

UN CAS D'EXCLUSION COMPÉTITIVE CHEZ LES TRÉMATODES :
L'ÉLIMINATION DE *GYMNOPHALLUS CHOLEDOCHUS*

T. ODHNER, 1900

PAR G. NEREICOLA J. REBECQ ET G. PREVOT, 1962,
EN CAMARGUE (FRANCE) (DIGENEA, GYMNOPHALLIDAE),

PAR

Pierre BARTOLI.

Gymnophallus choledochus et *G. nereicola* utilisent dans leur cycle biologique, le même deuxième hôte vecteur exclusif, *Nereis diversicolor*. L'auteur montre que les métacercaires de ces deux espèces occupent rigoureusement le même microbiotope et que la cohabitation dans une même Annélide est possible dans certaines conditions d'expérimentation. Par contre, dans la nature, un processus d'exclusion compétitive est constaté. C'est dans l'herbier de *Zostera nana* des lagunes de Camargue que le cycle de *G. nereicola* revêt toute son importance. Au fur et à mesure que l'on s'en éloigne, les Néréis se raréfient ainsi que leurs métacercariaires de *G. nereicola*. Ce n'est que dans des Annélides éloignées de l'herbier, donc peu parasitées par *G. nereicola*, que l'on pourra occasionnellement observer quelques métacercariaires de *G. choledochus*. De telles Polychètes, du fait de leur localisation inhabituelle dans la lagune, ont peu de chances d'entrer dans la chaîne alimentaire de l'hôte définitif ; le cycle de *G. choledochus* ne pourra donc que rarement se boucler localement. La persistance de cette espèce en Camargue doit être vraisemblablement assurée par les Oiseaux migrateurs.

A competitive exclusion case among Trematodes : the elimination of *Gymnophallus choledochus* T. Odhner, 1900 by *G. nereicola* J. Rebecq and G. Prevot, 1962 in Camargue (France) (Digenea, Gymnophallidae).

Gymnophallus choledochus and *G. nereicola* have the same intermediate host, *Nereis diversicolor*. The author shows the identity of the two metacercarian microbiotops. In experimental conditions, the possibility of cohabitation of the two species in a same *Nereis* is pointed out. On the other hand, in natural conditions an exclusion process is observed. *G. nereicola* occurs mainly in the lagune area covered with *Zostera nana*. As we move off, *N. diversicolor* become scarce and poorly infected with *G. nereicola*. In these Annelids with marginal distribution only, some metacercariae of *G. choledochus*

can be found. Therefore, these *Nereis* are not often eaten by the definitive host ; consequently, the life-cycle of *G. choledochus* is rarely closed in this place. Probably, *G. choledochus* is maintained in Camargue by means of migratory birds.

Dans la famille des *Gymnophallidae* MOROZOV, 1955, la plupart des espèces possèdent comme deuxièmes hôtes vecteurs des Lamellibranches. Actuellement, on ne connaît que 3 espèces dont les métacercaires sont des parasites d'Annélides Polychètes. *Parvatrema borealis* H. W. STUNKARD et J. R. UZMANN, 1958, espèce nord-américaine, évolue dans des hôtes vecteurs qui appartiennent à la fois aux Lamellibranches, *Gemma gemma* et aux Polychètes, *Nereis limbata* ; la métacercaire a été aussi obtenue chez *Nereis virens* (hôte expérimental).

Les deux autres espèces sont toutes deux européennes et toutes deux utilisent un même vecteur *Nereis diversicolor* O. F. MULLER. La première de ces deux espèces, *Gymnophallus choledochus* T. ODHNER, 1900, présente un cycle biologique dont l'hôte Mollusque est *Cardium edule*. Les furcocercaires pénètrent ensuite dans *Nereis diversicolor* et se transforment là en métacercaires. L'adulte est un parasite de la vésicule biliaire de divers Oiseaux marins : Lariformes, Charadriiformes et Anatidés. *G. choledochus* a été signalé dans la Mer du Nord et la Manche (voir B. LOOS-FRANK, 1969).

