

ASPECTS MORPHOLOGIQUES COMPARÉS
DES CLADOCÈRES MARINS CALYPTOMÈRES
ET GYMNOMÈRES
EN MICROSCOPIE ÉLECTRONIQUE À BALAYAGE

par

J. CL. MEURICE

Laboratoire de Biologie générale
Institut de Zoologie, Université de Liège
22, Quai Van Beneden, B-4020 Liège (Belgique)

RÉSUMÉ

Penilia avirostris, espèce Calyptomère à large distribution, a été étudiée au microscope électronique à balayage. Les principaux aspects morphologiques de cette espèce sont comparés à ceux des trois espèces du genre *Evadne*, Cladocères Gymnomères.

La structure de certains appendices est, de plus, mise en rapport avec le type de régime alimentaire.

Comparative morphological aspects of Calyptomera and Gymnomera
marine Cladocera with the scanning electron microscope

SUMMARY

Penilia avirostris, a widely distributed Calyptomera species, has been observed with the scanning electron microscope.

The main morphological aspects of this species have been compared with those of the three species belonging to the genus *Evadne*, Gymnomera Cladocera.

Moreover, the structure of some appendages has been studied in relation with feeding.

INTRODUCTION

Les Cladocères constituent une fraction importante du zooplancton marin, notamment en mer Méditerranée, où de véritables explosions démographiques ont été observées. Ce phénomène est lié à l'existence d'une phase de multiplication parthénogénétique tandis que la phase sexuée répond aux conditions défavorables (température, nutrition).

L'étude morphologique des systèmes de capture et d'ingestion, grâce aux images tridimensionnelles données par le microscope électronique à balayage, est intéressante dans la mesure où elle permet d'interpréter les exigences trophiques des différentes formes et d'affiner nos connaissances sur les chaînes alimentaires.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les spécimens étudiés (formes parthénogénétiques) proviennent de divers prélèvements planctoniques réalisés en mer Rouge (*Penilia avirostris*), en mer Méditerranée, à la station de Biologie marine de Calvi (*Evadne spinifera*, *E. tergestina*) et en mer du Nord (*E. nordmanni*).

Les échantillons fixés au formol ou au bouin ont été déshydratés par la méthode du point critique; les examens ont été réalisés au moyen d'un microscope électronique à balayage « Cambridge Mark 2A stéréoscan » après un double ombrage, carbone, or-palladium.

Les appendices de la région buccale ont été étudiés sur des dissections effectuées après déshydratation.

RÉSULTATS

I. Les cladocères marins calyptomères sont représentés par deux espèces (DELLA CROCE, 1974) :

- *Bosmina coregoni maritima* (P. E. MÜLLER)
- *Penilia avirostris* (DANA).

Des femelles parthénogénétiques appartenant à cette dernière espèce ont fait l'objet du présent travail.

1) Aspect général :

A l'exception de la tête quadrangulaire, carénée et à pointes rostrales nettes (Pl. I, 1), des antennules et des antennes, le corps avec les appendices thoraciques est masqué par une carapace bivalve. Un bourrelet dorsal marque la jonction des deux valves bordées chacune par un liseré de courtes soies triangulaires à articulation infracuticulaire, séparées les unes des autres par des alignements réguliers d'épines cuticulaires fines, en nombre croissant vers l'arrière; soies et épines sont orientées vers l'extrémité postérieure effilée.

Un organe frontal a été observé à mi-distance entre les pointes rostrales; il se présente comme un simple orifice d'environ 2 μm de diamètre, s'ouvrant au sommet d'un léger bourrelet (P. I, 2) (MEURICE, 1980c). L'organe nucal, si évident chez les Cladocères Gymnomères, n'a pu être décelé.

