Démographie et phénomène de compétition intraspécifique des *Gymnophallidae* Morozov, 1955 chez les deuxièmes hôtes intermédiaires (*Trematoda*, *Digenea*)

par P. BARTOLI

Laboratoire de Zoologie marine, Faculté des Sciences et Techniques Saint-Jérôme,
Université Aix-Marseille III, F 13397 Marseille Cedex 4.

RESUME. Dans le cycle biologique hétéroxène des *Gymnophallidae*, le premier hôte intermédiaire est habituellement un Lamellibranche, beaucoup plus rarement un Prosobranch. Dans la majorité des cas, les deuxièmes hôtes sont des Pélécytopodes, peu fréquemment des Prosobranches ou des Annélides polychètes. L'hôte émetteur est donc le plus souvent sédentaire ; cette particularité est un handicap pour une large dissémination des éléments infestants. Les hôtes récepteurs sont, eux aussi, relativement immobiles ; ils ne peuvent donc explorer la totalité du milieu ce qui est désavantageux pour le parasite. Pour contourner de telles difficultés, les *Gymnophallides* se sont adaptés en produisant de grandes quantités de cercaires (plusieurs centaines de milliers et même plusieurs millions selon les espèces). Suivant la nature du milieu dans lequel se déroule le cycle biologique on observe alors : — soit une dispersion des éléments infestants (milieu marin de mode plus ou moins agité) — soit au contraire une concentration des cercaires (milieu lagunaire confiné ou étangs saumâtres fermés).

Chez les *Gymnophallidae* caractéristiques des milieux fermés, les deuxièmes hôtes intermédiaires ne recrutent par leurs parasites de la même façon que ceux des espèces de *Gymnophallides* inféodées au milieu marin ouvert.

En milieu confiné, le recrutement des agents infestants ne se poursuit pas pendant toute la durée de la vie de l'hôte ; il tend vers une valeur optimum qui est atteinte lorsque le microhabitat est saturé : c'est un *recrutement limité*.

Accepté le 24 septembre 1980.

En milieu ouvert, les deuxièmes hôtes intermédiaires recrutent leurs parasites d'une manière qui paraît illimitée. Cette particularité est due au fait que des réactions palléales du Mollusque isolent les métacercaires du microhabitat dans lequel elles s'étaient initialement installées. Les métacercaires, parfaitement vivantes, sont ainsi regroupées au sein de sphérules et celles-ci sont progressivement repoussées à l'intérieur des tissus de l'hôte. Les métacercaires sont donc retirées en permanence du microhabitat extrapalléal et deviennent des parasites intrapalléaux. Ainsi le microhabitat demeure toujours disponible pour de nouvelles infestations et ne se sature jamais.

Demography and intraspecific competition of Gymnophallidae Morozov, 1955 in the second intermediate hosts.

SUMMARY. *In Gymnophallidae life-cycle, the primary host is very often a Lamelli-branch, rarely a Prosobranch; the second intermediate host is usually a Pelecypod, rarely a Prosobranch or an Annelid. The first host is generally sedentary; consequently, cercariae are not widely spread. The second intermediate host cannot explore all the environment. These characters are not in favour of the parasite. Adaptation of Gymnophallid cycle consists in a very large cercarial productivity (several millions for only one first host).*

The recruiting modalities of Gymnophallid larvae by the second intermediate host are not always the same. Two different mechanisms have been discovered.

The first one consists of a limited recruiting. The number of metacercariae is not always growing up during the host-life. This number depends on the volume of microhabitat. The top number is reached when microhabitat is saturated.

The second one consists of a illimited recruiting. The number of parasites increases during all the second host life. This peculiarity is possible because the metacercariae are permanently carried out of the microhabitat where they had settled. Parasites are indeed progressively surrounded by pallial proliferations and become enclosed inside pockets of host tissues. Thus, microhabitat is always free of parasites and infection can go on.

There must be a correlation between the mechanism of the recruitment of Gymnophallid larvae by a given second host and the characteristics of the environment where the life cycle unfolds.