La seconde espèce, *G. nereicola* J. REBECQ et G. PREVOT, 1962, a pour premier hôte *Abra ovata* (PHILIPPI) et comme vecteur *Nereis diversicolor*. L'adulte est un parasite de l'intestin antérieur et moyen des Charadriiformes. Cette espèce n'a été signalée jusqu'à ce jour que sur les côtes méditerranéennes françaises (Camargue, Langue-doc) (voir P. BARTOLI, 1972).

Au stade métacercaire, ces deux espèces sont d'un aspect extrêmement différent et peuvent être très facilement identifiées. La taille des métacercaires de *G. choledochus* est plus de deux fois supérieure à celle des larves de *G. nereicola*.

Bien que jamais signalé sur les côtes méditerranéennes, je puis affirmer que *G. choledochus* est présent en Camargue ; en effet, j'ai rencontré à quatre reprises successives les stades larvaires de cette espèce dans *Cardium glaucum*.

G. choledochus et *G. nereicola* possédant le même vecteur exclusif, on peut se demander si ces deux espèces sont localisées dans un même microbiotope.

Le microbiotope des métacercaires chez *Nereis diversicolor*.

Les recherches histologiques montrent que les métacercaires de *G. choledochus* et de *G. nereicola* occupent, dans leur hôte commun, rigoureusement le même microbiotope. (Fig. 1 à 3).

Les métacercaires sont plaquées contre l'acicule, entre ce dernier et le bulbe sétigère. (Fig. 4). Le plus souvent, elles occupent la région proximale de l'acicule mais quand l'intensité de l'infestation atteint des valeurs élevées, les métacercaires sont alors retrouvées sur toute sa longueur. Dans un même parapode, les métacercaires sont observées principalement le long de l'acicule ventral, plus rarement le long de l'acicule dorsal. Dans chaque métamère, il y a donc quatre

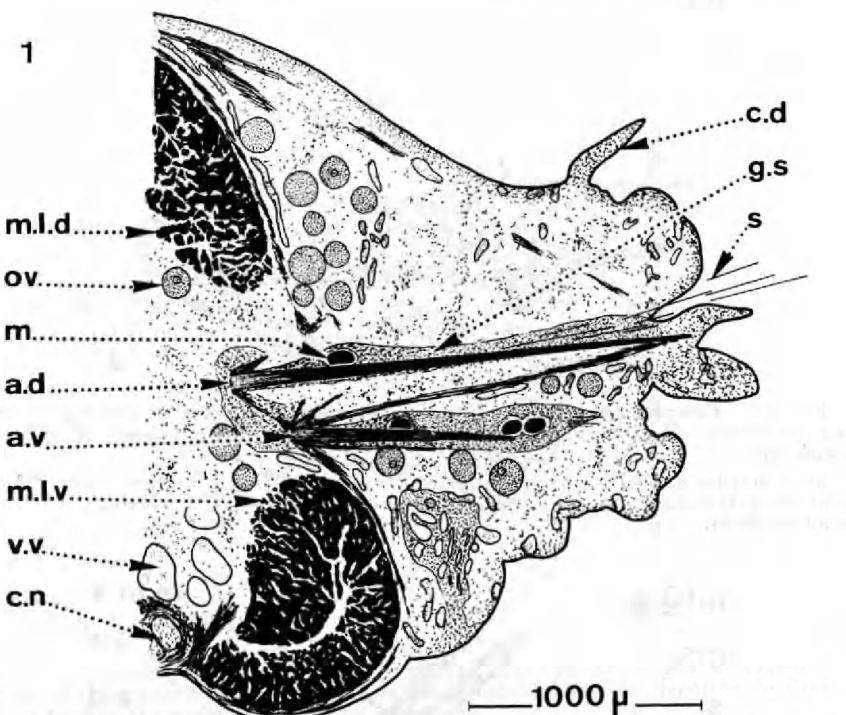


FIG. 1. — Coupe transversale de *Nereis diversicolor* parasitée par *Gymnophallos nereicola*. De chaque côté, les métacercaires sont localisées le long des deux acicules (Lagune de Beauduc, Camargue).

