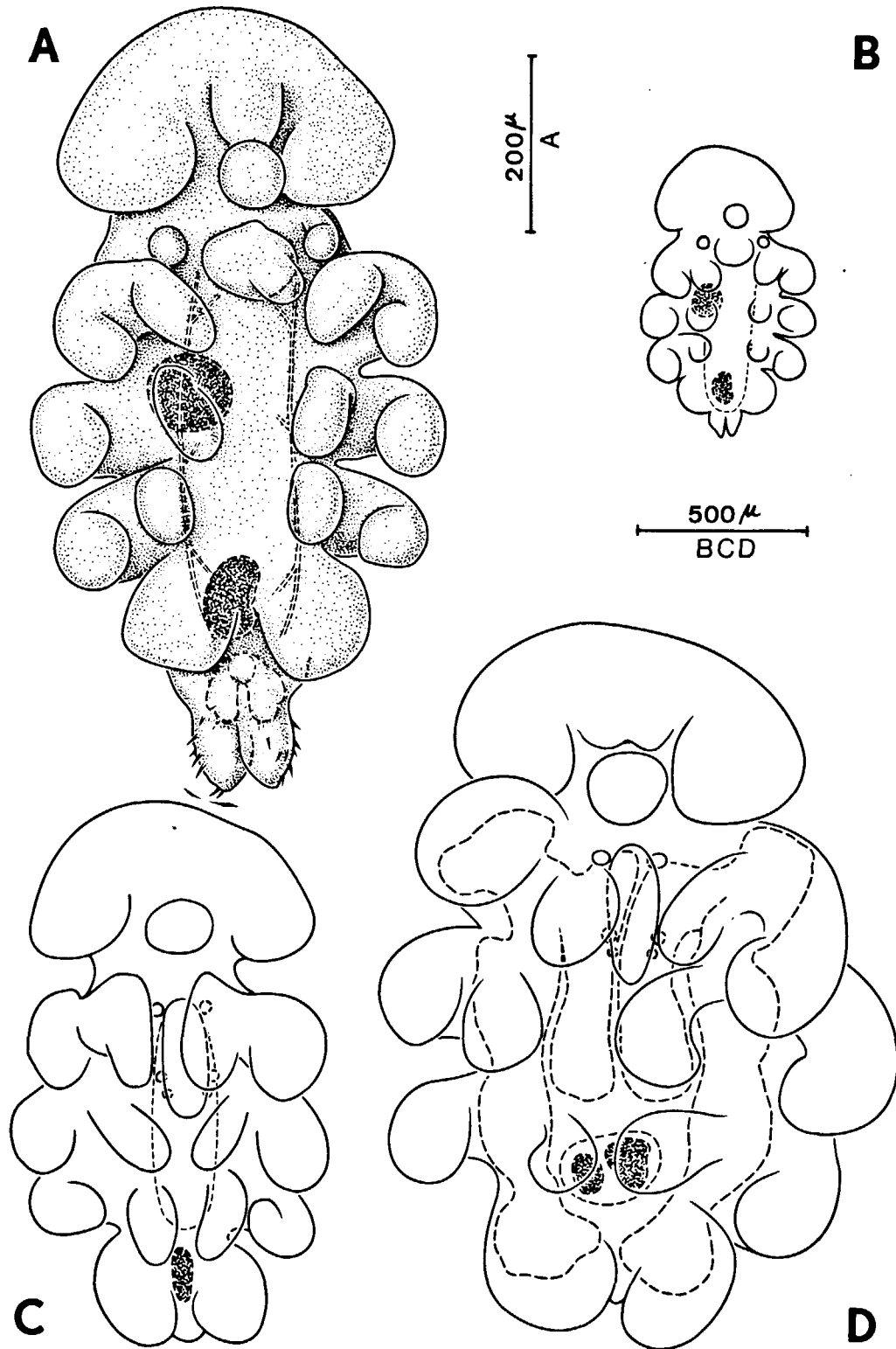


FIG. 5. — *Cephalodelphys stellata* gen. sp. n. Vues ventrales à divers stades du développement : A et B, jeune femelle immature peu avant la mue; C, femelle immature; D, femelle mature.