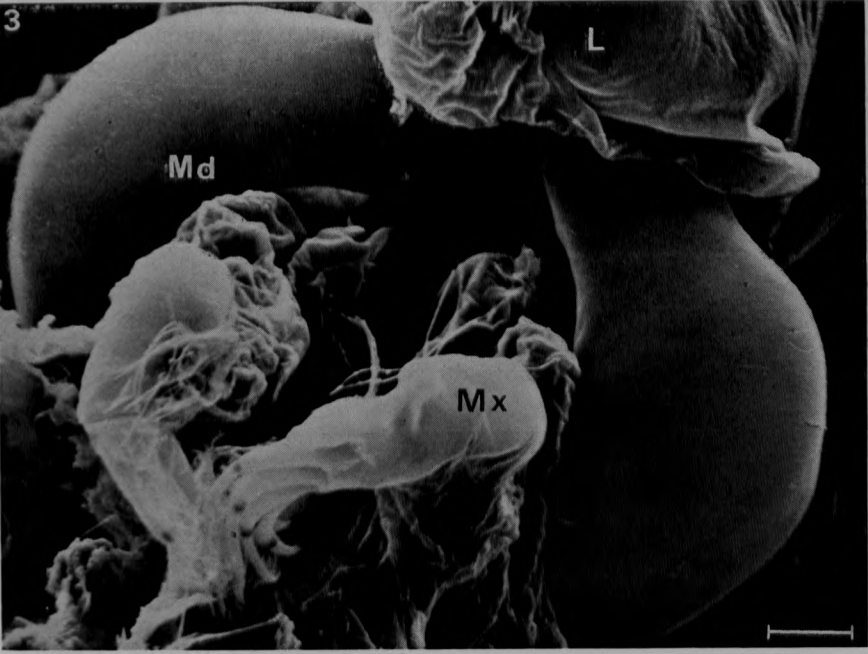
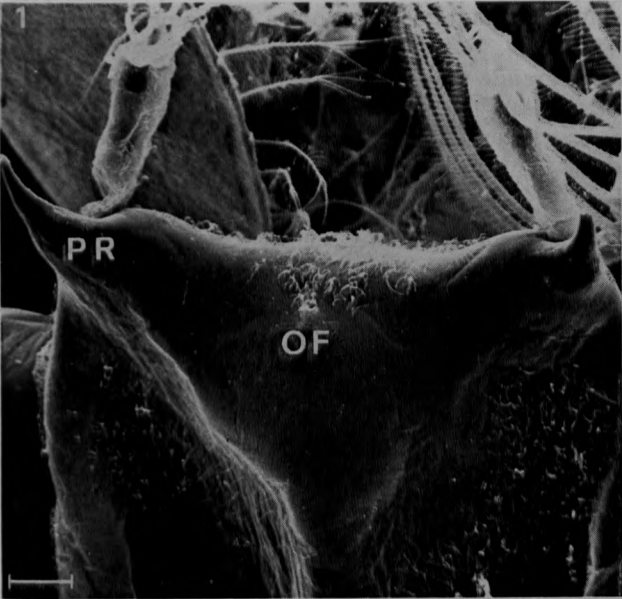
2) Les appendices et le système sétifère :

a) Les antennules (A1), insérées sous les pointes rostrales, sont petites et constituées d'un article unique (basilaire) robuste, porteur d'une soie antérieure et d'un groupe de six à sept soies postérieures de tailles inégales. Ces soies pluriarticulées seraient sensorielles (GAINO, 1971).

PLANCHE I

1. — *Penilia avirostris*. Vue apicale de la tête : O.F., organe frontal; P.R., pointe rostrale (échelle : 20 μm).
2. — *Penilia avirostris*. Détail de l'organe frontal (échelle : 2 μm).
3. — *Penilia avirostris*. Vue générale de la région buccale : L, labre; Md., mandibule; Mx., maxille (échelle : 10 μm).

PLANCHE I



b) Les antennes (A2), locomotrices, puissantes, sont logées latéralement, juste en arrière de la tête. Elles comprennent deux rames portées par un article basilaire très développé, à base élargie et plissée; cette zone tégumentaire d'apparence plus souple permettrait les mouvements importants de l'appendice décrits par LOCHHEAD (1936) lors de la nage.

La rame antérieure porte une grande soie sur l'article proximal et quatre sur l'article distal, la rame postérieure présente deux grandes soies sur l'article proximal et six disposées en éventail sur l'article terminal. Ces soies articulées sur un condyle cuticulaire, sont rainurées et garnies de soies secondaires grêles. Les extrémités distales des divers articles sont, en outre, ornées de soies courtes.

c) Les mandibules, falciformes, disposées dans un plan vertical et perpendiculaire à l'axe antéro-postérieur de l'animal, sont partiellement masquées par un labre volumineux et glabre (Pl. I, 3). Une double couronne de dents borde l'extrémité distale, elliptique, de chaque mandibule : les dents externes, effilées garnissent les bords dorsaux et ventraux, les dents internes plus trapues et uniformément réparties, délimitent une plage centrale d'un diamètre d'environ 5 μ m. Deux fortes dents, une marginale et une centrale (Pl. II, 4 et détail Pl. III, 9) marquent la face postérieure de l'appendice.

