**RELATIONS HOTES-PARASITES DU TRÉMATODE
MICROPHALLUS PAPILLOROBUSTUS (RANKIN, 1940)**

**III — Facteurs impliqués dans les modifications
du comportement des *Gammarus* hôtes intermédiaires
et tests de prédation**

S. HELLUY*

RÉSUMÉ. Les réponses à certains stimulus de *Gammarus* parasités et sains sont étudiées expérimentalement. Sous l'influence de la métacercarie cérébrale de *Microphallus papillorobustus*, le préférendum lumineux des Gammarides est déplacé vers une zone d'intensité photique supérieure, le phototactisme devient fortement positif, le géotactisme de positif devient négatif, les réponses aux perturbations mécaniques sont transformées. Des tests de prédation montrent que les Gammarides à comportement modifié ont une probabilité accrue d'être consommés par un des hôtes définitifs du Trématode, le Goéland leucopée. La transmission du Ver est ainsi favorisée.

Host-parasite interfaces of the Trematode *Microphallus papillorobustus* (Rankin, 1940). III. Factors involved in the behavioural alterations of the *Gammarus* intermediate hosts and predator tests.

SUMMARY. The responses of infected and uninfected *Gammarus* to certain stimuli are experimentally studied. Under the influence of the cerebral metacercaria of *Microphallus papillorobustus*, the light preferendum of the Gammarids is shifted towards an area of higher illumination, the phototactism becomes strongly positive, the geotactism is reversed from positive to negative, the responses to mechanical disturbances are altered. Predator tests show that infected Gammarids are more vulnerable than uninfected ones to predation by one of the definitive host of the Trematode, *Larus cachinnans*. Thus the transmission is favoured.

Introduction

Dans les eaux saumâtres du littoral languedocien *Microphallus papillorobustus* (Rankin, 1940) Baer, 1943 (Trematoda : Microphallidae) infeste au stade métacercarie deux espèces-sœurs sympatriques de *Gammarus* (Crustacea : Amphipoda) appartenant au groupe *locusta* : *G. insensibilis* Stock, 1966 et *G. aequicauda* (Martynov, 1931).

* Laboratoire de Parasitologie comparée. Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Place Eugène Bataillon, F 34060 Montpellier Cedex.

Accepté le 21 avril 1983.

Les cercaires s'enkystent dans les ganglions cérébroïdes chez les juvéniles des deux espèces et chez *G. insensibilis* adulte ; chez *G. aequicauda* adulte les cercaires s'enkystent dans la chaîne nerveuse ventrale et les nerfs métamériques. Le comportement aberrant observé chez certains Gammarès est corrélé avec la présence dans leurs ganglions cérébroïdes de métacercaires matures de *M. papillorobustus* (Helluy, 1982, 1983a).

Holmes et Bethel (1972) ont établi que les changements de comportement liés au parasitisme résultent de changements de réponses à certains stimulus mésologiques et que le comportement modifié des hôtes intermédiaires favorise leur prédation par les hôtes définitifs des parasites (Bethel et Holmes, 1977).

Nous nous sommes proposé d'étudier dans le cas de *M. papillorobustus* quels étaient les stimulus en jeu dans les changements éthologiques des Gammarès et de tester leur prédation par un des hôtes définitifs du Trématode, le Goéland.

I — Comportement des Gammarès

MÉTHODES, TECHNIQUES ET MATÉRIEL

Les renseignements concernant le cycle de *M. papillorobustus*, les stations prospectées, les techniques de prélèvement, l'échantillonnage des Gammarès, leur classement en Gammarès à comportement modifié et Gammarès à comportement normal ainsi que les renseignements concernant le recensement des parasites ont été fournis précédemment (Helluy, 1982 et 1983a). Il est établi dans la dernière publication que, dans les stations étudiées, à l'époque de l'étude, tous les Gammarès dont le comportement est modifié sont porteurs d'au moins une métacercaire cérébrale mature de *M. papillorobustus*. Afin d'éviter une lourde périphrase les termes de Gammarès à comportement modifié, Gammarès à métacercaires cérébrales et parasités-cerveau seront employés indifféremment dans la suite de cet article.