ad. : acicule dorsal — av. : acicule ventral — cd. : cirre dorsal — cn. : chaîne nerveuse — gs. : gaine sétigère — m. : métacercaire — mld. : muscles longitudinaux dorsaux — mlv. : muscles longitudinaux ventraux — ov. : ovocytes — S : Soie.

microbiotopes distincts (le long des quatre acicules) qui se reproduisent autant de fois qu'il y a d'anneaux sétigères dans le corps de l'Annélide ; prostomium et péristomium en sont bien sûr dépourvus.

La nature du microbiotope étant identique chez *G. choledochus* et chez *G. nereicola*, il s'agit de savoir si ces deux espèces peuvent cohabiter chez une même *N. diversicolor*. L'expérimentation peut alors apporter un élément de réponse.

LES INFESTATIONS EXPÉRIMENTALES.

On trouve dans le commerce à Marseille des *N. diversicolor* en provenance du Calvados (Manche). Ces Annélides sont naturellement contaminées par les métacercaires de *G. choledochus* (voir G. PREVOT,

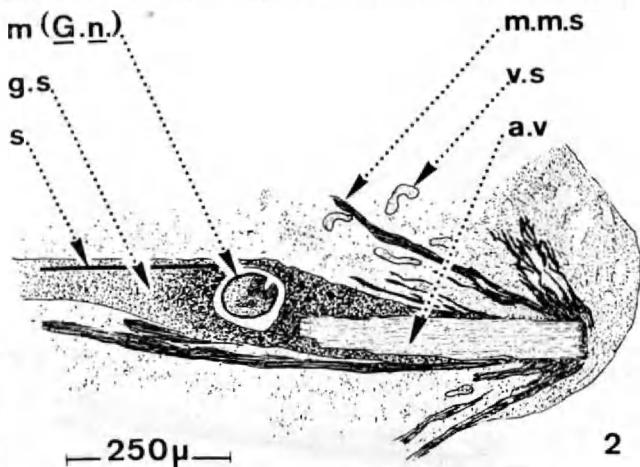


FIG. 2. — Coupe transversale de *Nereis diversicolor* parasitée par *Gymnophallus nereicola*. Région proximale de l'acicule ventral (Lagune de Beauduc, Camargue).

av. : acicule ventral — gs. : gaine sétigère — m. (G.n.) : métacercaire (*Gymnophallus nereicola*) — m.m.s. : muscles moteurs des soies — s. : soie — vs. : vaisseau sanguin.

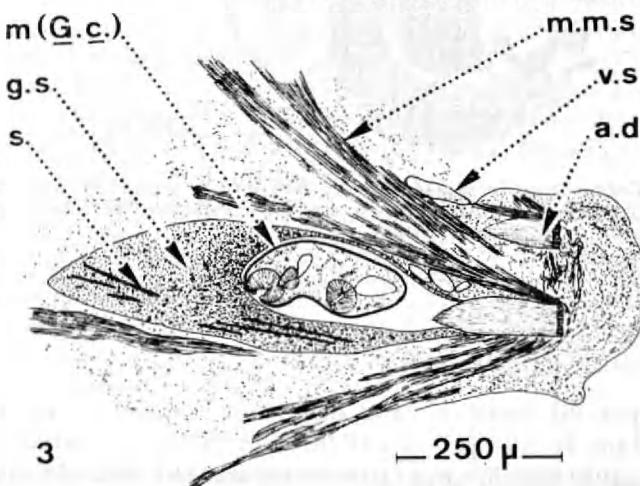


FIG. 3. — Coupe transversale de *Nereis diversicolor* parasitée par *Gymnophallus choledochus*. Région proximale des acicules (Calvados, Manche).

ad. : acicule dorsal — gs. : gaine sétigère — m (G.c.) : métacercaire (*Gymnophallus choledochus*) — m.m.s. : muscles moteurs des soies — s. : soie — vs. : vaisseau sanguin.