In confined environment (almost closed lagoons, brackish ponds) the number of cercariae is very large and the recruitment observed is limited. Then, the host-life is preserved.

In wide open stations, where hydrodynamism is important, cercariae are scattered. The recruitment observed is illimited. This peculiarity is probably an adaptative factor permitting concentration of larvae in the second intermediate host.

Les *Gymnophallidae* Morozov, 1955 sont des parasites qui au stade adulte se rencontrent dans l'appareil digestif des Oiseaux de rivages marins (Laro-limicoles et Anatidés). Leur cycle biologique est hétéroxène ; le premier hôte intermédiaire est généralement un Lamellibranche, plus rarement un Prosobranch. Le deuxième hôte intermédiaire est habituellement un Pélécy-pode ; dans les conditions naturelles, plusieurs espèces peuvent être simultanément parasitées par les métacercaires d'un même *Gymnophallide* : c'est l'euryxénie selon L. Euzet et C. Combes (1980). Plus rarement, le deuxième hôte est un Prosobranch ou une Annélide polychète, et dans ce cas il y a généralement oioxénie.

I - Généralités sur la démographie des *Gymnophallidae*

Le cycle biologique des *Gymnophallidae* est caractérisé, au niveau des stades larvaires, par une très grande productivité. Chez le premier hôte intermédiaire, le nombre de sporocystes peut être important ; ainsi par exemple, j'ai dénombré chez un seul *Scrobicularia plana* (Da Costa) plus de 58 000 sporocystes de *Gymnophallus fossarum* Bartoli, 1965. En conséquence, le nombre de cercaires produit par un seul individu est toujours très élevé. Les comptages révèlent qu'un exemplaire de *S. plana* peut donner naissance à presque 5 millions de cercaires de *G. fossarum*.

Ce grand nombre de cercaires ainsi libérées dans le milieu marin est largement amplifié par la combinaison de quatre facteurs d'accroissement :

1 - *La prévalence du parasitisme du premier hôte intermédiaire.* Elle est bien sûr très variable. Cependant, dans certaines stations comme la lagune de Beauduc (Camargue), j'ai noté des valeurs extrêmement élevées. Elle dépasse 10 % pour *S. plana* parasité par *G. fossarum* ; elle atteint 40 % pour *Abra ovata* (Philippi) parasité par *Gymnophallus nereicola* Rebecq et Prévot, 1962.

2 - *L'effectif de la population des premiers hôtes intermédiaires.* Il est aussi très variable. Dans certaines stations où les conditions de vie leur sont favorables, on observe la pullulation des premiers hôtes intermédiaires. Ainsi par exemple, dans la lagune de Beauduc précédemment citée, j'ai dénombré entre 80 et 100 individus de *Scrobicularia plana* par mètre carré. Par ailleurs, la surface occupée par la bio-cénose de *S. plana* peut être importante ; dans la lagune de Beauduc elle est de plusieurs dizaines d'hectares.

3 - *La longévité des cercaires.* Elle est relativement importante. En effet, à 20 °C, les cercaires de *G. fossarum* conservent leur pouvoir infestant pendant trois jours ; à 13 °C, la durée de vie des cercaires de *G. fossarum* s'élève à six jours.

4 - *Le mode du milieu.* Le cycle biologique de certaines espèces de *Gymnophallides* se déroule dans des biotopes caractérisés par un mode plus ou moins battu, donc plus ou moins dispersant. Par contre, le cycle biologique de certaines autres espèces de *Gymnophallides* se réalise dans des milieux plus calmes, voire dans des milieux

confinés ; dans de telles conditions, les agents infestants ne sont que très faiblement dispersés.

Lorsque ces facteurs biologiques et mésologiques agissent dans le même sens, la quantité de cercaires libérées dans le milieu devient prodigieuse. Ce cas est précisément réalisé dans certaines stations comme la lagune de Beauduc, en Camargue.

