Remarques préliminaires sur la glande de mue de *Carcinus mediterraneus* infestés par *Sacculina carcini*

par Nicole ANDRIEUX

(Laboratoire de Physiologie des Invertébrés
de la Faculté des Sciences, F 34 - Montpellier)

Résumé

Des relations précises ayant été établies chez les Décapodes entre le système radiculaire de la Sacculine et certains organes de son hôte, nous nous sommes demandé si de telles relations existaient entre les racines du parasite et la glande de mue du crabe *Carcinus mediterraneus*. Nous avons procédé à plusieurs séries de coupes histologiques.

Les résultats montrent que les crabes à Sacculine interne et qui ont un cycle de mue presque normal peuvent posséder des glandes de mue envahies par les racines, tandis que les crabes à Sacculine externe, dont le cycle de mue est stoppé, peuvent posséder des glandes Y intactes.

Le degré d'envahissement de ces glandes par le système radiculaire de la Sacculine est variable d'un individu à l'autre.

L'étude histologique des glandes envahies par les racines de Sacculine ne démontre pas à première vue une modification des cellules sécrétrices. Dans l'état actuel de nos recherches, il ne semble donc pas exister de relation directe de cause à effet entre la présence de racines de Sacculine dans la glande de mue de l'hôte et le blocage du cycle des mues observé chez les crabes parasités.

Summary

In Decapoda, precise relationships have been established between radicular system of *Sacculina* and some organs of its host. We have wondered if such relationships exist between the parasite roots and the molting gland of the crab *Carcinus mediterraneus*. Several sets of histological sections have been carried out resulting in the following conclusion: crabs with internal

Sacculina and almost normal molting cycle, can possess Y-organs invaded with the roots, whereas crabs with external *Sacculina* whose molting cycle is brought to a stop can display undamaged Y-glands.

The invasion degree of these glands by the radicular system of *Sacculina*, differs from one crab to another. At first glance, histological study of invaded glands is not demonstrative of a modification concerning secretory cells.

At the present stage of our researches, causality does not seem existing between presence of *Sacculina* roots invading the host's Y-organ, and molt-cycle stop observed among parasited crabs.

Nous avons été amenée, dans le contexte de recherches sur la mue et la régénération de *Carcinus mediterraneus* parasités par *Sacculina carcini* Thompson, à aborder le problème de l'influence possible de la Sacculine sur les glandes Y de leurs hôtes. Il est, en effet, bien connu que les crabes parasités par *Sacculina carcini*, ont leur cycle de mue arrêté dès que le parasite devient externe. Dans l'état actuel de nos connaissances, la cause de ce blocage brutal de la mue de l'hôte, blocage qui s'effectue à une étape déterminée de la vie du parasite, n'a pas encore été élucidée.

On sait, d'autre part, que le déterminisme du cycle de la mue et les processus qui s'y rattachent sont sous contrôle neuro-hormonal. La glande Y, située dans le céphalothorax, est responsable de la production de l'hormone de mue (M. H.), et joue un rôle essentiel : en effet, l'ablation bilatérale de cet organe conduit à un arrêt du cycle de la mue de l'individu opéré (Echalier, 1954-1959). Par ailleurs, l'organe X, qui fait partie du complexe neurosécréteur pédonculaire, produit une hormone inhibitrice de la mue (M.I.H.) (Carlisle et Knowles, 1959).

Il semble que la sécrétion de l'hormone de mue soit sous la dépendance de l'hormone inhibitrice pédonculaire : en effet, l'hormone de la glande Y ne déclenche la mue que lorsqu'il y a un arrêt, encore mal défini, dans l'action de l'hormone inhibitrice produite au niveau des pédoncules oculaires (Needham, 1965 ; Passano, 1960 ; Vernet-Cornubert, 1960).