Les tactismes chez les Gammarès sont assez peu étudiés. Holmes (1901) note « It seems to be a general rule that the aquatic Gammaridea are negatively phototactic ». Phipps (1915) insiste sur la variabilité des réponses de ces Amphipodes en fonction de l'état physiologique des animaux et des conditions mésologiques. Pardi et Papi (1961) signalent parmi les facteurs affectant le comportement photique des Crustacés : la température, la salinité, divers produits chimiques, l'état métabolique et l'âge. « In general, there is a greater photopositive tendency in younger as compared to adult stages ». Nous avons constaté que les juvéniles jusqu'en 3^e ou 4^e intermue restent volontiers immobiles accrochés à la paroi des bacs d'élevage dans le coin le plus éclairé, ce qui arrive rarement aux adultes. De plus quand, sous la loupe binoculaire, de jeunes Gammarès sont délogés de la poche incubatrice maternelle, ils se précipitent vers l'éclairage latéral. Ces observations, quant à la variabilité des réponses nous ont entraîné à standardiser le plus possible les expériences.

Le préférendum lumineux, le phototactisme et la distribution verticale des Gammares ont été étudiés. Les techniques utilisées sont grossières mais les différences de comportement entre Gammares parasités-cerveau et normaux sont assez tranchées pour être mises en évidence grâce à des protocoles rustiques. Dans chaque cas nous utilisons deux récipients homologues contenant l'un 40 Gammares adultes à comportement modifié, l'autre 40 Gammares adultes à comportement normal. Les récipients sont agencés de manière à fournir un choix de situations aux Amphipodes (fig. 1).

FIG. 1. — Appareillage des expériences de a) Préférendum lumineux, b) Phototactisme, c) Distribution verticale. Deux récipients de chaque type sont utilisés, l'un pour les Gammares à comportement modifié, l'autre pour les Gammares à comportement normal.

Préférendum lumineux : Une planche écornée à chaque coin inférieur afin de laisser passer les Gammares sépare les cristallisoirs (25 cm de diamètre, hauteur d'eau : 10 cm) en deux parties égales. L'une d'elle est recouverte de plastique noir.

Phototactisme : Cette expérience a lieu dans une pièce obscure. Deux bacs parallélépipédiques en plastique translucide blanc ($L \times l = 34 \times 25$ cm, hauteur d'eau : 10 cm) sont utilisés. Un trait médian parallèle aux petits côtés sépare chaque bac en deux zones. Une lampe à rhéostat (puissance 1 : 15 W, puissance 2 : 21 W) est placée à 10 cm d'une extrémité de chaque bac. Dans ces conditions l'intensité lumineuse est pratiquement semblable dans tout le récipient.

Distribution verticale : Cette expérience a lieu dans une chambre noire. La distribution verticale des Gammares est testée dans des éprouvettes de 2 litres (8 cm de diamètre, hauteur d'eau : 46 cm). Un morceau de tulle transparent ($L \times l = 6 \times 4$ cm) est maintenu à la surface de l'eau par une armature accrochée au bord du récipient. Les Amphipodes sont soumis à trois situations différentes : obscurité, « lumière au-dessus », « lumière au-dessous », dont la séquence varie suivant les séries d'expérience. A l'obscurité, les Gammares sont dénombrés à la lumière d'une lampe de

poche. Leur distribution n'est pas modifiée par cet éclairage le temps du comptage, si aucun mouvement brusque n'est accompli. Des lampes de 15 W sont disposées à 10 cm au-dessus de chaque éprouvette et à la base de chaque éprouvette.

Pour chaque expérience, dans chacun des deux récipients homologues, nous relevons toutes les 10 mn le nombre de Gammares présents dans une zone donnée. En ce qui concerne le préférendum lumineux, nous comptons les Gammares qui se trouvent dans le compartiment éclairé ; pour le phototactisme, les Gammares présents du côté opposé à la source lumineuse ; pour la distribution verticale, les Gammares présents sur la pièce de tulle en surface, et les Gammares nageant dans la colonne d'eau. Le chiffre manquant est déduit du total 40. Après chaque comptage les animaux sont dérangés à l'aide d'une baguette agitée dans le milieu. Les récipients sont remplis d'eau de mer 24 heures à l'avance. Un aérateur réglé à sa puissance maximum oxygène l'eau pendant cette période ; ce dispositif est retiré avant le début des expériences. Les comptages durent plusieurs heures. Les résultats de ces comptages sont présentés sous forme de graphiques (fig. 2 à 6).