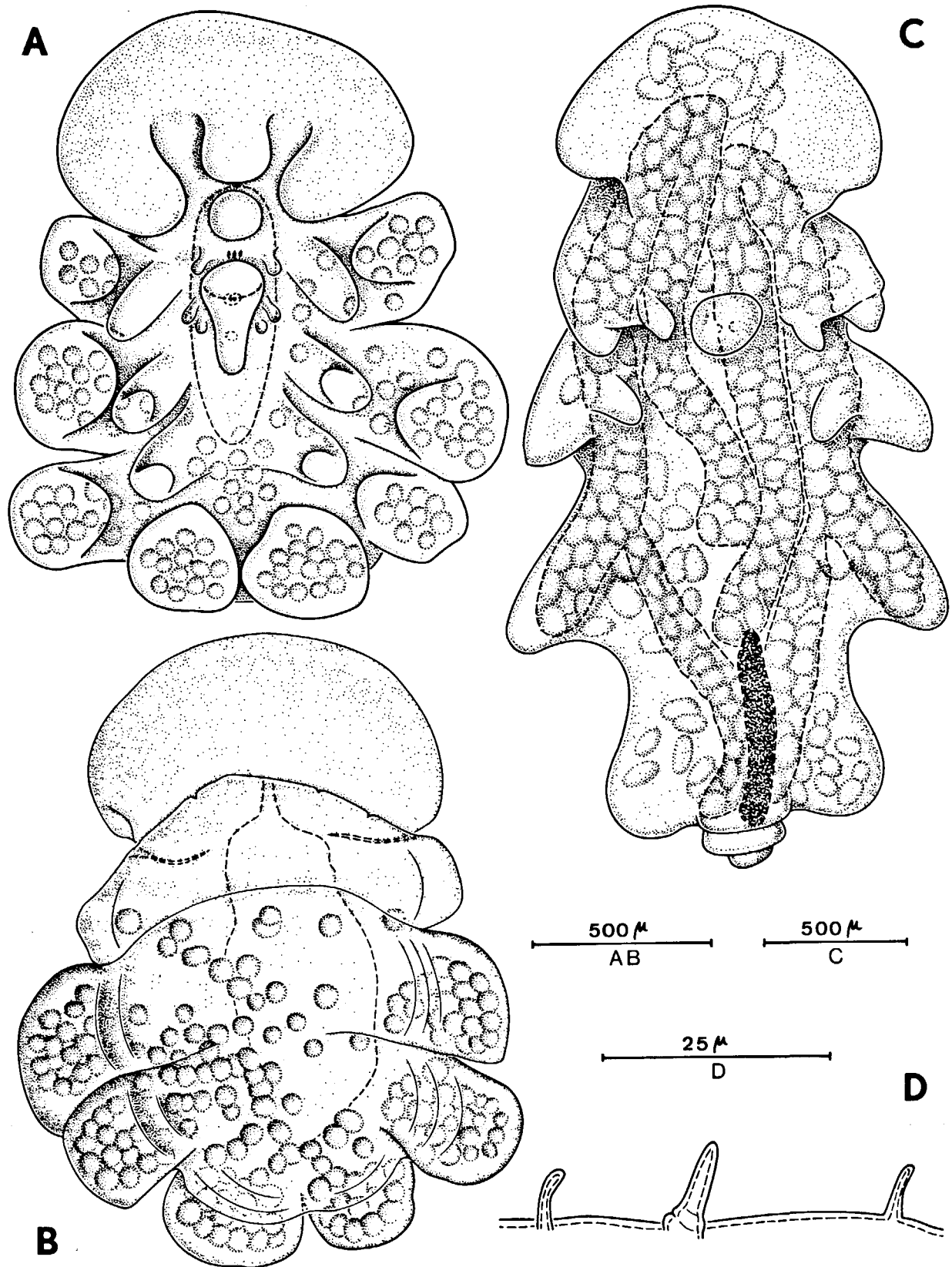


FIG. 6. — *Cephalodelphys stellata* gen. sp. n. A et B, femelle incubatrice (paratype) en vue ventrale et dorsale; *Syndelphys reducta* gen. sp. n. C, femelle incubatrice (holotype) en vue ventrale; D, détail de la cuticule.