Il était donc permis de penser que l'arrêt des mues chez les *Carcinus* sacculinés était lié à une modification éventuelle de la glande de mue, soit sous l'influence du développement radulaire du parasite, soit pour une toute autre raison survenant lors de la sortie de son sac viscéral. Nous savons, en effet, qu'il existe des relations certaines entre la présence de racines de Sacculine dans divers organes de leurs hôtes, et le fonctionnement de ces organes. C'est ainsi que Fischer (1928) a noté chez le Crabe *Carcinus maenas* parasité, une réduction importante de l'épithélium des tubes hépatiques, sans modification des cellules elles-mêmes. Il a également observé une dégénérescence des ovaires par transformation du parenchyme oocytaire et fragmentation des ovules. L'importance de ces transformations est, d'après cet auteur, proportionnelle à l'abondance des racines de Sacculine au contact des tissus incriminés.

Par ailleurs, Matsumoto (1952), travaillant sur *Charybdis japonica*, a signalé d'importants changements chez ces animaux : il a, en effet, observé une dégénérescence

complète des gonades sous l'influence des racines du parasite, sans qu'il y ait toutefois une corrélation directe entre cette atrophie et les modifications des caractères sexuels externes de *Charybdis japonica*. Par contre, il a noté que, lorsque le ganglion thoracique est envahi par un nombre important de racines, une relation existe entre l'importance du dommage causé au ganglion et l'étendue de la féminisation des caractères sexuels externes.

On a également signalé la présence de racines de Sacculine dans les glandes androgènes de *Carcinus maenas*. H. Charniaux-Cotton (1957) ainsi que Veillet et Graf (1965) ont, en effet, constaté une action de ces racines sur les glandes androgènes de leur hôte, se traduisant par une hypertrophie suivie d'une dégénérescence complète de ces massifs glandulaires. Il existe une relation entre l'importance de ces transformations et le degré de féminisation des individus considérés.

Enfin, Veillet (1955), travaillant également sur *Carcinus maenas*, a essayé de savoir si les modifications induites par la Sacculine « ne résultent pas de l'action directe de la Sacculine par l'intermédiaire de ses racines sur les organes neurosécréteurs ou la glande de mue de l'hôte ». Chez les Crabes à Sacculine externe, il n'a découvert que rarement la présence de racines dans le pédoncule oculaire et autour du ganglion thoracique, et exceptionnellement dans la glande de mue. Dans le cas des animaux à Sacculine interne, il n'a jamais observé de racines dans aucun de ces organes. Ces résultats lui ont permis de conclure à une action indirecte de la Sacculine sur les organes sécréteurs du *Carcinus*.

Ces diverses remarques nous ont incitée à examiner les glandes de mue de *Carcinus mediterraneus* à divers degrés de parasitisme, afin de vérifier si des interrelations analogues sont susceptibles d'exister entre les organes Y et les racines de la Sacculine. Nous avons pensé en effet qu'il pourrait être intéressant de relier l'état de la glande de mue au stade ou au degré d'évolution du parasite. Les glandes Y des *Carcinus* infestés sont-elles envahies par les racines de Sacculine et, dans ce cas, existe-t-il dans leur aspect histologique quelques modifications que l'on puisse mettre en parallèle avec le ralentissement et l'arrêt des mues de ces animaux ?

1. Méthodes :

Plusieurs séries de coupes histologiques ont été réalisées. Nous avons étudié l'état des glandes Y chez un certain nombre de *Carcinus* à Sacculine interne et à Sacculine externe, présentant des degrés divers d'envahissement par les racines du parasite.

Les coupes, transversales, intéressaient les animaux entiers, ce qui nous a permis de noter l'étendue du réseau de racines dans le corps de chaque spécimen. Les préparations, coupées à 5-7 μ , ont été colorées à l'hémalun-érythrosine-orange G, au trichrome de Masson et à l'hématoxyline de Gomori.