1965), en petite quantité (une dizaine par ver) avec tout au plus deux métacercaires dans un même parapode. Ces *Nereis* ont été expérimentalement soumises à une contamination intensive par les cercaires de *G. nereicola*. On constate alors que la cohabitation est possible ; dans un même parapode, on observe, lorsqu'il y a une métacercaire de *G. choledochus*, quelques métacercaires de *G. nereicola* à ses côtés. (Fig. 5).

Dans la nature, la cohabitation de ces deux espèces congénériques dans une même *N. diversicolor* n'est observée que dans des cas bien précis.

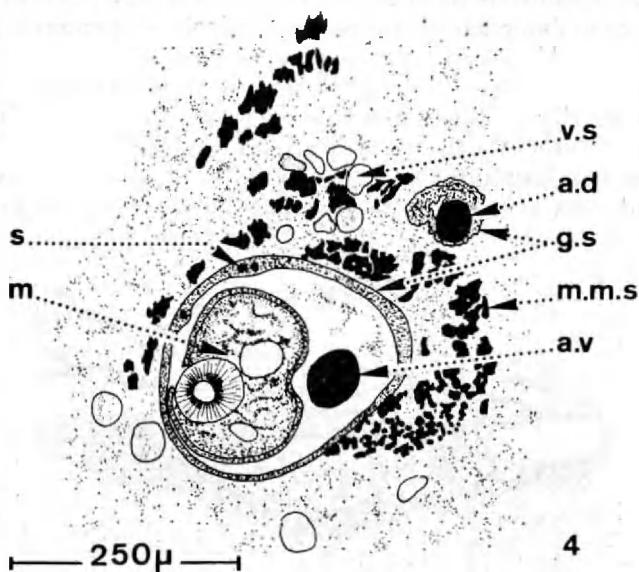


FIG. 4. — Coupe perpendiculaire à l'axe des acicules de *Nereis diversicolor* parasitée par *Gymnophallus choledochus*. La gaine sétigère est décollée de l'acicule ventral par le parasite (Calvados, Manche).

ad. : acicule dorsal — av. : acicule ventral — gs. : gaine sétigère — m. : métacercaire — m.m.s. : muscles moteurs des soies — s. : soie — vs. : vaisseau sanguin.

L'ÉPIDÉMIOTOPE DE *G. nereicola*.

L'épidémiotope a été défini par J. REBECQ (1964) comme le biotope dans lequel tous les hôtes effectifs entrant dans le cycle biologique d'une espèce sont présents.

L'épidémiotope de *G. nereicola* se superpose étroitement à l'herbier de *Zostera nana*. C'est là, en effet, que l'on rencontre *Abra ovata* et c'est là que surabondent les *Nereis diversicolor*. Sans doute, ces dernières sont aussi observées ailleurs mais toujours en quantité beaucoup plus réduite. C'est aussi dans cet herbier à peine immergé qu'un grand nombre de Charadriiformes viennent chercher leur nourriture dans laquelle *N. diversicolor* entre pour une large part.

Dans un tel milieu, au mode extrêmement calme, l'intensité du parasitisme des *N. diversicolor* atteint des valeurs très importantes (jusqu'à 17 métacercaires dans un même parapode). (Fig. 6). Par contre, au fur et à mesure que l'on s'éloigne de l'herbier, ces Polychètes sont de moins en moins infestées.

L'ÉLIMINATION DE *G. choledochus* PAR *G. nereicola*.

