

CONTRIBUTION A LA CONNAISSANCE DE
LOXOTHYLACUS PANOEI (GISSLER),
RHIZOCÉPHALE PARASITE DE
RHITHROPOANOPEUS HARRISII (GOULD),
DÉCAPODE XANTHIDAE.

par

Yves Turquier

et

Geneviève Payen (1)

Laboratoire de Biologie Marine

Laboratoire Sexualité

et Reproduction des Invertébrés

Université Pierre-et-Marie-Curie, bât. A, 4, place Jussieu, 75230 Paris Cedex 05.

Résumé

Un Rhizocéphale parasite de *Rhithropanopeus harrisii* des côtes de Caroline du Nord (U.S.A.) est décrit et rapporté à l'espèce *Loxothylacus panopei*. L'étude de la population concernée révèle d'importantes différences morphologiques et biologiques par rapport à celle du golfe du Mexique. La signification de ce polymorphisme est discutée.

Introduction

En 1884, CF. Gissler décrivait, sous le nom de *Sacculina panopei*, un Rhizocéphale parasite du Xanthidae *Panopeus herbustii* Milne-Edwards et provenant de la côte occidentale de Floride. La découverte de Gissler fut mentionnée sans commentaire par divers auteurs car la confusion était alors très grande dans la systématique des Rhizocéphales. Pendant près d'un demi-siècle, le parasite de *Panopeus* resta donc attribué au genre *Sacculina*, en dépit de la fragmentation progressive de celui-ci en unités génériques distinctes sur la base de caractéristiques anatomiques : importance et emplacement du mésentère (Smith, 1906), morphologie de la gonade mâle (Boschma, 1927).

C'est à Boschma (1928) que l'on doit la création du genre *Loxothylacus* et le classement de l'espèce de Floride à l'intérieur de celui-ci. Mais, outre qu'il en clarifiait définitivement le statut, Boschma montra également, grâce aux collections du U.S. National Museum, que l'espèce était largement répandue dans tout le golfe du Mexique et la mer des Antilles et qu'elle était susceptible d'infester diverses espèces de Xanthi-

(1) Une partie de ce travail a bénéficié de l'aide apportée par un contrat entre « United States, Office of Naval Research, Department of the Navy » et Duke University, N.R. 104-194.

dae : *Panopeus occidentalis* (Saussure), *Eurypanopeus depressus* (Smith) et *Panopeus herbstii* Milne-Edwards, notamment.

Dans les années qui suivirent, de nouvelles récoltes devaient confirmer la vaste répartition géographique de l'espèce et sa faible spécificité parasitaire : Rathburn (1930) signale, sur un *Lophopanopeus diegensis* des côtes californiennes, un Rhizocéphale qui sera plus tard rapporté à cette espèce ; Boschma (1931) la retrouve sur un Gonoplacidae au Venezuela, puis sur un autre *Lophopanopeus* (*L. bellus*) dans les eaux canadiennes du Pacifique. Toutefois, l'extension de l'espèce en dehors des eaux tropicales de l'Atlantique Ouest est admise avec suspicion par Boschma lui-même (1955) ; d'ailleurs, le parasite ne semble relativement commun que sur les marges du bassin antillais et du golfe du Mexique où de nouveaux hôtes lui sont peu à peu attribués. En particulier, Behre (1950) le signale pour la première fois sur *Rhithropanopeus harrisii* en Louisiane (Grande Isle), et Reinhard et Reischman (1958) étudient un second exemplaire récolté sur le même hôte le long des côtes texanes (Head of Copano Bay).

Enfin, Van Engel, Dillon, Zwerner et Eldridge (1966) ont décrit une curieuse invasion de *Loxothylacus panopei* dans les eaux saumâtres de la York River (baie de Chesapeake) où une seule espèce de crabe est parasitée (*Eurypanopeus depressus*), mais dans des proportions tout à fait inhabituelles (54 p. 100).

Présence de *Loxothylacus panopei* en Caroline du Nord.

C'est dans des conditions similaires que l'un de nous (G.P.) a récolté *Loxothylacus panopei* dans des eaux saumâtres de la région de Beaufort (Caroline du Nord). Apparemment inconnu auparavant dans cette région, ce Rhizocéphale y parasite essentiellement *Rhithropanopeus harrisii* ; un seul exemplaire a été récolté sur *Eurypanopeus depressus*. Parmi les centaines de crabes examinés, seuls six individus parasités furent récoltés en juillet 1974 ; l'année suivante, plusieurs dizaines de crabes ont été trouvés infestés et il semble que la progression du parasite se soit poursuivie en 1976.

Les conditions d'implantation de *Loxothylacus panopei* dans les eaux de Caroline du Nord rappellent le phénomène décrit par Van Engel et al. dans la baie de Chesapeake : apparition soudaine, choix presque exclusif d'un crabe-hôte et pullulation rapide du parasite. Il n'est d'ailleurs pas exclu que la régression de la parasitose puisse survenir aussi soudainement.