Les deuxièmes et les premiers hôtes intermédiaires appartiennent à la même biocénose. Ces deuxièmes hôtes se trouvent donc à l'endroit même où les innombrables cercaires sont émises. Lorsque ces deuxièmes hôtes sont des Lamellibranches (« suspension feeders »), les cercaires en suspension sont aspirées avec les courants inhalants ; lorsque ce sont des Annélides polychètes, celles-ci entretiennent dans leur galerie, grâce aux ondulations de leur corps, une circulation d'eau permanente qui entraîne les cercaires. Les très nombreuses cercaires ont donc de grandes chances d'être mises en contact avec le deuxième hôte ; après y avoir pénétré, elles évoluent en métacercaires. Signalons que le mode de recrutement des stades infestants par le deuxième hôte, qu'il s'agisse d'un Pélécy-pode ou d'une Polychète, peut être assimilé à une stratégie de type *r* (C. Combes, 1980).

J'ai abordé l'étude quantitative et dans les conditions naturelles, du devenir des effectifs métacercariens chez les deuxièmes hôtes, principalement lorsque ceux-ci sont confrontés à une aussi spectaculaire agression des agents infestants dans les milieux confinés.

II - Le recrutement limité

1 - *Mise en évidence.* Au sein d'une population monospécifique d'un deuxième hôte intermédiaire donné, on peut s'attendre à ce que le nombre de métacercaires parasitant chaque individu soit proportionnel à son âge. Il est évident que plus un hôte est resté longtemps en contact avec les agents infestants, plus il est parasité. A ce facteur temps s'ajoute, dans le cas des Lamellibranches deuxièmes hôtes, la capacité de filtration qui est d'autant plus importante que l'animal est plus gros donc plus vieux. Dans le cas des Polychètes, l'importance du courant d'eau qu'elles entretiennent dans leur galerie est aussi directement proportionnelle à leur taille et par là-même, à leur âge.

Le dénombrement de la totalité des métacercaires présentes dans chaque individu hôte montre bien en effet, un accroissement du nombre de parasites avec le temps ; cependant, cette particularité s'observe seulement chez les animaux relativement jeunes. Chez les individus plus âgés le nombre de métacercaires tend à se stabiliser. Il existe donc une valeur limite d'effectif.

Ce phénomène a été observé à différentes reprises soit chez *Cerastoderma glaucum* (Bruguère) parasité par *Gymnophallus fossarum* (fig. 1 A) soit chez *Nereis diversicolor* Müller parasité par *G. nereicola* (fig. 1 B). Chacune de ces deux courbes a été réalisée à partir d'un lot de deuxièmes hôtes prélevés à un moment donné et en un même point au sein de l'endémioptopie du parasite.

Fig. 1. Saturation des microhabitats du deuxième hôte intermédiaire par les métacercaires : le recrutement tend vers un optimum chez les individus âgés.

A. Cas de *Cerastoderma glaucum* parasité par *Gymnophallus fossarum*.

B. Cas de *Nereis diversicolor* parasité par *G. nereicola*.

2 - *Interprétation du phénomène.* Les métacercaires des Gymnophallides sont libres, jamais enkystées.

Chez les Lamellibranches, elles se répartissent dans l'espace extrapalléal, donc entre le manteau et la coquille. J'ai montré que les métacercaires de *Gymnophallus fossarum* se rencontrent exclusivement dans des fractions rigoureusement bien délimitées de cet espace extrapalléal, véritables microhabitats du parasite (1973 a et b ; 1978). Ces microhabitats ne sont pas absolument identiques chez les différents deuxièmes hôtes d'un même Gymnophallide.

Chez les Annélides polychètes, les métacercaires de *G. nereicola* sont exclusivement localisées dans les parapodes, au niveau de l'espace périaculaire, préférentiellement dans les rames sétigères ventrales (Bartoli, 1974).

Il est évident que des microhabitats aussi étroitement délimités traduisent des exigences vitales extrêmement précises pour chaque espèce de métacercaires. Dès les sites. Il en résulte que la quantité maximale de métacercaires susceptible de se trouver dans un hôte est directement proportionnelle au volume du ou des microhabitats occupés ; elle ne peut dépasser une valeur limite au-delà de laquelle il y a saturation.