C'est dans l'herbier de *Zostera nana*, où l'on rencontre aussi *Cardium glaucum*, que j'ai trouvé quatre de ces Lamellibranches contaminés par les sporocystes de *G. choledochus*; chaque fois, ces *C. glaucum* émettaient spontanément leurs nombreuses cercaires. Dans les quatre cas, j'ai prélevé au même endroit et pendant plusieurs mois après leur découverte des *N. diversicolor*; elles se sont avérées invariablement indemnes en métacercaires de *G. choledochus* tandis que le nombre des métacercaires de *G. nereicola* est très important. On peut être étonné de ne trouver aucune métacercaire de *G. choledochus* dans ces Annélides puisque, dans les conditions d'expérience, leur cohabitation avec celles de *G. nereicola* n'est pas impossible.

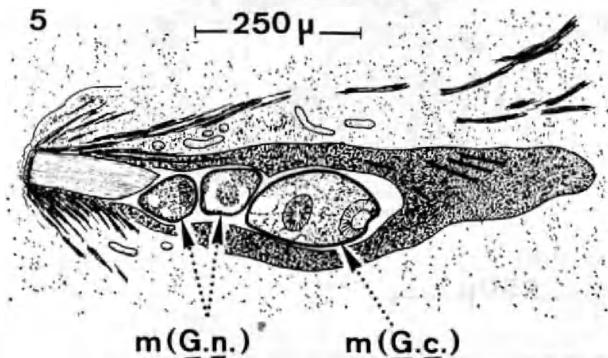


FIG. 5. — Coupe transversale de *Nereis diversicolor* naturellement parasitée par *Gymnophallus choledochus* (Calvados, Manche) et contaminée expérimentalement par *G. nereicola*. Les métacercaires de cette dernière espèce sont âgées de 60 jours.

m. (G.c.) : métacercaire de *Gymnophallus choledochus* — m. (G.n.) : métacercaires de *Gymnophallus nereicola*.

A la suite d'essaimages occasionnels, quand les cercaires de *G. choledochus* arrivent dans les parapodes de *N. diversicolor*, le microbiotope est déjà très occupé par les nombreuses métacercaires de *G. nereicola* déjà en place et, lors même que ces deux espèces auraient des exigences trophiques différentes, l'espace est insuffisant pour abriter les nouvelles métacercaires de *G. choledochus*. Dans la nature, lorsque se produit un essaimage de cercaires de *G. choledochus*, ces dernières ont davantage de chances de pénétrer dans la région antérieure du corps de l'Annélide, parce que c'est cette région-là que l'animal découvre le plus fréquemment lorsqu'il

recherche ses proies. Or, c'est précisément cette partie du corps qui est la plus abondamment parasitée par les métacercaires de *G. nereicola* (voir fig. 6), de sorte que les cercaires de *G. choledochus* ont bien peu de chances de s'installer et d'évoluer dans un microbiotope quasiment saturé par *G. nereicola*.

Pourtant, j'ai trouvé à diverses reprises quelques métacercaires de *G. choledochus*, peu nombreuses sans doute, mais qui témoignent néanmoins de l'existence de l'espèce en Camargue. Ces rares métacercaires sont trouvées dans des *N. diversicolor* prises loin de l'herbier, c'est-à-dire dans des hôtes vecteurs très peu contaminés par *G. nereicola*, parce que éloignés de la source infestante. Je n'ai observé qu'une fois une métacercaire de *G. choledochus* cohabitant