Trois séries d'expériences ont été réalisées :

Série 1. La série d'expériences 1 a été effectuée avec un mélange de *G. aequicauda* et de *G. insensibilis* prélevés dans la même station, le même jour (prélèvement V₂). Trois lots de 80 Gammares sont utilisés (40 individus à comportement modifié, 40 individus à comportement normal), 1 lot pour chacune des trois expériences : préférendum lumineux, phototactisme, distribution verticale.

Série 2. Elle a été réalisée avec des *G. insensibilis* (prélèvement A₄). Un seul lot de 80 Gammares a fait l'objet d'expériences portant sur la distribution verticale.

Série 3. Les Gammares normaux sont des individus d'élevage. Les Gammares à comportement modifié proviennent du prélèvement A₅. Un seul lot de 80 Gammares a servi aux expériences de préférendum lumineux, de phototactisme et de distribution verticale. Comme quelques individus meurent pendant les expériences (4 au plus pour une catégorie de Gammares), les effectifs sont complétés à 40 avant le début de chaque manipulation.

À la fin de chaque série d'expériences, les Gammares de chaque catégorie (comportement modifié, comportement normal) sont récupérés séparément, fixés et disséqués. Les résultats du recensement des métacercaires de *M. papillorobustus* sont présentés dans les tableaux II et III (Helluy, 1983a).

RÉSULTATS ET INTERPRÉTATION

Observation du comportement des Gammares sur le terrain.

Dans les étangs saumâtres languedociens les Gammares parasités-cerveau fréquentent les algues affleurantes sur lesquelles, la plupart du temps, ils reposent. Ces algues affleurantes sont principalement localisées au bord de la pièce d'eau. Les Amphipodes à métacercaires cérébrales, présents toute l'année, sont particulièrement

nombreux au printemps de sorte qu'on les repère rapidement à la surface de la végétation où ils forment des foutes qui se mettent à grouiller à la moindre perturbation. Quand la station est pauvre en matériel flottant les Gammares parasités-cerveau se retrouvent au fond sur le substrat ; c'est leur fuite qui, lorsqu'ils sont dérangés, les amène en surface. *G. aequicauda* dont le comportement modifié est patent au laboratoire a, sur le terrain, une répartition moins nette que *G. insensibilis*. Dans les étangs les Gammares normaux se voient à peine. De temps en temps, quand la turbidité est faible, on aperçoit un individu nageant entre deux eaux, d'une touffe d'algues à une autre.

Étude des facteurs impliqués dans les modifications de comportement des Gammares.

Préférendum lumineux (fig. 2). Les expériences des séries 1 à 3 prouvent que les deux tiers de Gammares à comportement modifié se retrouvent dans la zone du cristallin exposée à la lumière du jour (série 1 : 66 % ; série 3 : 68 %) alors que moins du tiers des Gammares normaux se tiennent de ce même côté (série 1 : 32 %, série 3 : 21 %).

Phototactisme : Que le phototactisme soit étudié à l'horizontale (expérience des bacs) ou à la verticale (expérience de distribution verticale dans les éprouvettes), les résultats vont dans le même sens.

A l'horizontale (fig. 3), 79 % (série 1) et 94 % (série 3) des Gammares à comportement modifié se placent du côté de la source lumineuse. Ils sont pour la plupart immobiles sur la face du bac proche de la lampe. Dans la série 1, les Gammares normaux se répartissent également entre le côté opposé à la source lumineuse (49 %) et le côté proche de la source lumineuse (51 %). Dans la série 3, ils manifestent une préférence pour le côté opposé à la source lumineuse (63 %).

A la verticale, les Gammares à comportement modifié ont tendance à venir se placer du côté de l'origine de la lumière, que les lampes soient allumées au-dessus des éprouvettes (fig. 4 et 5, c ; fig. 6, b et f) ou au-dessous des éprouvettes (fig. 4 et 5, b ; fig. 6, d et h). Lors d'un changement d'éclairage, la réponse des Gammares n'est pas immédiate. On peut noter, par exemple, l'aspect dynamique du recrutement en surface lorsque la lumière est allumée au-dessus des éprouvettes (fig. 4 et 5, c) après une période de lumière au-dessous (fig. 4 et 5, b). Une période d'adaptation d'une heure est nécessaire pour que le nombre d'individus sur la pièce de tulle superficielle se stabilise. Les Gammares normaux restent au fond des éprouvettes et semblent indifférents à l'origine de la lumière (fig. 4, 5 et 6).