COPÉPODES NOTODELPHYIDAE

B. Discussion systématique.

Le genre *Cephalodelphys*, comme le genre *Achelidelphys*, est dépourvu de tout appendice céphalique normal. Il possède cependant trois paires de lobules encadrant le labre, un rudiment de lèvre postérieure et un lobe énigmatique situé en avant du labre, qu'il faut peut-être interpréter comme le rostre véritable. Au cours de son développement, *Cephalodelphys* passe par un stade qui possède une paire d'expansions céphaliques antérieures (vestiges des antennes ?). Les lobules entourant le labre apparaissent tardivement et ne sauraient donc de ce fait être interprétés comme des appendices buccaux régressés. Il s'agit vraisemblablement de néoformations non homologues des appendices primitifs. *Cephalodelphys* apparaît ainsi comme une forme plus modifiée que *Achelidelphys*, ce que confirme l'aspect général très singulier de ce Copépode.

III. SYNDELPHYS GEN. NOV.

Diagnose : femelle. Le corps est allongé, à segmentation indistincte, pourvu de lobes latéraux peu développés et d'une plaque céphalique arrondie antérieurement. La cuticule est dépourvue de soies et revêtue de très petites épines. Le céphalosome est réduit à une région antérieure arrondie et un labre hémisphérique. Pas de rostre ni d'expansions antérieures antennulaires. Le métasome comporte quatre segments renflés latéralement. Les deux premiers renflements sont nettement bilobés, les deux suivants unilobés. L'urosome est relativement bien développé et compte deux segments distincts.

Le mâle est inconnu.

Espèce-type : *Syndelphys reducta* (1) sp. n.; hôte : *Didemnum Moseyeli* (Herdman, 1886), forme granuleuse et de couleur rose.

(1) De $\sigma\upsilon\nu$: avec, $\delta\epsilon\lambda\varphi\upsilon\varsigma$: utérus et *reductus*. Femelles pratiquement réduites au sac incubateur.

A. *Syndelphys reducta* sp. n. (Fig. 6, C et D; Pl. I, d).

Deux femelles incubatrices ont été extraites d'une colonie de *Didemnum moseyeli* (HERDMAN, 1886), forme granuleuse, par 11 m de profondeur, au sud du laboratoire, sous des rameaux morts de *Millepora*. Une quarantaine de colonies de cette espèce ont été examinées.

L'holotype mesurant 3,05 mm de longueur pour une largeur maximale de 1,58 mm a été déposé dans les collections du Musée Zoologique d'Amsterdam, n° CO. 102.632.

Description :

La longueur varie de 2,45 mm à 3,05 mm, contre une largeur totale, lobes latéraux compris, de 1 à 1,58 mm. Le corps est blanchâtre, les œufs sont de teinte orangée, et le tube digestif est rose, à l'exception de l'inclusion de l'intestin postérieur fortement pigmentée de brun. La forme générale du corps rappelle le contour de certains Copépodes Eudactylinidae : à une région antérieure semi-circulaire fait suite une série de lobes latéraux rejetés vers l'arrière. L'urosome, bien que réduit, reste nettement distinct du métasome. Le corps et les expansions sont couverts de petites épines mesurant 6 à 10 μ de longueur contre 1,5 à 3 μ d'épaisseur à la base.

Le céphalosome est totalement dépourvu d'appendices ou d'expansions, à l'exception du labre de forme hémisphérique et situé assez postérieurement. Une constriction bien marquée sépare la région céphalique du premier segment porteur de lobes latéraux.