III - Le recrutement illimité

1 - *Mise en évidence.* Un phénomène tout à fait inverse à celui précédemment décrit a été mis en évidence chez *Venerupis decussata* (L.) parasité par *G. fossarum* et chez *Donax trunculus* parasité par *G. strigatus* Lebour, 1908. La courbe exprimant le nombre de métacercaires récoltées dans chaque Lamellibranche en fonction de leur âge, révèle que les individus âgés peuvent abriter une quantité de parasites théoriquement illimitée (fig. 2 A et 2 B). Chaque courbe a été obtenue à partir d'un prélèvement de Mollusques réalisé à un moment donné et en un même point dans l'endémioptopie du parasite concerné.

Fig. 2. Recrutement illimité des parasites : l'effectif des métacercaires tend vers des valeurs d'autant plus grandes que l'animal est plus vieux.

A. Cas de *Venerupis decussata* parasité par *Gymnophallus fossarum*.

B. Cas de *Donax trunculus* parasité par *G. strigatus*.

2 - *Interprétation du phénomène.* Le phénomène du recrutement illimité des Gymnophallides par certains deuxièmes hôtes intermédiaires n'est pas en contradiction avec celui que nous avons mis en évidence précédemment. On peut l'expliquer en se basant, dans ce cas encore, sur la notion de microhabitat.

J'ai montré dans un précédent travail (1973 b) que chez *Venerupis* (= *Tapes*) *decussata*, la totalité de l'effectif des métacercaires de *G. fossarum* est réparti dans l'espace extrapalléal périphérique. Lorsque les jeunes métacercaires s'y installent, elles s'immobilisent contre la ligne d'insertion du manteau sur le test. Des proliférations palléales de l'hôte circonscrivent alors progressivement les parasites. Ainsi sont constituées des vésicules renfermant un nombre plus ou moins grand de métacercaires. Au fur et à mesure que de nouvelles sphérules sont engendrées, les plus anciennes sont repoussées en direction du centre des valves (fig. 3 A et 3 B). Il résulte de cela que les métacercaires sont sans cesse retirées du microhabitat dans lequel elles se sont initialement installées. Le microhabitat demeure donc libre en permanence et ne peut pas se saturer : le recrutement peut donc se réaliser d'une manière théoriquement illimitée.

Chez *Donax trunculus* parasité par *Gymnophallus strigatus*, on observe des réactions palléales d'un type un peu différent de celui décrit chez *V. decussata* mais ayant un effet semblable : les métacercaires, enveloppées progressivement par des proliférations du manteau (fig. 4 A), deviennent des parasites « internes » (fig. 4 B). L'espace extrapalléal est donc indemne en permanence, ce qui assure un recrutement illimité.

Remarque. Malgré un recrutement illimité, les *Venerupis decussata* sont parfois moins parasités que *Cerastoderma glaucum* prélevés pourtant au même endroit. Cette distortion réside peut-être dans le fait que les cercaires de *Gymnophallus fossarum* pénètrent plus facilement dans les tissus souples de *C. glaucum* que dans ceux plus denses de *V. decussata*. Le « débit du recrutement », ou en d'autres termes la susceptibilité des hôtes vis-à-vis de leurs parasites, ne serait donc pas la même selon qu'il s'agit de *C. glaucum* ou de *V. decussata*.

IV - Compétition intraspécifique pour le microhabitat optimal

J'ai mis en évidence, chez les métacercaires de *Gymnophallus fossarum*, un phénomène de compétition pour l'occupation du microhabitat le plus favorable à l'intérieur de leur hôte *Cerastoderma glaucum*. Chez ce Lamellibranche, les parasites se répartissent dans deux types de microhabitats :

1. — l'espace extrapalléal *périphérique* qui s'étend tout le long de la bordure de chacune des deux valves. Il correspond à l'espace délimité par : — la face externe du manteau ; — la ligne d'attache des muscles rétracteurs palléaux sur la coquille (impression palléale) ; — la face interne de la coquille ; — le périostacum.