d) Les maxilles, insérées en arrière des mandibules et, semble-t-il capables également de déplacements d'arrière vers l'avant, sont arquées et terminées par deux moignons interprétés comme les vestiges d'un exopode et d'un endopode (Pl. II, 5). Le moignon ventral (exopode) est réduit et hérissé d'épines courtes, le moignon dorsal (endopode) est évasé et porte quatre longues soies articulées de taille croissante; chacune de ces soies est garnie d'une rangée de soies secondaires fines. Sur la face antérieure de chaque maxille s'observe, en outre, un bouquet de soies grêles implantées sur une proéminence hémisphérique (endite vestigial). La maxillule, indiquée comme réduite dans la littérature, n'a pu être retrouvée.

e) Les six paires de pattes thoraciques présentent une morphologie très complexe en rapport direct avec le caractère de « filter-feeder » attribué à cette espèce (LOCHHEAD, 1936).

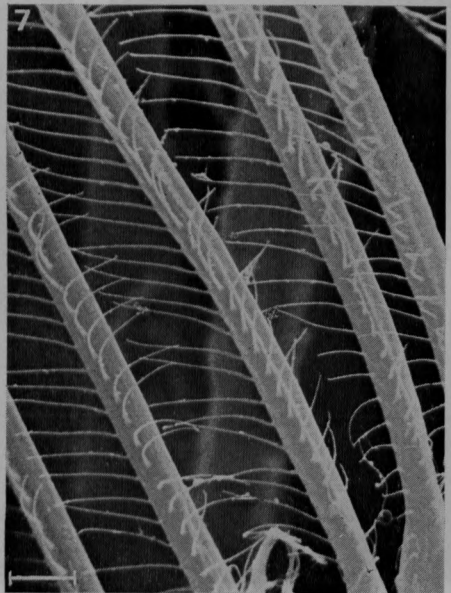
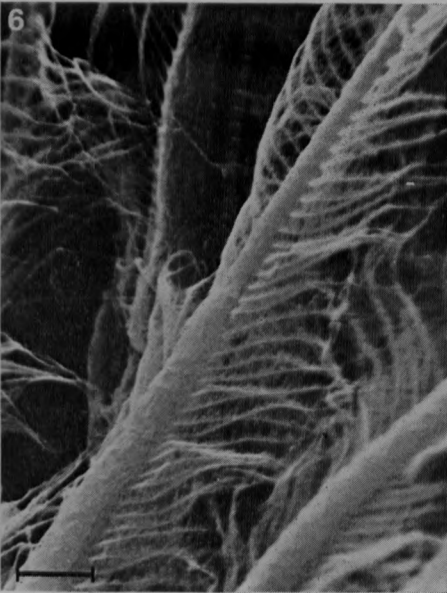
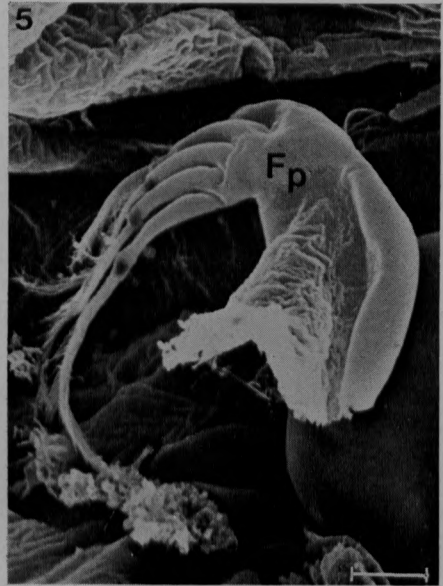
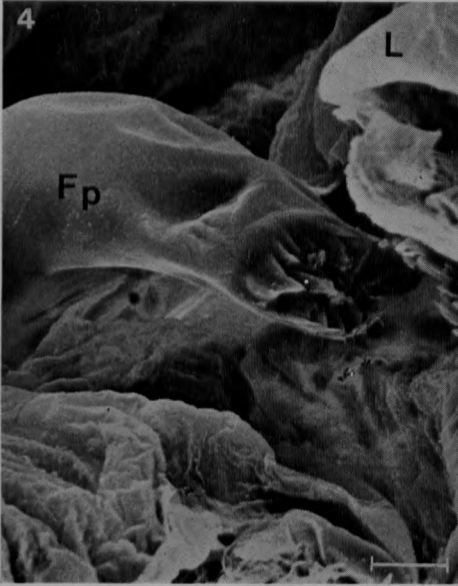
Chaque patte est constituée d'un protopode allongé soutenant un exopode à extrémité spatulée et un endopode allongé (« Patas foliaceas », RAMIREZ et DE VREESE, 1974).