2. Aspect histologique des glandes envahies :

Les glandes de mue normales sont deux massifs compacts, composés de nombreuses petites cellules disposées en cordons plurilobés. Ces cellules sont de forme polyédri-

que et possèdent des noyaux arrondis à chromatine dense. Le cytoplasme est peu abondant et d'apparence homogène (photo n° 1). Gabe (1956), Echalié (1959) et Durand (1960) ont décrit dans la glande Y, en rapport avec les étapes du cycle d'intermue, quelques transformations nucléaires et cytoplasmiques correspondant aux différents stades d'un cycle sécrétoire.

Nous avons examiné l'état de la glande Y de plusieurs *Carcinus* à divers stades de parasitisme afin de juger d'éventuelles modifications du tissu glandulaire (photos n° 2, 3 et 4).

Dans le cas de *Carcinus* à Sacculine interne comme à Sacculine externe, les racines, situées dans le tissu conjonctif entourant la glande, et en nombre variable (de 2 à 15 par organe), s'insinuent sous l'enveloppe conjonctive de la glande, entre les cordons cellulaires avec lesquels elles sont en contact étroit.

Tous les cas examinés de glandes de mue envahies par de nombreuses racines ont montré qu'il n'y a dans ces organes ni modification, ni lésion, ni dégénérescence du tissu glandulaire. La glande envahie n'« éclate » que très exceptionnellement (un seul cas observé (photo n° 2) et conserve toujours, même remplie de racines, son aspect compact. Il se produit un simple refoulement des cordons cellulaires par intrusion des racines. Tout au plus, peut-on noter dans certains cas une distension de la glande de mue, due au volume total des racines qui ont pénétré à l'intérieur.

Les glandes Y des *Carcinus* à Sacculine interne se trouvant en C₄ présentent toutes le même aspect : ces glandes sont très compactes et le réseau de cordons cellulaires très serré, ce qui délimite des espaces sanguins peu importants. De fines travées de tissu conjonctif divisent ces cordons en lobes irréguliers. Les cloisons entre les cellules sont bien visibles, et celles-ci sont de taille régulière avec un cytoplasme peu abondant, mais bien colorable. Les noyaux sont très nombreux, arrondis, de taille uniforme, à chromatine très dense régulièrement répartie. Certains, en nombre peu élevé, sont pycnotiques, comme cela se produit parfois en C₄. On note la présence de nombreux éléments sanguins dans chaque glande de mue.

Nous avons également examiné des *Carcinus* à Sacculine interne se trouvant à divers stades du cycle d'intermue. Nous citerons comme exemple un individu présentant

Grossissement : 287

PHOTO N° 1 : Glande de mue d'un *Carcinus mediterraneus* indemne au stade C₄ du cycle d'intermue
l = 12,60 mm

PHOTO N° 2 : Glande de mue d'un *Carcinus mediterraneus* présentant un parasite interne très développé ; stade C₄ de l'intermue. Noter la présence de nombreuses racines de Sacculine (r) à l'intérieur de la glande (g), complètement envahie
l = 10,95 mm

PHOTO N° 3 : Glande de mue indemne d'un *Carcinus mediterraneus* porteur d'une Sacculine externe (vue partielle)
l = 30 mm

PHOTO N° 4 : Glande de mue envahie de racines (r) d'un *Carcinus mediterraneus* porteur d'une Sacculine externe
l = 15,30 mm

Remarque : Ces individus ne présentent pas tous la même largeur céphalothoracique : l, d'où les différences de volume des glandes Y photographiées.

sept racines dans une glande Y, et se trouvant au stade A_2 du cycle. La glande envahie est identique à une glande indemne d'un individu normal au même stade. Le réseau de travées cellulaires est très lâche, les limites cellulaires sont nettes et les cellules de taille uniforme. Le cytoplasme est abondant et faiblement colorable ; les noyaux, moins nombreux qu'en C_4 , sont assez volumineux, arrondis, clairs, à chromatine éparse ou disposée à la surface interne de la membrane nucléaire.