Le métasome compte quatre segments aux limites indistinctes, mais reconnaissables aux lobes latéraux. Les deux premiers segments portent des expansions latérales bilobées, le lobe interne étant plus court et plus mince que le lobe externe. Le troisième segment porte deux expansions latérales développées, accompagnées par deux renflements internes peu marqués. Les tubes ovariens émettent une ramification dans les lobes latéraux de ce segment. Le dernier segment porte simplement deux expansions latérales plus faiblement développées que celles des segments antérieurs.

L'urosome est composé de deux segments bien distincts, beau-

COPÉPODES NOTODELPHYIDAE

coup plus étroits que les segments du métasome. Il n'y a pas de rames furcales et l'anus débouche au centre du dernier segment.

B. Discussion systématique.

Syndelphys apparaît comme le genre chez lequel les régressions morphologiques sont les plus poussées. La réduction des expansions métasomiennes et la disparition de tout appendice céphalique constituent un caractère particulièrement remarquable. Il est impossible à l'heure actuelle d'établir même approximativement les relations de ce genre avec les autres Notodelphyidae Ophioséidimorphes.

IV. SPÉCIFICITÉ PARASITAIRE ET TENDANCE ÉVOLUTIVE COMPARÉE

La spécificité parasitaire est stricte, excepté pour *Achelidelphys ampla* qui habite quatre espèces distinctes de *Didemnum*. Voici la liste récapitulative des Copépodes et des hôtes étudiés au cours de ce travail :

- *Achelidelphys steinitzi* gen. sp. n. : *Didemnum candidum*
Savigny, 1816.
- *A. nigra* sp. n. : *D. psammatodes*
Sluiter, 1895.
: *D. candidum*
Savigny, 1816.
- *A. ampla* sp. n. : *D. cretaceum*
Sluiter, 1897.
: *D. moseleyi*
Herdman, 1886.
: *D. spongoides*
Sluiter, 1909.
- *Cephalodelphys stellata* gen. sp. n. : *D. bicolor*
Vasseur, 1968.
- *Syndelphys reducta* gen. sp. n. : *D. moseleyi*
Herdman, 1886.

Tous ces copépodes vivent dans la tunique commune des Didemnidae, entre les zoïdes. A l'exception d'*A. steinitzi*, ils ne sont pas repérables à l'extérieur par un renflement de la colonie. Il est nécessaire de dilacérer les cormus en fragments de 0,5 mm environ pour les découvrir. D'une manière générale, ces Notodelphyidae sont plus modifiés que ceux qui habitent la branchie des Ascidies.

Tous les hôtes appartiennent au genre *Didemnum* et possèdent des larves à trois ventouses. Il s'agit d'espèces voisines (pour la plupart) et difficiles à déterminer, car la majorité des descriptions de la littérature indopacifique sont confuses, incomplètes ou contradictoires. Il serait nécessaire de réviser ces espèces, en comparant les spécimens récoltés dans les localités-types aux types de collection. L'étude de *Didemnum candidum* (LAFARGUE, 1974) donne une définition restreinte de l'espèce qui pourra servir de base à cette révision. Certaines espèces devront, peut-être, être mises en synonymie avec *D. candidum*, telles *D. cretaceum* (comme l'a déjà fait MICHAELSEN, 1919) et *D. moseleyi*. D'autres espèces au contraire pourront « éclater », telles *D. spongioides*; les descriptions de KOTT (1962), ELREDGE (1967) et MILLAR (1975), présentent des différences importantes. Notre *D. spongioides* de Mer Rouge se rapproche de l'espèce d'ELREDGE décrite des îles Carolines (Pacifique Central). Si l'identification de ces hôtes n'est pas entièrement satisfaisante au plan spécifique, elle ne laisse aucun doute au plan générique. Nous allons donc pouvoir considérer, dans ses grandes lignes, l'évolution des hôtes et de leurs parasites.