Le protopode porte, en outre, un épipodite réduit à deux longues soies plumeuses, l'une incurvée vers l'avant, l'autre vers l'arrière, et un gnathite sur sa face interne (Pl. III, 8). L'extrémité libre du gnathite est évasée et bordée, du côté

PLANCHE II

4. — *Penilia avirostris*. Détail de la mandibule droite : L, labre; F.p., face postérieure (échelle : 10 μ m).
5. — *Penilia avirostris*. Détail de la maxille gauche : F.p., face postérieure (échelle : 10 μ m).
6. — *Penilia avirostris*. Détail des soies exopodiales de P 2 (échelle : 5 μ m).
7. — *Penilia avirostris*. Détail des soies endopodiales de P 2 (échelle : 5 μ m).

PLANCHE II



10. — Furca (top view) of *Limnocalanus macrurus* (100x).
 11. — Furca (top view) of *Limnocalanus macrurus* (100x).
 12. — Furca (top view) of *Limnocalanus macrurus* (100x).
 13. — Furca (top view) of *Limnocalanus macrurus* (100x).
 14. — Furca (top view) of *Limnocalanus macrurus* (100x).
 15. — Furca (top view) of *Limnocalanus macrurus* (100x).
 16. — Furca (top view) of *Limnocalanus macrurus* (100x).
 17. — Furca (top view) of *Limnocalanus macrurus* (100x).
 18. — Furca (top view) of *Limnocalanus macrurus* (100x).
 19. — Furca (top view) of *Limnocalanus macrurus* (100x).
 20. — Furca (top view) of *Limnocalanus macrurus* (100x).

dorsal, d'une dizaine de soies, et, du côté ventral et vers l'arrière, de deux fortes soies; ces soies sont ornées de soies secondaires disposées sur deux rangées parallèles. Les gnathites, disposés de part et d'autre de l'axe médian, contribuent sans doute à l'acheminement des particules alimentaires vers l'entonnoir buccal : ils délimitent une véritable gouttière alimentaire (LOCHHEAD, 1936).

Les exopodes sont formés de deux articles; le distal spatulé soutient six longues soies primaires à aspect plumeux, conféré par deux rangées opposées de fines soies secondaires (Pl. II, 6).

Les endopodes sont constitués de trois articles; six soies s'observent sur l'article terminal; trois soies sur les deux articles précédents. Exception faite des soies terminales, les soies orientées vers l'axe médian et parallèles entre elles, sont alignées avec la douzaine de soies semblables insérées sur le protopode jusqu'à hauteur du gnathite. Toutes ces soies sont ornées de deux rangées de soies secondaires disposées à angle droit l'une par rapport à l'autre (Pl. II, 7). L'ensemble des soies primaires et des soies secondaires constitue un filtre efficace.

3) L'abdomen, oblong, couvert de champs organisés d'épines courtes, est incurvé vers l'avant; il se termine par une furca fortement effilée dont les deux pointes sont garnies de rangées longitudinales de fines épines. La furca porte aussi, à sa base et du côté dorsal, deux paires de fortes épines de taille inégale. BARNES (1968) attribue à ces nombreuses épines un rôle de nettoyage de la carapace. Le postabdomen se compose de deux évaginations cylindriques d'où émergent deux longues soies nues de cinq articles.

II. La seule famille des Podonidae avec les genres Podon et Evadne, regroupe les Cladocères marins gymnomères (MORDUKHAI-BOLTOVSKOI, 1968). Le genre Evadne est représenté par trois espèces *Evadne tergestina* CLAUS, *E. nordmanni* LOVEN et *E. spinifera* MÜLLER.

L'étude au microscope électronique à balayage de ces trois espèces a déjà été réalisée (MONOYER et BUSSERS, 1978 et 1979; NIVAL et RAVERA, 1979; MEURICE, 1980a et b; MEURICE, BUSSERS et MONOYER, 1979).