2. — l'espace extrapalléal *sous-articulaire* qui s'étale sur la face médiadorsale du Lamellibranche, sous la charnière, le long de l'isthme palléal, pratiquement dans l'intervalle compris entre les muscles adducteurs antérieur et postérieur.

Deux lots de *Cerastoderma glaucum* de tailles variées ont été prélevés le même jour, l'un en un point d'une station peu parasitée (milieu ouvert : lagune de Port-Saint-Louis-du-Rhône), l'autre en un point d'une station très parasitée (milieu confiné :

Fig. 3. Coupe transversale du bord palléal de *Venerupis decussata* parasité par *Gymnophallus fossarum*.

A. Les très jeunes métacercaires (m) s'installent dans le microhabitat extrapalléal (me), près de l'aire d'insertion du manteau sur le test (t). Les parasites sont progressivement entourés par des villosités qui se referment en vésicule (v).

B. Les sphérules anciennes sont repoussées vers le centre des valves au fur et à mesure que d'autres, plus récentes, sont engendrées. Le fait que les parasites sont sans cesse retirés du microhabitat évite sa saturation d'où un recrutement illimité.

Fig. 4. Coupe transversale de *Donax trunculus* parasité par *Gymnophallus strigatus*. Les métacercaires (m) s'installent dans le microhabitat extrapalléal (me), entre le manteau et la coquille (t). Des proliférations palléales englobent progressivement les métacercaires dans des vésicules (v) qui sont repoussées vers l'intérieur des tissus au fur et à mesure que d'autres se forment. Cette particularité a pour effet de libérer le microhabitat extrapalléal des parasites et de permettre un recrutement illimité.

lagune de Beauduc). Dans chaque Lamellibranche, toutes les métacercaires ont été dénombrées en tenant compte du microhabitat où elles ont été trouvées. Les résultats montrent que dans les stations peu parasitées, les métacercaires se répartissent préférentiellement dans le microhabitat sous-articulaire des *Cerastoderma glaucum* (microhabitat optimal) (tableau I et fig. 5). Mais ce microhabitat sous-articulaire ayant un volume peu important, il se sature rapidement. Aussi, dans les milieux très parasités, on observe une *inversion* des proportions : l'essentiel de l'effectif des métacercaires se situe, non plus sous la charnière, mais dans le microhabitat périphérique (microhabitat suboptimal).

Fig. 5. Compétition des métacercaires de *Gymnophallus fossarum* pour le microhabitat optimal chez *Cerastoderma glaucum*. Dans les stations peu contaminées (lagune de Port-Saint-Louis-du-Rhône) l'essentiel de l'effectif des parasites se situe dans l'espace extrapalléal sous-articulaire (eesa) (microhabitat optimal). Dans les stations confinées très parasitées (lagune de Beauduc), l'espace extrapalléal sous-articulaire se sature rapidement ; la plus grande partie de l'effectif des métacercaires se rencontre alors dans l'espace extrapalléal périphérique (eep) (microhabitat suboptimal).

Tableau I. Nombre de métacercaires de *Gymnophallus fossarum* trouvées dans les différents microhabitats de deux *Cerastoderma glaucum* de même âge (longueur : 2,25 cm), prélevés le même jour dans deux stations très différemment parasitées.

Microhabitat :	sous-articulaire	périphérique			Effectif total
		valve droite	valve gauche	les 2 valves	
Station peu parasitée : Lagune de Port-Saint-Louis	71	6	7	13	84
Station très parasitée : Lagune de Beauduc	298	3220	3450	6670	6968

Conclusions

Chez les *Gymnophallidae*, le recrutement des agents infestants par le deuxième hôte intermédiaire est du type passif. En effet, la rencontre hôte-parasite semble le fait du seul hasard. La production d'une grande quantité de cercaires apparaît donc comme une nécessité qui est d'ailleurs d'autant plus impérative que les premiers et les deuxièmes hôtes intermédiaires ne se déplacent pas. Cette sédentarité confère à l'hôte émetteur un impact relativement ponctuel et aux hôtes récepteurs l'impossibilité d'explorer la totalité du milieu. Chez les *Gymnophallidae*, la forte production de cercaires peut donc être interprétée comme un facteur adaptatif.