La famille des Didemnidae possède des caractéristiques exceptionnelles au sein de la classe des Ascidies. Il s'agit d'une famille homogène et bien définie par son mode original de reproduction asexuée (bourgeonnement œsophago-rectal). C'est une des familles les plus diversifiées, sinon la plus diversifiée : plusieurs centaines d'espèces ont été décrites dans toutes les mers du globe. C'est la seule famille dont la grande majorité des espèces possède des spicules calcaires fossilisables. Seuls quelques genres y sont dépourvus de spicules, alors que dans les autres familles, il est exceptionnel de trouver des spicules (genre *Cystodytes* et quelques espèces de *Polycitorella* dans la famille des Polycitoridae, quelques espèces de

COPÉPODES NOTODELPHYIDAE

Styelidae et de Pyuridae). Les zoïdes sont les plus petits observés parmi les Ascidies benthiques; ils vivent en colonies généralement encroûtantes, fixées sur les fonds rocheux, plus rarement sur les fonds meubles. Ces animaux sont mal connus en raison de leur taille réduite et de leur écologie, car ils échappent, en majorité, aux engins classiques de récoltes (dragues, bennes, fauberts, etc.). Leur étude systématique, effectuée par l'un d'entre nous (Françoise LAFARGUE) sur les côtes de France, a eu l'intérêt de mettre en évidence une tendance évolutive nette. Contrairement aux autres familles d'Ascidies, la branchie ne joue pas un rôle systématique important, car elle varie peu. Le critère majeur est constitué par l'appareil reproducteur mâle.

En classant les genres selon le gradient d'enroulement croissant du spermiducte, nous avons pu constater que certains caractères, tels que la structure de la colonie, des spicules et de la couronne tentaculaire, évoluaient régulièrement (LAFARGUE, 1973). Les données paléontologiques rassemblées par MONNIOT et BUGE (1971), BUGE et MONNIOT (1972), et dont nous avons pris connaissance depuis, permettent de préciser aujourd'hui le sens de cette évolution. En effet, ces données, en cours d'analyse, indiquent clairement que le genre *Trididemnum* serait le plus ancien de tous. L'ancienneté du genre *Didemnum* vis-à-vis du genre *Polysyncraton* serait également possible d'après la distribution stratigraphique et les photographies de spicules présentées par ces auteurs. Ces données sont insuffisantes pour étayer des conclusions, mais elles autorisent à formuler une hypothèse de travail pouvant servir de fil conducteur pour une analyse fine de la documentation paléontologique dont il n'a pas été tiré parti à ce jour. Il s'agit, en effet, d'un travail de longue haleine exigeant un matériel abondant pour être en mesure d'apprécier les différences génériques difficiles à déceler d'après la forme des spicules.

Cette hypothèse phylogénétique fait apparaître une tendance évolutive allant vers une meilleure définition des espèces hôtes (chez les Ascidies Didemnidae les plus récentes), tandis qu'une complexité morphologique croissante apparaît chez leurs Copépodes parasites. En effet, la liste des Copépodes établie en fonction de la tendance évolutive des hôtes (déroulement du spermiducte) permet de consta-

F. LAFARGUE ET L. LAUBIER

TABLEAU I

Liste des parasites classés selon le gradient de déroulement du spermiducte des hôtes allant des formes les plus primitives aux plus évoluées.