Pour permettre une comparaison avec *Penilia avirostris*, nous reprendrons les résultats obtenus. Certains aspects particuliers seront toutefois développés.

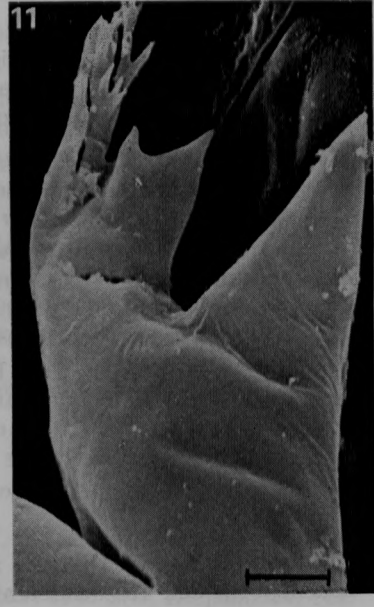
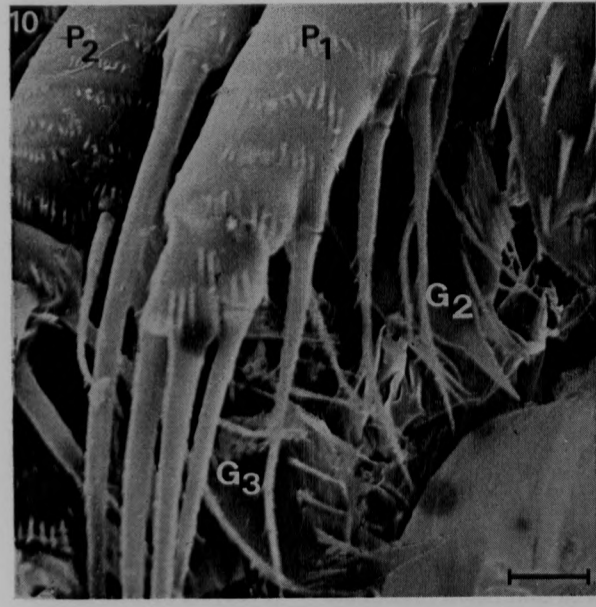
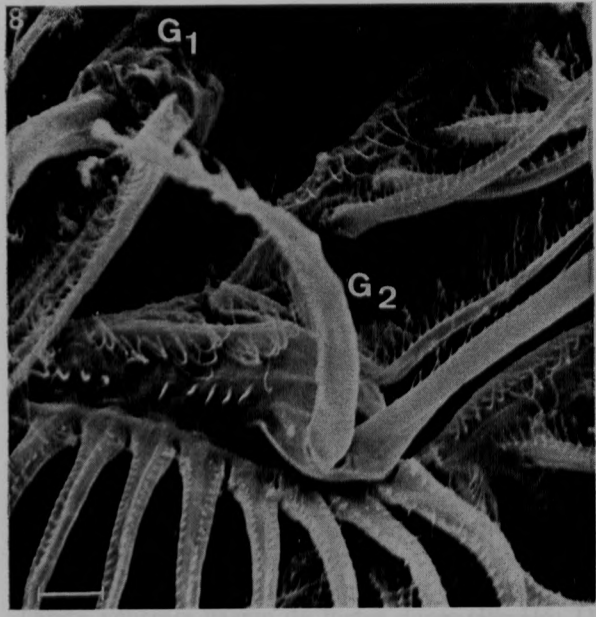
1) Aspect général :

La carapace est limitée à la cavité incubatrice dorsale; le tronc et les appendices thoraciques sont rejetés sous la tête. L'organe nuchal est bien différencié; l'organe frontal a une organisation plus complexe que celle des Calyptomères.

PLANCHE III

8. — *Penilia avirostris*. G 1, G 2, gnathites des pattes thoraciques gauches 1 et 2 (échelle : 5 μ m).
9. — *Penilia avirostris*. Détail de l'extrémité de la mandibule (échelle : 5 μ m).
10. — *Evadne tergestina*. P 1, P 2 : pattes thoraciques droites 1 et 2; G 2, G 3 : gnathites des pattes 2 et 3 (échelle : 10 μ m).
11. — *Evadne tergestina*. Détail de la mandibule (échelle : 5 μ m).