Le phototactisme des Gammares à comportement modifié est fortement positif. Le phototactisme des Gammares à comportement normal est moins prononcé, il semble faiblement négatif ou nul.

Distribution verticale à l'obscurité : Même à l'obscurité, les Gammares à comportement modifié manifestent une tendance à rester en surface (fig. 4 et 5, a et d ; fig. 6, a, c, e, g et i). De plus, quand la lumière est allumée au-dessous des éprouvettes, de nombreux individus ne redescendent pas (fig. 4 et 5, b ; fig. 6, d et h). Plusieurs expli-

Fig. 4

DISTRIBUTION VERTICALE

SERIE n° 1

Gammarus ssp.

cations sont plausibles. Les Gammares à métacercaires cérébrales possèdent une « mémoire » de l'origine de la lumière ou bien ils se répartissent en fonction d'un gradient d'oxygène, d'un gradient de température ou d'un gradient chimique quelconque ou bien encore leur présence en surface est une réponse à la pesanteur.

Il nous a paru possible qu'à l'obscurité l'attrance pour la surface soit liée à un conditionnement à l'origine de la lumière qui, au laboratoire comme sur le terrain, provient du dessus. Rimet (1967) travaillant sur les Daphnies fait les observations suivantes : le comportement des individus testés à l'égard de la lumière expérimentale dépendrait pour une bonne part de la nature de l'association des stimulus photiques dans leur milieu naturel antérieur. La séquence d'éclairage de la série 3 a été agencée de manière à ce que, par deux fois, à une période de lumière au-dessous (*fig. 6, d et h*) succède une période d'obscurité (*fig. 6, e et i*). Même dans ces conditions les Gammares à comportement modifié ont tendance à remonter. A moins d'admettre une mémoire à long terme des Amphipodes, il est vraisemblable que l'attrance pour la surface n'est pas uniquement dépendante du facteur lumière.

L'eau des éprouvettes a été vivement aérée pendant 24 heures avant les manipulations mais, après 8 heures d'expérience, la teneur en oxygène pourrait être insuffisante en profondeur. Pour deux raisons, le facteur oxygène ne semble pas responsable de la présence en surface des Gammares à comportement modifié. D'une part, des tests grossiers sur la distribution des Amphipodes en fonction de la localisation d'un aérateur dans un récipient n'ont pas laissé soupçonner que le facteur oxygène était déterminant dans leur distribution ; d'autre part, quand l'obscurité succède à une période de lumière au-dessus, même au bout de 8 heures d'expériences les Gammares ont une légère tendance à redescendre (*fig. 4 et 5, d*). La température qui, sur le terrain, varie de manière importante suivant un gradient vertical devrait être uniforme dans les éprouvettes. De même il est difficile d'imaginer un gradient chimique quelconque dans les éprouvettes, pendant nos expériences.

Chez les Gammares à comportement modifié l'attrance pour la surface en l'absence de lumière semble devoir être imputée à un géotactisme négatif. Quand la lampe est allumée au-dessus des éprouvettes, le phototactisme positif et le géotactisme négatif jouent en antagonistes. Sur le terrain, géotactisme négatif et phototactisme positif concourent à amener les Gammares parasités-cerveau à l'interface air-eau. La présence constante des Gammares normaux au fond des éprouvettes laisse à penser que leur géotactisme positif est plus prononcé qu'un éventuel phototactisme négatif.

Réactions aux perturbations mécaniques : La différence la plus marquée entre comportement des Gammares normaux et comportement des Gammares à métacercaires cérébrales s'observe dans le domaine des réponses aux perturbations mécaniques. A un attouchement ou à un choc même léger sur la paroi de leur bac, les Gammares parasités-cerveau répondent par une hyperactivité en surface : ils plient et déplient violemment leur abdomen ou tournent en rond ou encore filent en ligne droite. Les Gammares normaux en réponse aux mêmes stimulus restent immobiles ou fuient vers le fond.