Nous n'avons pu noter, au cours de ces premières observations, qu'une légère modification portant sur la forme des noyaux placés directement au contact des racines du parasite : ces noyaux sont parfois aplatis et ovalaires. Il ne s'agit là très certainement que d'un tassement des noyaux dans des tissus comprimés par les racines du parasite.

Dans le cas de crabes à Sacculine externe, toutes les glandes de mue, envahies ou non, ont exactement le même aspect (photos n° 3 et 4) : leur forme générale est très compacte, avec un réseau de cellules très serré. Le cytoplasme réduit est bien colorable, les noyaux sont tassés les uns contre les autres, arrondis, à chromatine dense se présentant quelquefois sous forme de blocs compacts fortement colorés par l'hématoxyline. De nombreuses cellules sanguines sont présentes. Cet aspect des glandes Y de *Carcinus* à Sacculine externe rappelle très visiblement celui que nous avons noté dans les glandes de crabes normaux, ou à Sacculine interne, au stade C_4 de l'intermue. Toutefois, ces observations n'étant que préliminaires, ceci reste à vérifier, comme nous comptons le faire par la suite.

Nous n'avons donc noté aucune modification particulière des organes Y envahis, portant sur leur volume, la forme ou la densité des noyaux, l'importance du cytoplasme ou le nombre des éléments sanguins. Les racines de Sacculine ne causent par conséquent ni lésion, ni désorganisation du tissu glandulaire où elles pénètrent. Tous les individus examinés présentent, même envahies de racines, des glandes Y intactes et identiques chez les *Carcinus* parasités à celles d'individus normaux se trouvant à un stade correspondant du cycle d'intermue.

3. Résultats :

a) Il faut tout d'abord noter que les racines du parasite n'envahissent pas les organes Y de tous les *Carcinus* observés, et qu'elles n'envahissent pas forcément les deux glandes de mue d'un même animal. Tous les individus ne présentent donc pas de racines de Sacculine dans leurs glandes de mue, bien que ces organes puissent être infestés dès que le parasite est interne. Le pourcentage de *Carcinus* à Sacculine interne, dont les glandes sont envahies, est d'environ 40 %, soit un peu moins de la moitié des cas étudiés. Nous avons retrouvé ce même pourcentage de 40 % chez les crabes à Sacculine externe. Or, les animaux à Sacculine interne ont un rythme de mues normal, tandis que ceux dont le parasite est externe voient leurs cycles de mues bloqués.

En outre, le nombre de racines dans les glandes Y des *Carcinus* à Sacculine externe n'est pas supérieur à celui observé chez les spécimens à Sacculine interne.

b) Nous avons pu constater qu'il existait un rapport entre l'extension des racines de la Sacculine et la présence éventuelle de ces racines dans la glande de mue. Ceci est particulièrement visible chez les individus à Sacculine interne, pour lesquels pédoncules

oculaires, système nerveux et glandes de mue indemnes se rencontrent chez les *Carcinus* dont le parasite était la plupart du temps très réduit ou relativement peu développé. Par contre, les *Carcinus* possédant une Sacculine interne extrêmement importante présentent des pédoncules oculaires, un système nerveux et des glandes de mue envahies de racines, bien que leurs mues ne soient pas interrompues et suivent un rythme presque normal.

Les racines de la Sacculine semblent donc ne pénétrer dans la glande Y que lorsque le parasite a atteint un certain degré de développement ou lorsqu'il présente, même jeune, un réseau important de racines. L'envahissement de la glande serait donc fonction, en majeure partie, du développement du parasite ou de la durée d'infestation de l'hôte.

Toutefois, la réciproque n'est pas toujours exacte, et une extension importante du système radiculaire de la Sacculine n'entraîne pas forcément un envahissement des glandes Y. C'est ainsi que, dans le cas des crabes à Sacculine externe caractérisés par l'absence totale de mues, et dont le système de racines est toujours très étendu, des glandes de mue infestées n'ont été observées que dans moins de la moitié des cas étudiés.