PLANCHE III



... les calyptrae par les longues...
... les calyptrae par les longues...
... les calyptrae par les longues...
... les calyptrae par les longues...
... les calyptrae par les longues...

2) Les appendices et le système sétifère :

a) Les antennes (A2) comportent un article basilaire développé avec deux rames garnies chacune de six soies primaires rainurées et ornées de nombreuses soies secondaires grêles.

b) Les mandibules observées après dissection chez *Evadne tergestina* et *Evadne spinifera*, ont un plan d'organisation très similaire, ne répondant qu'imparfaitement à celui décrit par NIVAL et RAVERA (1979). L'extrémité de chaque lame mandibulaire porte quatre structures : une forte dent ventrale conique, une dent bicuspide médiane, un processus d'apparence souple, digité et dichotomisé (quatre formations le plus souvent trifides résultant de deux bifurcations successives) et un élément dorsal, effilé, orné d'expansions épineuses (Pl. III, 10).

c) Les pattes thoraciques, au nombre de quatre paires, possèdent chacune un exopode et un endopode garnis à leurs extrémités de fortes soies barbelées. Ces mêmes soies se retrouvent sur la face interne des endopodes de P1 à P3 et y sont alignées en peigne. Ces soies existent au niveau de P4 mais sont courtes.

Le microscope électronique à balayage révèle, en outre, la présence de gnathites insérés à hauteur de la jonction protopode-endopode. Ceux de P2 et P3, plus développés, soutiennent deux puissantes griffes mobiles et limitent le sillon alimentaire (Pl. III, 11); ceux des P4 et, dans une moindre mesure, ceux des P1, sont réduits.

3) L'abdomen limité à une furca épineuse, encadre l'anus; il est suivi d'un postabdomen cylindrique court, porteur de deux soies plumeuses.

DISCUSSION

Sans permettre la définition exacte du régime alimentaire des animaux, trois données morphologiques renseignent sur l'ordre de grandeur des particules susceptibles d'être capturées : la sétation des appendices thoraciques, la morphologie des gnathites et la structure des mandibules.

a) Les pattes thoraciques, indépendamment de la diminution de leur nombre chez les Gymnomères, s'opposent de manière fondamentale au niveau du système sétifère.

Chez *Penilia avirostris*, une très grande surface de capture est réalisée grâce à une sétation primaire et secondaire développée; les soies primaires, très longues, sont disposées en files et portent des soies secondaires de longueur comprise entre 6 et 12 μm et distantes les unes des autres de 1,5 à 2,5 μm .

Chez les espèces du genre *Evadne*, la sétation est proportionnellement réduite : les soies secondaires ont des tailles comprises entre 2 et 3 μm et les distances intersétulaires varient de 2,5 à 5 μm (valeurs en accord avec celles données par NIVAL et RAVERA (1979) pour *Evadne spinifera*).

Le tableau I donne un exemple de ces différences relevées au niveau de l'endopode de P1.

b) Les gnathites, dont le rôle principal est l'acheminement des proies vers la bouche, sont eux aussi différents.

Terminés par de longues soies de structure identique à celles de l'endopode chez *Penilia avirostris* (Pl. III, 8), ils sont armés de deux fortes griffes mobiles chez les trois espèces du genre *Evadne* (Pl. III, 10). Ces griffes y assurent certainement

l'ancrage des proies de taille importante; le rôle de fragmentation attribué par NIVAL et RAVERA (1979) semble par contre plus sujet à controverse.

TABLEAU I

Comparaison des endopodes de P₁ de *Penilia avirostris* et *Evadne* sp.

	Calyptomères : <i>Penilia avirostris</i>	Gymnomères : <i>Evadne</i> sp.
Soies I terminales	150 μm < L < 250 μm	60 μm < L < 150 μm
Soies I internes	150 μm < L < 250 μm	15 μm < L < 45 μm
Soies II	6 μm < L < 12 μm	2 μm < L < 3 μm
Distance intersétulaire	1.5 μm < d < 2.5 μm	2.5 μm < d < 5 μm

c) Les mandibules de *Penilia avirostris*, doublées par une paire de maxilles à fortes soies plumeuses, sont tronquées à leur extrémité; elles offrent une surface fonctionnelle de forme elliptique (environ 25 μm sur 15 μm), limitée par deux courbes concentriques de dents (Pl. III, 9). Une telle structure est celle d'un appendice broyeur.