DISCUSSION

De nombreux Helminthes utilisent la stratégie adaptative du comportement modifié de l'hôte intermédiaire pour atteindre l'hôte définitif. Il n'est cependant pas douteux que d'un système hôte-parasite à l'autre les modalités diffèrent largement ; nous en donnerons deux exemples. Alors que les cystacanthes exclusivement hémocœliens de *Polymorphus paradoxus* et de *Polymorphus marilis* agissent sur le comportement de *Gammarus lacustris* (Bethel et Holmes, 1973), les larves de *M. papillorobustus* situées dans la chaîne nerveuse de *Gammarus aequicauda* ne modifient pas le comportement de leur hôte. Le type de comportement induit diffère lui aussi. Les *G. lacustris* infestés par *P. paradoxus*, en réponse aux perturbations mécaniques, se cramponnent au matériel flottant et s'immobilisent. Les *G. insensibilis* infestés par la métacercaire cérébrale de *M. papillorobustus*, en réponse aux mêmes stimulus, sont hyperactifs à l'interface air-eau. Dans le premier cas, le préférendum lumineux et le phototactisme des Gammares sont changés mais pas le géotactisme ; dans le second le géotactisme est lui aussi altéré. Chez les Fourmis, les métacercaires cérébrales de *Dicrocoelium dendriticum*, *Dicrocoelium hospes*, *Brachylecithum mosquensis* sont différentes des métacercaires abdominales, la paroi kystique des premières est beaucoup plus fine que celles des secondes (Lucius *et al.*, 1980 ; Carney, 1970). Par contre dans le cas de *M. papillorobustus* les parois des larves cérébrales, thoraciques et abdominales sont d'épaisseur également importante (15 μ m).

Quelles que soient les différences observées entre les divers systèmes, il est difficile d'imaginer une autre explication qu'une action chimique ou mécanique des Vers sur leurs hôtes. Bethel et Holmes (1973) arrivent à la conclusion que, dans le cas des couples Acanthocéphales-Gammares, un système impliquant une allomone est plus vraisemblable qu'une influence mécanique des cystacanthes sur les tissus adjacents. Romig *et al.* (1980) suggèrent que des produits métaboliques émis par les métacercaires cérébrales des *Dicrocoelium* agissent sur le système nerveux des fourmis. Il existe de forts bons arguments théoriques à l'appui de l'explication chimique. Les larves jeunes, même nombreuses, n'induisent pas de changements éthologiques (Bethel et Holmes, 1974 ; Lucius *et al.*, 1980, Helluy ; 1983a). Le type de comportement induit est très bien défini et semblable d'un individu-hôte à l'autre alors que la localisation précise des parasites à l'intérieur de l'hôte varie. La métacercaire de *D. dendriticum* est parfois localisée dans les lobes antennaires ou optiques et non dans le ganglion sous-œsophagien ; pourtant les individus ainsi parasités se fixent sur les plantes avec leurs mandibules de manière typique (Romig *et al.*, 1980) ; que la densité moyenne de métacercaires cérébrales de *M. papillorobustus* soit de 9,7 (expériences de la série 1) ou de 1,5 (expériences de la série 3), le comportement modifié est typique. Pourtant dans le premier cas les larves envahissent le cerveau tout entier, alors que dans le second elles sont en général cantonnées dans le protocérébron (Helluy, 1982).

Par analogie avec des exemples tirés de la littérature, une action chimique des parasites sur le comportement de leurs hôtes n'est pas invraisemblable. Le thème de la manipulation de l'endocrinologie d'hôtes invertébrés par des parasites est soulevé

par différents auteurs (Fisher et Sanbourn, 1964 ; Davey et Hominick, 1973 ; Vinson et Iwantsch, 1980). La larve pléroceroïde du Cestode *Ligula intestinalis*, qui inhibe le développement des gonades chez ses hôtes Cyprinidae, émettrait selon Arme (1968), une substance antigonadotrope ayant un effet déprimeur sur le fonctionnement de la glande pituitaire. Il est par ailleurs connu qu'un certain nombre de comportements d'Invertébrés sont sous la dépendance d'hormones (Truman et Riddiford, 1977 ; Truman, 1978). Ces auteurs distinguent les hormones qui déclenchent un nouveau comportement (releaser effect) des hormones qui modifient un comportement (modifier effect). Ces dernières changent le type de réponse du système nerveux central de sorte qu'un stimulus donné provoque une nouvelle réponse.