— Par conséquent, ayant recherché si l'arrêt des mues observé chez les crabes à Sacculine externe est lié à la présence de racines du parasite dans les glandes Y, nous avons pu voir plus haut qu'il n'en est rien. En effet, dans plusieurs cas (60 %), les glandes de mue ne sont pas envahies par les racines de Sacculine alors que le blocage des mues est effectif chez tous les *Carcinus* porteurs d'un parasite externe.

c) Nous nous sommes également demandé s'il existait un lien entre la présence de racines dans la glande de mue et le ralentissement de l'intermue des crabes à Sacculine interne. Cela ne semble pas être le cas : nous citerons par exemple un *Carcinus* qui, présentant quatre racines de Sacculine dans une de ses glandes Y, se trouvait en C₄ au quatrième jour de l'intermue ; un second individu dont la glande Y était envahie par sept racines volumineuses se trouvait, le lendemain de la mue, au stade A₂. Ces deux animaux présentaient donc, jusqu'au jour de leur prélèvement, un cycle d'intermue normal. Nous avons, au contraire, observé un *Carcinus* dont les deux glandes Y étaient indemnes, mais qui n'était qu'en C₄ au moment où un témoin normal de même taille se trouvait à la fin de D₂.

Ce n'est donc pas la présence de racines de Sacculine dans les glandes de mue des hôtes infestés qui est responsable de l'allongement de l'intermue que nous avons observé par ailleurs chez les crabes à Sacculine interne. On peut dire, par conséquent, que ni ce ralentissement, ni l'arrêt des mues chez les crabes à Sacculine externe, ne sont directement liés au degré d'envahissement des organes de mue de leurs hôtes.

d) Nous avons, enfin, cherché à savoir si l'envahissement des glandes Y n'est pas lié, ou parallèle, à la présence simultanée de racines de Sacculine (interne ou externe) dans le système nerveux central ou les pédoncules oculaires de l'hôte.

Il est évident que la présence simultanée de très nombreuses racines dans les trois organes, va toujours de pair avec un important développement du système radiculaire du parasite. Toutefois, dans plusieurs exemples, nous avons noté la présence de

racines dans les glandes de mue d'un animal donné, alors que son système nerveux et ses pédoncules oculaires étaient indemnes. Ceci semble indiquer que l'hypothèse d'une action indirecte de la Sacculine sur la glande de mue, par l'intermédiaire de racines infestant le pédoncule oculaire, est à rejeter.

On pouvait, en effet, supposer que l'inhibition portée par la Sacculine externe sur la mue du Crabe se traduisait par une activation de l'organe X pédonculaire, conduisant à une hypersécrétion de l'hormone inhibitrice de la mue sécrétée par celui-ci, donc à un blocage accru s'exerçant sur la glande Y. Au moyen d'expériences d'ablation des pédoncules oculaires chez des *Pachygrapsus* parasités par *Sacculina carcini*, Vernet-Cornubert (1958) a également écarté cette éventualité, le cycle de la mue ne se déclenchant jamais à la suite de ces opérations.

Il ne semble donc pas exister de relation de cause à effet, entre la présence de racines dans les pédoncules oculaires, et l'arrêt des mues des *Carcinus* parasités.

Conclusion :

Nous pouvons établir, à partir de ces premiers travaux, les quelques conclusions suivantes dont certaines restent à vérifier ultérieurement.

Il n'existe aucune relation valable entre l'infestation des glandes Y et l'absence de mues des *Carcinus* parasités : dans plusieurs cas, les glandes ne sont pas envahies par les racines de Sacculine, bien que des modifications étendues du cycle de mue soient effectives. En outre, les glandes infestées conservent, dans quelque cas que ce soit, un aspect histologique normal. L'étendue de l'inhibition n'est donc pas liée à la présence de racines de Sacculine dans les glandes Y. L'envahissement de ces organes, qui paraît en fait une simple conséquence d'un développement important du système radiculaire du parasite, ne semble pas provoquer l'arrêt des mues observé chez tous les *Carcinus* à Sacculine externe.