Au contraire, chez *Evadne* sp., la configuration des mandibules correspond à un mécanisme de cisaillement : les extrémités sont, en effet, taillées en biseau et l'arête ventrale garnie de fortes dents (Pl. III, 11).

CONCLUSIONS

L'examen comparatif au microscope électronique à balayage de *Penilia avirostris* et des trois espèces du genre *Evadne*, révèle des différences morphologiques importantes dans les appareils de capture et de fragmentation des particules alimentaires.

Ces différences confirment, d'un strict point de vue taille des proies, les préférences alimentaires des deux groupes de Cladocères : chez *Penilia avirostris*, le maillage du filtre constitué par les pattes thoraciques (Tableau I) et la morphologie des gnathites et de la mandibule sont en accord avec le régime alimentaire préférentiel à base de particules de 1 à 20 μm déterminé expérimentalement par GORE (1980). Au contraire, chez les trois espèces du genre *Evadne*, le système sétifère et l'organisation des gnathites et de la mandibule permettent la capture de proies plus grosses (20 μm et plus).

BIBLIOGRAPHIE

- BARNES, R. D. (1968) — *Invertebrate Zoology*. Ed. W. B. Saunders Company (Philadelphia, London, Toronto), 440-446.
- DELLA CROCE, N. (1974) — Cladocera. *Cons. intern. Explor. de la Mer, Zooplankton*, 143.
- GAINO, E. (1971) — Dimorfismo sessuale a livello embrionale in *Penilia avirostris* DANA. *Cah. Biol. Mar.*, 12, 283-289.
- GORE, M. A. (1980) — Feeding experiments on *Penilia avirostris* DANA (Cladocera : Crustacea). *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 44, 253-260.

- LOCHHEAD, J. H. (1936) — On the feeding mechanism of the ctenopod Cladocera, *Penilia avirostris* DANA. *Proc. Zool. Soc. London*, **1**, 335-355.
- MEURICE, J. CL. (1980a) — Étude morphologique au microscope électronique à balayage de deux Cladocères marins : *Evadne spinifera* P. E. MULLER, 1868 et *Evadne tergestina* CLAUS, 1877. *C. R. Acad. Sc. Paris*, **290**, série D, 1139-1140.
- MEURICE, J. CL. (1980b) — Étude au microscope électronique à balayage des trois espèces du genre *Evadne* (Cladocères marins). *Rapp. Comm. int. Mer Médit.* (Congrès de Cagliari, Comité du plancton, 1980), **27**, 7, 159-160.
- MEURICE, J. CL. (1980c) — Aspects morphologiques vus au microscope électronique à balayage d'un Cladocère marin calyptomère : *Penilia avirostris* DANA. *Rapp. comm. int. Mer Médit.* (Congrès de Cagliari, Comité du plancton, 1980), **27**, 7, 161-162.
- MEURICE, J. CL., J. CL. BUSSERS et PH. MONOYER (1979) — Aspects morphologiques des espèces du genre *Evadne* (Cladocères marins) observées au microscope électronique à balayage. *Annls Soc. r. zool. Belg.*, **109** (2-4), 109-116.
- MONOYER, PH. et J. CL. BUSSERS (1978) — Étude morphologique de l'organe nucal, de l'organe frontal, des appendices et du tégument de trois espèces de Cladocères (*Podon leuckarti*, S. O. SARS, 1861; *Podon intermedius*, LILLJEBORG, 1853; *Evadne nordmanni*, LOVEN, 1835) de la mer du Nord. *C.R. Acad. Sc. Paris*, **287**, série D, 321-322.
- MONOYER, PH. et J. CL. BUSSERS (1979) — Étude au microscope électronique à balayage de trois genres de Cladocères marins. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, **25/26**, 8, 129-130.
- MORDUKHAI-BOLTOVSKOI, PH. D. (1968) — On the taxonomy of the Polyphemoïdae. *Crustaceana*, **14**, 197-209.
- NIVAL, S. et S. RAVERA (1979) — Morphological study of the appendages of the marine Cladocera *Evadne spinifera* MULLER by means of the scanning electron microscope. *J. Plankt. Res.*, **3**, 207-213.
- RAMIREZ, F. C. et P. DE VREEZE (1974) — Taxonomia y distribucion de los Cladoceros (Crustacea, Phyllopoda) de un sector de la plataforma Bonaerense y adyacencias. *Physis.*, **33**, 511-526.