On pourrait donc envisager la neurophysiologie des changements éthologiques liés au parasitisme de la manière suivante : les informations sensorielles ne seraient pas modifiées mais la présence d'allomones émises par les parasites sur certains récepteurs synaptiques centraux réorienteraient les influx nerveux vers d'autres circuits moteurs. Si l'on admet une influence chimique des parasites sur leurs hôtes, les questions suivantes se posent : quelle est la nature du ou des produit(s) métabolique(s) émis par les parasites ? Ces substances sont-elles actives tel que ou après transformation par l'hôte ? Une seule émission, au moment où la larve devient mature, suffit-elle à induire les modifications de comportement ou bien l'émission de substances actives est-elle permanente ?

Il serait souhaitable que les problèmes liés aux modifications du comportement passent dans le domaine d'étude de la biochimie écologique.

II — Tests de prédation

Les tests de prédation ont été pratiqués avec un mélange de *G. insensibilis* et de *G. aequicauda*. Deux Goélants leucophées (*Larus cachinnans*, syn. *L. argentatus michaellis*) âgés de deux ou trois mois servent successivement aux tests de prédation. Avant chacun des quatre tests, le bassin trapézoïdal d'une volière (L. sup : 150 cm ; L. inf : 60 cm ; l = 66 cm ; h = 21 cm) est rempli d'eau de mer et pourvu en végétaux aquatiques (Ulves et Zoostères) soigneusement triés. Un nombre égal de Gammarus à comportement modifié et de Gammarus à comportement normal sont placés dans le bassin. Du fait du comportement d'investigation manifesté par les Gammarus normaux dans un nouvel habitat, nous attendons entre une et deux heures avant d'introduire le Goéland. A la fin de l'expérience les végétaux sont ramassés, l'eau est filtrée pour récupérer les Amphipodes restants. Ces derniers sont triés en fonction de leur catégorie puis dénombrés.

Les résultats (tableau I) prouvent que les parasités-cerveau ont en moyenne 2,4 fois plus de chance que les non-parasités-cerveau de se faire consommer par un des hôtes définitifs de *M. papillorobustus*, le Goéland. Les Goélants peuvent atteindre les proies sous 20 cm d'eau. Si le bassin était plus profond le rapport de 2,4 serait très probablement augmenté. Dans la nature les *G. aequicauda* qui vivent à des pro-

TABLEAU I. — Prédation des *Gammarus* ssp. (G.) à comportement modifié (C. M.) et à comportement normal (C. N.) par des Goélands leucophées.

Prédateur	Durée de l'expérience (mn)	G. consommés/ G. disponibles		(X ²) Seuil	G. consommés C. M./ G. Consommés C. N.
		C. M.	C. N.		
Goéland n° 1	30	16/70	7/70	(4,21) 0,05	2,29
—	90	42/100	15/100	(17,89) 0,001	2,80
—	90	45/100	21/100	(13,03) 0,001	2,14
Goéland n° 2	90	39/100	16/100	(13,27) 0,001	2,44
TOTAL		142/370	59/370	(47,05) 0,001	2,41

fondeurs comprises entre 20 et 110 cm et les *G. insensibilis* présents au-dessous de 110 cm (Janssen *et al.*, 1979) ont très peu de chance d'être capturés par le Goéland.

Tinbergen (1975, p. 39), aux Pays-Bas, observe des Laridés en train de « patauger » : dans des eaux de faible profondeur, les Oiseaux piétinent la vase tout en scrutant la surface. Ce comportement paraît destiné à faire remonter des proies éventuelles. Cependant, dans cette région, on ne connaît pas d'organismes présentant une telle réaction de fuite. Tinbergen en conclut que de petits animaux fuyant vers la surface existent probablement dans une autre partie de l'aire de répartition des Goélands. Le comportement des Gammares parasités par *M. papillorobustus* peut justifier cette hypothèse ; dans les étangs saumâtres du sud de la France, le pataugeage des Goélands est certainement récompensé.

M. papillorobustus adulte a été trouvé dans l'intestin de 29 espèces d'Oiseaux, Charadriidae, Laridae, Anatidae et même chez un Passériforme (Rebecq, 1964). Parmi ces 29 espèces, 19 sont de petits échassiers qui n'ont pas tous la même stratégie alimentaire. Certains sont des chasseurs à vue, entre autre le Chevalier gambette (*Tringa totanus*), l'Huitrier-pie (*Hematopus ostralegus*) et le Courlis cendré (*Numenius arquata*) ; d'autres sondent et détectent leur proie par le toucher, par exemple le Bécasseau variable (*Calidris alpina*), le Bécasseau maubèche (*Calidris canutus*) et le Barge à queue noire (*Limosa limosa*) (Goss-Custard, 1970).