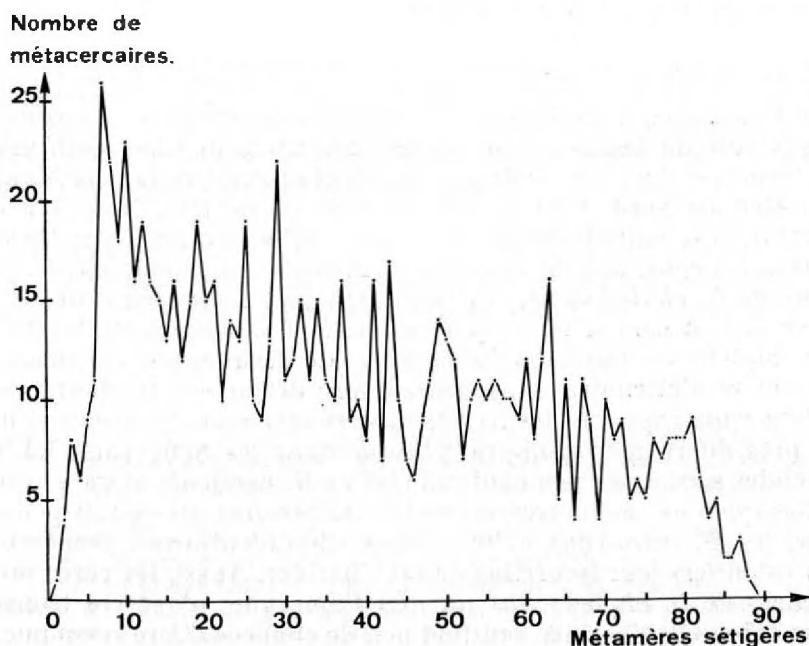


FIG. 6. — Répartition des métacercaires de *Gymnophallus nereicola* le long du corps d'une *Nereis diversicolor* prise dans l'herbier de *Zostera nana* (Lagune de Beauduc, Camargue).

dans un même parapode avec une métacercaire de *G. nereicola* ; l'une était plaquée contre l'acicule ventral, l'autre contre l'acicule dorsal.

Le facteur limitant la cohabitation des deux espèces semble donc être celui des dimensions du microbiotope. Tant que celui-ci offre suffisamment d'espace, les deux types de métacercaires peuvent subsister. C'est le cas réalisé expérimentalement lorsque de nombreuses cercaires de *G. nereicola* arrivent dans un parapode, occupé seulement par une ou deux métacercaires de *G. choledochus* ; plu-

sieurs pourront alors s'y développer en métacercaires. Mais, dans le cas inverse, lorsque dans la nature ce sont les rares cercaires de *G. choledochus* qui arrivent dans un parapode dans lequel sont déjà installées de nombreuses métacercaires de *G. nereicola*, elles ne peuvent pas s'y développer ; elles ne trouveront la place dont elles ont besoin que dans des Annélides très peu contaminées, c'est-à-dire dans des Annélides éloignées de l'herbier de *Zostera nana*.

Il serait d'un intérêt certain de contaminer avec les cercaires de *G. choledochus* des *N. diversicolor* abondamment parasitées par les métacercaires de *G. nereicola*. Cela nous permettrait de vérifier expérimentalement l'exclusion de *G. choledochus* par *G. nereicola*. Malheureusement, les cercaires de *G. choledochus* sont trop rares en Méditerranée pour que cette expérience puisse être réalisée ; elle le sera dès qu'elles seront retrouvées.

LE PROBLÈME DE LA PERSISTANCE DE *G. choledochus* EN CAMARGUE.

En Camargue, la recherche des stades adultes de *G. choledochus* dans la vésicule biliaire d'un nombre important de Charadriiformes, Lariformes et Anatidés, hôtes normaux et communs dans la Manche et la Mer du Nord, s'est toujours montrée négative. Nous n'avons trouvé qu'une seule fois dans la vésicule biliaire d'un jeune *Haematopus ostralegus*, âgé de quelques semaines seulement, un distome adulte de *G. choledochus*. On peut expliquer la présence de ce ver adulte si l'on considère les particularités écologiques de la station dans laquelle cet Oiseau a été capturé. Ce dernier, encore incapable de voler et d'atteindre, sous peine d'être découvert, les herbiers de *Zostera nana* capturait les *Nereis diversicolor* dans les zones situées très près du rivage lagunaire, presque dans les Salicornes. Là, ces Annélides sont assez peu contaminées en *G. nereicola* et on y trouve parfois quelques métacercaires de *G. choledochus*. Dès qu'ils peuvent voler, les *H. ostralegus* et les autres Charadriiformes recherchent plus volontiers leur nourriture dans l'herbier. Aussi, les rares métacercaires de *G. choledochus* qui, en Camargue, n'ont été trouvées qu'en dehors de l'herbier, ont fort peu de chances d'être consommées et de boucler *localement* leur cycle biologique. Comment donc *G. choledochus* parvient-il à subsister en Camargue ? Il semble que ce soit très probablement par l'intermédiaire des Oiseaux migrateurs qui, lors de leur passage dans cette région, parviendraient à contaminer quelques *Cardium glaucum*.