Mer Rouge	<i>Syndelphys reducta</i> gen. sp. n. Ni rostre, ni antennules.	<i>Didemnum moseleyi</i> , (Herdman, 1886) larves à 3 ventouses.
	<i>Cephalodelphys stellata</i> gen. sp. n. Rostre et antennules régressés.	<i>D. bicolor</i> Vasseur, 1968. larves à 3 ventouses.
	<i>Achelidelphy steinitzi</i> gen. sp. n. Rostre et antennules non régressés.	<i>D. candidum</i> Savigny, 1816. larves à 3 ventouses.
Mer Méditerranée	<i>Cochlodelphys delamarei</i> Lafargue et Laubier, 1968. Lobes claviformes dans l'atrium buccal.	<i>D. peyrefittense</i> Brément, 1913. larves à 3 ventouses.
	<i>Anoplodelphys corneci</i> Lafargue et Laubier, 1977. Ni pièces buccales, ni appendices métasomiens.	<i>D. maculosum</i> (Milne Edwards, 1841) larves à 2 ventouses.
	<i>Bremenia illgi</i> Laubier et Lafargue, 1974. Altération profonde de l'antenne, de la mandibule et de la maxillule (ou de la maxille ?).	<i>Polysyncraton canetense</i> Brément, 1913.
	<i>Bremenia balneolensis</i> Chatton et Brément, 1915. 6 paires d'appendices céphaliques, pas d'appendices métasomiens.	<i>P. canetense</i> Brément, 1913 <i>P. bilobatum</i> Lafargue, 1968 <i>D. commune</i> (Della Valle, 1877)
	<i>Sicyodelphys bocqueti</i> Lafargue et Laubier, 1968. 6 paires d'appendices céphaliques, 4 paires d'appendices métasomiens dont deux réduites.	<i>P. haranti</i> Lafargue, 1975.
	<i>Demoixys dialepta</i> Illg et Dudley, 1961 6 paires d'appendices céphaliques 5 paires d'appendices métasomiens.	<i>P. bilobatum</i> Lafargue, 1968.
	<i>Demoyxys chattoni</i> Illg et Dudley, 1961 comme <i>D. dialepta</i> .	<i>P. lacazei</i> (Giard, 1872).
	<i>Prophioseides diplosomae</i> Illg et Dudley, 1961. 6 paires d'appendices céphaliques. 2 paires d'appendices métasomiens.	<i>Diplosoma spongiforme</i> (Giard, 1872)

ter que ceux qui vivent dans les genres les plus anciens sont les plus modifiés (Tableau I). C'est dans les mers tropicales, où la richesse spécifique des hôtes est la plus grande, que se trouvent les formes extrêmes de l'adaptation à la vie parasitaire. Il n'a pas encore été trouvé en Mer Rouge de Copépodes Ophioséidimorphes dans les *Didemnum* ayant des larves à deux ventouses (Stock, 1967). Il serait intéressant de les rechercher intensivement afin de savoir si ces Copépodes sont un peu moins régressés, comme les observations faites en Méditerranée le laissent supposer.

Il n'est malheureusement pas possible actuellement de déter-

COPÉPODES NOTODELPHYIDAE

miner si le groupe des espèces de *Didemnum* à larves à deux ventouses est plus récent que le groupe à larves à trois ventouses.

Du point de vue morphologique, les Notodelphyides Ophioséidimorphes, parasites d'Ascidies composées, présentent une série d'adaptations qui se manifestent par une régression plus ou moins avancée des appendices et une altération de la structure du corps. Sans préjuger du monophylétisme ou du polyphylétisme des seize genres connus actuellement, il est possible de les classer selon le stade de régression. Ce classement a été établi d'après une douzaine de caractère (corps, ornementation cuticulaire, appendices céphaliques et thoraciques, urosome); pour chaque genre, les différents caractères considérés sont codés selon le niveau de régression (par exemple pour l'antenne : antenne articulée terminée par une forte griffe, 1; antenne non articulée terminée par une forte griffe, 2; antenne cirriforme ou claviforme, sans griffe terminale, 3; antenne absente, 4). Le classement général fait apparaître quelques rapprochements entre des genres voisins, selon le tableau II.

TABLEAU II

Classement des Ophioséidimorphes parasites d'Ascidies composées selon leur niveau d'adaptations régressives.

- | | |
|---|--|
| 1. <i>Demolxys</i> Illg et Dudley, 1961. | 9. <i>Pholeterides</i> Illg, 1958. |
| 2. <i>Mesoixys</i> Illg et Dudley, 1965. | 10. <i>Bremenia illgi</i> Laubier et Lafargue, 1974. |
| 3. <i>Prophioseides</i> Chatton et Brément, 1915. | 11. <i>Anoplodelphys</i> Lafargue et Laubier, 1977. |
| 4. <i>Pythodelphys</i> Dudley et Solomon, 1966. | 12. <i>Cochlodelphys</i> Lafargue et Laubier, 1968. |
| 5. <i>Bremenia balneolensis</i> Chatton et Brément, 1915. | 13. <i>Haplostatus</i> Illg et Dudley, 1961. |
| 6. <i>Sicyodelphys</i> Lafargue et Laubier, 1968. | 14. <i>Achelidelphys</i> gen. n. |
| 7. <i>Ophiodelphys</i> Bocquet et Stock, 1961. | 15. <i>Cephalodelphys</i> gen. n. |
| 8. <i>Ooneides</i> Chatton et Brément, 1915. | 16. <i>Syndelphys</i> gen. n. |