Les Gammares parasités-cerveau qui se mettent à grouiller en surface quand l'eau alentour est agitée augmentent leurs chances d'être capturés par un chasseur à vue. Ils sont par ailleurs regroupés parmi les algues flottant près des berges, ce qui favorise leur prédation par les Oiseaux détectant leurs proies au toucher.

Conclusion

La présence de métacercaires cérébrales matures de *M. papillorobustus* induit chez les Gammares des changements de réponse à la lumière, à la pesanteur et aux stimulus mécaniques. Sous l'influence des parasites, le préférendum lumineux des

Gammarus est déplacé vers une zone d'intensité photique supérieure, le phototactisme devient fortement positif, le géotactisme de positif devient négatif, la réponse aux perturbations mécaniques est transformée. Les Gammarus dont le comportement est ainsi modifié ont une probabilité accrue d'être consommés par les Oiseaux hôtes définitifs ; c'est un processus de favorisation de la transmission.

De nombreux Helminthes induisent chez leurs hôtes intermédiaires des modifications pigmentaires, morphoanatomiques ou des phénomènes de pathogénie affaiblissante très sophistiqués qui rendent l'hôte plus visible et/ou plus accessible à l'hôte définitif des Vers (Combes, 1980). Dans les modifications du comportement le parasite prend pour cible le système nerveux de l'hôte intermédiaire et les relations interspécifiques qui en découlent pourraient fournir le thème d'un scénario de science-fiction : une espèce manipule une autre espèce pour en atteindre une troisième.

REMERCIEMENTS : Ce travail fait partie d'une thèse de 3^e cycle réalisée dans le cadre de l'Équipe de Recherche « Écologie des Plathelminthes parasites » de l'Université de Montpellier II et de l'Université de Perpignan, associée au C.N.R.S. (E.R.A. n° 915). Une allocation de recherche D.G.R.S.T. nous a été attribuée.

Nous tenons à exprimer notre gratitude à Monsieur le Professeur L. Euzet qui nous a apporté un soutien constant et qui a révisé le manuscrit. Nous remercions les membres du Laboratoire de Parasitologie comparée pour leurs conseils et leur assistance technique.

ERRATA. Suite à un concours de circonstances défavorables, plusieurs fautes se sont glissées dans le texte de la publication Helluy (1983a). L'auteur vous prie de l'en excuser.

- Page 3, ligne 11 : les Gammarus parasités par *P. paradoxus* sont « photophiles » et non « photophobes ».
- Page 4, ligne 18, lire : « R. : Carney » et non « R. : Larney ».
- Page 8, tableau III : l'échantillon A₁ est composé de *G. insensibilis* (G.i.) ligne supérieure et de *G. aequicauda* (G.a.) ligne inférieure et non de deux lots de *G. insensibilis*.
- Page 9, ligne 6, lire : « Que la densité moyenne soit de 9,7 (V₂) ou de 1,2 (L₁)... ».
- Page 10, ligne 22 : les chiffres concernant l'abondance des métacercaires sont regroupés dans le « tableau II » et non dans le « tableau III ».

BIBLIOGRAPHIE

- ARME C. : Effects of the plerocercoid larva of a Pseudophyllidian Cestode *Ligula intestinalis* on the pituitary gland and gonads of its host. *Biol. Bull.*, 1968, 134, 15-25.
- BETHEL W. M., HOLMES J. C. : Altered evasive behaviour and responses to light in amphipods harboring acanthocephalan cystacanths. *J. Parasitol.*, 1973, 59, 945-956.
- BETHEL W. M., HOLMES J. C. : Correlation of development of altered evasive behaviour in *Gammarus lacustris* (Amphipoda) harboring cystacanths of *Polymorphus paradoxus* (Acanthocephala) with the infectivity to the definitive host. *J. Parasitol.*, 1974, 60, 272-274.