En face d'une quantité de cercaires aussi élevée, les deux modes de recrutement limité ou illimité peuvent être également interprétés comme des phénomènes adaptatifs.

Le recrutement illimité paraît se réaliser chez des Lamellibranches vivant en milieu ouvert donc dispersant. Une telle particularité permet aux individus deuxièmes hôtes situés à proximité de l'hôte émetteur, d'accumuler un grand nombre de métacercaires. Ce type de recrutement a donc pour effet d'éviter le gaspillage des éléments infestants.

Lorsque le milieu est confiné, la quantité de cercaires présentes dans l'eau, est extrêmement grande. Dans ces conditions, si les deuxièmes hôtes recrutaient leurs parasites d'une manière illimitée, ils seraient à plus ou moins brève échéance voués à une mort certaine, ce qui serait désavantageux pour le Trématode. C'est donc le mode de recrutement limité qui a été sélectionné par le parasite. On observe alors une saturation de certains microhabitats, ce qui a pour conséquence une modification du comportement de l'hôte. Ces changements éthologiques ont pour résultat, non de tuer le deuxième hôte mais de le rendre plus accessible à l'Oiseau prédateur hôte définitif dans lequel les métacercaires évoluent en adultes. Ce phénomène a reçu le nom de *favo-risation* (C. Combes, 1980). Ainsi, bien qu'une importante quantité de métacercaires

soit perdue du fait de la saturation des microhabitats, toutefois un grand nombre de parasites peut accéder à l'hôte définitif ce qui donne une valeur positive au bilan du cycle. Les espèces de *Gymnophallides* dont le cycle biologique se déroule en milieu confiné tirent donc un avantage certain du recrutement limité des parasites par les deuxièmes hôtes intermédiaires.

Bibliographie

- Bartoli P.: La pénétration et l'installation des cercaires de *Gymnophallus fossarum* P. Bartoli, 1965 (*Digenea, Gymnophallidae*) chez *Cardium glaucum* Bruguière. *Bull. Mus. Hist. Nat. Paris*, 3^e sér., n° 117, zoologie, 1973 a, 91, 319-334.
- Bartoli P.: Les microbiotopes occupés par les métacercaires de *Gymnophallus fossarum* P. Bartoli, 1965 (*Trematoda, Gymnophallidae*) chez *Tapes decussatus* L. *Bull. Mus. Hist. Nat. Paris*, 3^e sér., n° 117, zoologie, 1973 b, 91, 335-349.
- Bartoli P.: Un cas d'exclusion compétitive chez les Trématodes: l'élimination de *Gymnophallus choledochus* T. Odhner, 1900 par *G. nereicola* J. Rebecq et G. Prévot, 1962 en Camargue (France) (*Digenea, Gymnophallidae*). *Bull. Soc. Zool. France*, 1974, 99, 551-559.
- Bartoli P.: Modification de la croissance et du comportement de *Venerupis aurea* parasité par *Gymnophallus fossarum* P. Bartoli, 1965 (*Trematoda, Digenea*). *Haliotis*, 1978, 7, 23-28.
- Combes C.: Les mécanismes de recrutement chez les métazoaires parasites et leur interprétation en termes de stratégies démographiques. *Vie et Milieu*, 1980, 30 (sous presse).
- Euzet L., Combes C.: Les problèmes de l'espèce chez les animaux parasites. In: *Les problèmes de l'espèce dans le règne animal* (Ch. Bocquet, J. Générmont et M. Lamotte dir.). *Mém. Soc. Zool. France*, 1980, III, 239-285.
-