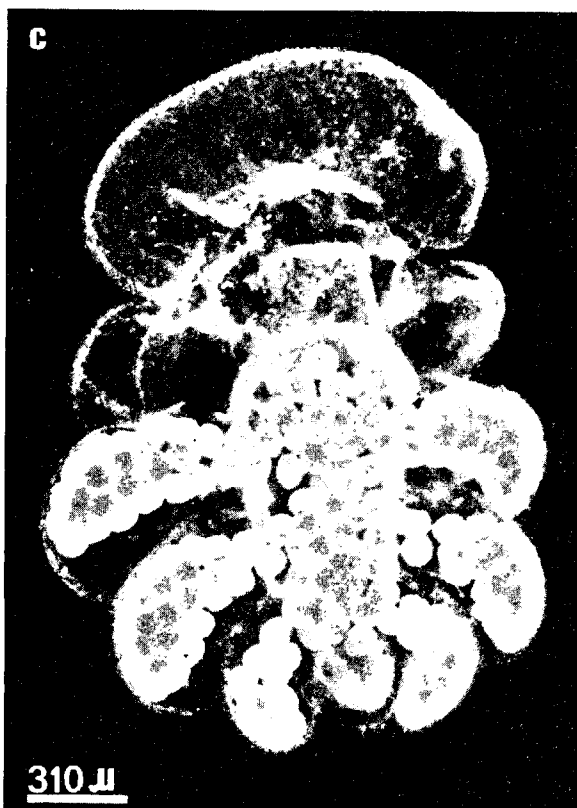
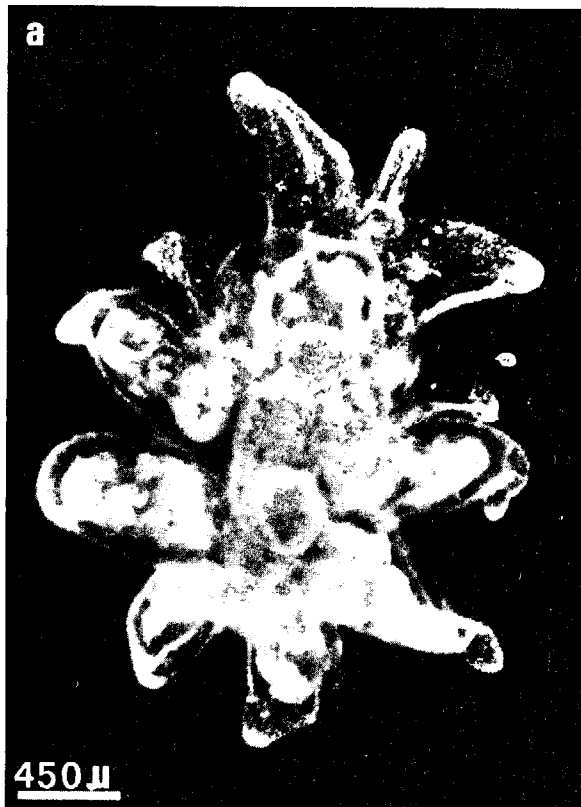
A quelques détails près, ce classement correspond à la lignée évolutive mise en évidence chez les *Didemnidae*, pour les parasites dont les hôtes sont identifiés avec certitude, ce qui n'est pas toujours le cas, en particulier dans les travaux anciens. Il semble donc que, d'un point de vue global, il y a bien correspondance entre l'ancienneté des hôtes et les adaptations de leurs parasites. Toutefois, l'état actuel des connaissances sur ces Copépodes, et le nombre élevé de formes inédites existant dans nos collections conduisent à ne pas approfondir davantage la discussion de ce qui demeure une hypothèse de travail.