Nous pouvons donc conclure que les Crabes parasités ont leur cycle de mue arrêté d'une manière très certainement indirecte, ne faisant pas intervenir une action par contact étroit des racines de Sacculine sur les glandes Y. Cette conclusion rejoint celle à laquelle Veillet (1955) avait abouti en utilisant d'autres méthodes, telles que la dissection de nombreux *Carcinus* parasités. Il n'est cependant pas possible, dans l'état actuel des recherches entreprises, de nier définitivement toute action directe du parasite sur les processus sécrétoires proprement dits des glandes de mue.

Bibliographie

- CARLISLE (D. B.) and KNOWLES (F. G. W.), 1959. — Endocrine control in crustaceans. University Press, Cambridge, 1-120.
- CHARNIAUX-COTTON (H.), 1957 b. — Morphologie de la glande androgène chez *Orchestia gammarella* et *Carcinus maenas*. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 82, 193.
- DURAND (J. B.), 1960. — Limb regeneration and endocrine activity in the crayfish. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole*, 118, 250-261.

- ECHALIER (G.), 1954. — Recherches expérimentales sur le rôle de l'organe Y dans la mue de *Carcinus maenas*. *C.R. hebdomadaire Séances Acad. Sci., Paris*, 238, 523-525.
- , 1959. — L'organe Y et le déterminisme de la croissance et de la mue chez *Carcinus maenas* (L.), Crustacé Décapode. *Annls. Sci. nat. Zool. Biol. Anim.*, 12^e série, 1, 1-57.
- FISCHER (E.), 1928. — Sur les modifications d'un organisme (crabe) envahi par un parasite (Sacculine). *C.R. Séanc. Soc. Biol.*, XCVIII, 837-839.
- GABE (M.), 1953 a. — Sur l'existence, chez quelques Crustacés Malacostracés, d'un organe comparable à la glande de la mue des Insectes. *C.R. hebdomadaire Séances Acad. Sci., Paris*, 237, 1111-1113.
- , 1956. — Histologie comparée de la glande de mue (organe Y) des Crustacés Malacostracés. *Annls. Sci. Nat. Zool. Biol. Anim.*, 11^e série, 18, 145-152.
- MATSUMOTO (K.), 1952. — On the sacculinization of *Charybdis japonica* (A. Milne-Edwards). *Biol. J. Okayama Univ.*, 1, 1-2, 84-89.
- , 1954. — Neurosecretion in the thoracic ganglion of the crab *Eriocheir japonicus*. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole*, 106, 1, 60-68.
- NEEDHAM (E. A.), 1965. — Regeneration in Arthropoda and its endocrine control. In « Regeneration in Animals and Related Problems », Kiortsis, V. and Trampusch, H.A.L., North-Holland Publ. Comp., Amsterdam, Sect. II, 283-333.
- PASSANO (L. M.), 1960. — Molting and its control. In « Physiology of crustacea », Ed. by Waterman, T.H., Academic Press, New York, I, 473-536.
- VEILLET (A.), 1955. — Remarque sur l'influence de la Sacculine sur les organes endocrines des crabes. *Bull. Séanc. Soc. Sci. Nancy*, Septembre 1955, 1-2.
- et GRAF (F.), 1965. — Inversion sexuelle et glande androgène chez quelques Crustacés. *Acad. Soc. Lorr. Sciences*, 5, 4, 295-308.
- VERNET-CORNUBERT (G.), 1958. — Recherches sur la sexualité du crabe *Pachygrapsus marmoratus* (Fabricius). *Archs. Zool. exp. gen.*, 96, 101-276.
- , 1960. — Connaissances actuelles sur le déterminisme hormonal de la mue chez les Décapodes, et étude de quelques phénomènes qui lui sont liés. *Archs. Zool. exp. gen.*, 99, 2, 57-76.
-