- BETHEL W. M., HOLMES J. C. : Increased vulnerability of amphipods to predation owing to altered behaviour induced by larval acanthocephalans. *Can. J. Zool.*, 1977, 55, 110-115.
- CARNEY W. P. : *Brachylecithum mosquensis* : infection in Vertebrate, Molluscan and Arthropod hosts. *Trans. Am. Microsc. Soc.*, 1970, 89, 233-250.
- COMBES C. : Les mécanismes de recrutement chez les métazoaires parasites et leur interprétation en termes de stratégies démographiques. *Vie Milieu*, 1980, 30, 55-63.
- DAVEY K. G., HOMINICK W. M. : Endocrine relationships between nematodes and their insect hosts — a review. *Exp. Parasitol.*, 1973, 33, 212-225.
- FISHER F. M., SANBOURN R. C. : *Nosema* as a source of juvenile hormone in parasitized insects. *Biol. Bull.*, 1964, 126, 235-252.
- GOSS-CUSTARD J. D. : Feeding Dispersion in Some Overwintering Wading Birds. In : Social Behaviour in Birds and Mammals, J. H. Crook ed., *Academic Press*, London, 1970, 3-35.
- HELLUY S. : Relations hôtes-parasites du Trématode *Microphallus papillorobustus* (Rankin, 1940). I. Pénétration des cercaires et rapports des métacercaires avec le tissu nerveux des *Gammarus*, hôtes intermédiaires. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 1982, 57, 263-270.
- HELLUY S. : Relations hôtes-parasites du Trématode *Microphallus papillorobustus* (Rankin, 1940). II. Modifications du comportement des *Gammarus*, hôtes intermédiaires et localisation des métacercaires. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 1983a, 58, 1-17.
- HOLMES J. C., BETHEL W. M. : Modification of intermediate host behaviour by parasites. In : Behavioural aspects of parasite transmission. E. U. Canning, C. A. Wright eds. *Academic Press*, London, 1972, 123-149.
- HOLMES S. J. : Phototaxis in the Amphipoda. *Ann. J. Physiol.*, 1901, 5, 211-234.
- JANSSEN H., SCHEEPMAKER M., VAN COUWELAAR M., PINKSTER S. : Biology and distribution of *Gammarus aequicauda* and *G. insensibilis* (Crustacea, Amphipoda) in the lagoon system of Bages-Sigean (France). *Bijdr. Dierk.*, 1979, 49, 42-70.
- LUCIUS R., ROMIG T., FRANK W. : *Camponotus compressicapus* André (Hymenoptera, Formicidae) an experimental second intermediate host of *Dicrocoelium hospes* Loos, 1907 (Trematodes, Dicrocoeliidae). *Z. Parasitenkd.*, 1980, 63, 271-275.
- PARDI L., PAPI F. : Kinetic and tactic responses. In : The Physiology of Crustacea. Vol II. Waterman T. H. ed. *Academic Press*, New York and London, 1961, 365-399.
- PHIPPS C. F. : An experimental study of the behavior of Amphipods with respect to light intensity, direction of rays and metabolism. *Biol. Bull.* (Woods Hole), 1915, 28, 210-223.
- REBECQ J. : Recherches systématiques, biologiques et écologiques sur les formes larvaires de quelques Trématodes de Camargue. *Thèse de Doctorat d'État*. Faculté des Sciences de Marseille, 1964, 222 p.
- RIMET M. : Sur la dissociation partielle du stimulus-agent et du stimulus-signe dans la photocinèse des Daphnies. *J. Psychol.*, 1967, 2, 143-150.
- ROMIG T., LUCIUS R., FRANK W. : Cerebral larvae in the second intermediate host of *Dicrocoelium dendriticum* (Rudolphi, 1819) and *Dicrocoelium hospes* Loos, 1907 (Trematodes, Dicrocoeliidae). *Z. Parasitenkd.*, 1980, 63, 277-286.
- TINBERGEN N. : L'univers du goéland argenté. *Elsevier Sequoia*, Bruxelles. Éd. française, 1975, 224 p.
- TRUMAN J. W. : Hormonal control of invertebrate behaviour. *Horm. Behav.*, 1978, 10, 214-234.
- TRUMAN J. W., RIDDIFORD L. M. : Invertebrate systems for the study of hormonal effects on behaviour. *Vitam. Horm.*, 1977, 35, 283-315.
- VINSON S. B., IWANTSCH G. F. : Host regulation by insect parasitoids. *Quart. Rev. Biol.*, 1980, 55, 143-165.