BIBLIOGRAPHIE

1961. BOCQUET (C.) et STOCK (J.H.). — Copépodes parasites d'invertébrés des côtes de France. XIII. Les genres ophioséidimorphes de la famille des Notodelphyidae. *Proceed. Koninkl. Nederl. Akad. Wetensch.*, n. ser., C, 64, 212-226.
1972. BUGE (E.) et MONNIOT (F.). — Nouveaux spicules d'Ascidies de l'Ypresien du bassin de Paris et du Toarcien des Deux-Sèvres. *Geobios*, 5, 83-90.
1967. ELREDGE (L.G.). — A taxonomic review of Indo-Pacific Didemnid Ascidians and descriptions of twenty-three Central Pacific species. *Micronesia*, 2, 161-261.
1961. ILLG (P.L.) et DUDLEY (P.L.). — Notodelphyid copepods from Banyuls-sur-mer. *Vie Milieu* (suppl.), 12, 1-126.
1962. KOTT (P.). — The Ascidians of Australia. III. *Aplousobranchiata* Lahille : *Didemnidae* Giard. *Austr. J. mar. freshw. Res.*, 13, 265-334.
1973. LAFARGUE (F.). — Révision taxonomique des Didemnidae des côtes de France (Ascidies composées). Thèse Université Paris VI (7 mai 1973).
1974. LAFARGUE (F.). — Description d'un néotype de *Didemnum candidum* Savigny, 1816. Espèce-type de Mer Rouge (Ascidie composée). *Vie Milieu*, 24 (2 A), 341-356.
- 1968 a. LAFARGUE (F.) et LAUBIER (L.). — *Cochlodelphys delamarei*, nouveau genre et nouvelle espèce de Copépode Notodelphyidae en Méditerranée occidentale. *C. r. Acad. Sci. Paris*, 267, 1375-1378.
- 1968 b. LAFARGUE (F.) et LAUBIER (L.). — *Sicyodelphys bocqueti*, nouveau genre et nouvelle espèce de Copépode Notodelphyidae en Méditerranée occidentale. *C. r. Acad. Sci. Paris*, 267, 2163-2166.
1977. LAFARGUE (F.) et LAUBIER (L.). — *Anoplodelphys* g. nov., Copépode Notodelphyidae parasite de Didemnidae (Ascidies Aplousobranches) en Méditerranée. *Crustaceana* (sous-presse).
1974. LAUBIER (L.) et LAFARGUE (F.). — Le genre *Bremenia* Chatton et Brément, curieux Copépode Notodelphyidae ascidicole parasite de Didemnidae. *Crustaceana*, 17, 235-248.
1919. MICHAELSEN (W.). — Die krikobranchien Ascidiën des westlichen Indischen Ozeans : Didemniden. *Mitt. Zool. Mus. Hamburg*, 37, 1-74.
1975. MILLAR (R.H.). — Ascidians from the Indo-West-Pacific region in the Zoological Museum, Copenhagen (Tunicata Ascidiacea). *Steenstrupia*, 3, 205-336.
1971. MONNIOT (F.) et BUGE (E.). — Les spicules d'Ascidies fossiles et actuelles. *Ann. Paléont. Invert.*, 57, 93-105.
1967. STOCK (J.H.). — Report on the Notodelphyidae (Copepoda, Cyclopoida) of the Israel south Red Sea expedition. *Israel South Red Sea Exped.*, 1962, Reports, n° 27, 1-126.

PLANCHE I

Vues dorsales de : a, *Achelidelphys steinitzi* gen. sp. n.; b, *A. ampla* sp. n. (deux femelles adultes de taille différente); c, *Cephalodelphys stellata* gen. sp. n.; d, *Syndelphys reducta* gen. sp. n. Photos J. LECOMTE, C.N.R.S., Lab. Arago.



Phot. J. Lecomte

Planche I
Copépodes Notodelphyidae parasites de Didemnidae