Conclusion.

Dans la nature, il est rare de saisir à un moment donné le mécanisme précis conduisant à l'exclusion d'une espèce par une autre espèce. Un tel phénomène n'apparaît généralement qu'à la faveur de l'expérimentation.

Dans une même aire géographique restreinte, on constate assez souvent la coexistence de plusieurs espèces congénères qui, à la suite du processus d'exclusion compétitive, se sont réparties chacune dans un biotope distinct et même dans un microbiotope particulier.

L'intérêt du cas qui vient de nous occuper réside dans l'existence, pour les deux espèces congénériques, d'un cycle biologique à trois hôtes, chaque espèce occupant en fait successivement trois habitats différents. Au cours du cycle de vie de *G. choledochus* et *G. nereicola*, un de ces trois habitats leur est commun. Lorsque les deux espèces deviennent sympatriques, la compétition interspécifique s'exerce alors dans la phase intermédiaire de leur cycle biologique, c'est-à-dire dans l'Annélide. Pour l'une de ces deux espèces, *Gymnophallus choledochus*, on constate sa présence au premier stade de son cycle de vie, sa raréfaction au second et sa disparition presque complète au stade adulte. Nous voyons là comme un témoignage, comme une preuve qu'une espèce, en l'occurrence *G. choledochus*, n'arrive pas à s'implanter dans une aire géographique où, au cours de son développement, elle en vient à occuper la même niche écologique que sa congénère. La concurrence qu'elle subit l'empêche alors de réaliser son expansion démographique normale.

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

BIBLIOGRAPHIE.

- BARTOLI, P. (1972). — Les cycles biologiques de *Gymnophallus nereicola* J. Rebecq et G. Prévot, 1962 et *G. fossarum* P. Bartoli, 1965, espèces jumelles parasites d'Oiseaux de rivages marins (*Trematoda, Digenea, Gymnophallidae*). *Ann. Parasit. hum. comp.*, 47, 193-223.
- LOOS-FRANK, B. (1969). — Zur Kenntnis der Gymnophalliden Trematoden des Nordseeraumes. I — Die Alternativ-Zyklen von *Gymnophallus choledochus* Odhner, 1900. *Z. Parasitenk.*, 32, 135-156.
- PRÉVOT, G. (1965). — Développement expérimental d'une métacercaire de *Gymnophallus* (*Trematoda : Digenea*). *Bull. Soc. Zool. France*, 90, 451-456.
- REBECQ, J. (1964). — Recherches systématiques, biologiques et écologiques sur les formes larvaires de quelques Trématodes de Camargue. *Thèse Marseille*, n° d'ordre 122, 223 p., pl. h.-l.
- REBECQ, J. et PRÉVOT, G. (1962). — Développement expérimental d'un *Gymnophallus* (*Trematoda, Digenea*). *C. R. Acad. Sci. Paris*, 225, 3272-3274.
- STUNKARD, H. W. (1962). — New intermediate host for *Parvatrema borealis* Stunkard and Uzmann, 1958 (*Trematoda*). *J. Parasitol.*, USA, 48, 157.
- STUNKARD, H. W. et UZMANN, J. R. (1958). — Studies on digenetic trematodes of the genera *Gymnophallus* and *Parvatrema*. *Biol. Bull.*, 115, 276-302.
- TIMON-DAVID, J. et REBECQ, J. (1958). — Les métacercaires parasites de l'Annélide *Nereis diversicolor* O. F. Müller et leur développement expérimental. *C. R. Soc. Biol.*, 152, 1731-1733.