D'autre part, le développement de ce Rhizocéphale dans les eaux à faible salinité et très euryhalines demeure un fait exceptionnel à l'intérieur du groupe. Dans les principales stations de récolté, notamment au lieu-dit de « Pine Cliff » près d'Havelock, la température de l'eau atteint fréquemment 27 à 30°C en été et la salinité est alors cantonnée entre 13 et 20 p. 1 000.

Enfin, l'étude morphologique et anatomique des exemplaires de Caroline du Nord a révélé, par rapport aux animaux décrits antérieurement (et notamment par Reinhard et Reischman, 1958), des différences structurales d'une ampleur telle que les résultats rapportés ci-dessous nous ont amenés à reconsidérer le statut de cette espèce.

Matériel et Méthodes

40 parasites ont été examinés (39 récoltés sur *Rhithropanopeus harrisii* et un sur *Eurypanopeus depressus*). Localité : Pine Cliff, sur l'estuaire de la Neuse River près d'Havelock.

Pour l'étude histologique, les parasites ont été fixés au liquide de Duboscq-Brasil (Bouin alcoolique). Dix d'entre eux, représentant un large éventail de tailles ont été utilisés pour l'observation en

microscopie électronique à balayage (1). Les autres ont été débités en coupes séries pour l'étude anatomique.

Les plus jeunes exemplaires examinés mesuraient 1 mm de long (orifice cloacal/base du pédicule) et leur silhouette était presque discoïdale. Chez les adultes, la longueur la plus fréquente est voisine de 3 mm alors que la distance dorso-ventrale varie de 4,5 à 5 mm. Le plus grand exemplaire observé mesurait 7,5 x 9 mm. Ces mensurations, comparées à celles de Reinhard et Reischman, sembleraient donc indiquer que, dans la mesure où l'échantillon est significatif, la population de *Loxothylacus panopei* de la Neuse River est composée d'individus sensiblement plus grands que ceux de la York River.

ANATOMIE DE *LOXOTHYLACUS PANOEI*

1. Morphologie du sac

Le sac externe de *Loxothylacus panopei*, qualifié de réniforme par Reinhard et Reischman, a, en fait, un contour relativement variable et sa silhouette diffère assez peu des espèces du même genre suscep-

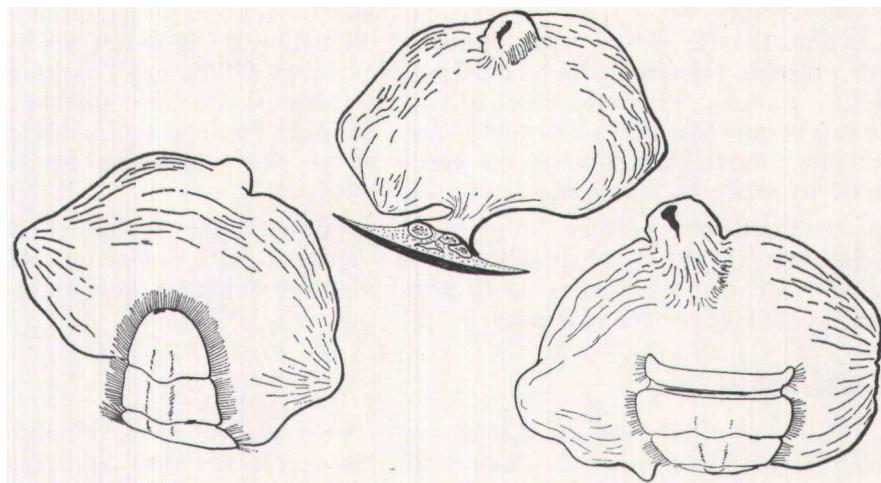


FIG. 1
Loxothylacus panopei
 Morphologie externe du parasite.

tibies d'être récoltées dans la même région (*L. perarmatus*, *L. caribaeus* et *L. bicorniger* notamment). L'orifice cloacal, proéminent, est toujours déjeté sur le côté gauche de l'animal, c'est-à-dire le côté appliqué contre le thorax du crabe, et souvent orienté vers la face ventrale. Chez les parasites de grande taille, le corps tend à encaisser

(1) Service de Microscopie électronique à balayage, Laboratoire d'Evolution des Etres Organisés, 105, boulevard Raspail, 75006 Paris.

plus ou moins complètement l'abdomen de l'hôte, ce qui confère à son bord postérieur un contour très irrégulier (Fig. 1). En vue latérale, le sac est toujours nettement dissymétrique, le lobe de la face ventrale étant toujours plus prononcé que celui de la face dorsale.

En principe, le parasite ne développe qu'un seul sac externe. Toutefois, il est fréquent d'observer deux (rarement trois) sacs appendus à l'abdomen d'un même hôte : dix cas de gemellarité ont été observés dans le matériel examiné. A une exception près, il s'agissait de sacs immatures et de petite taille. Lorsque plusieurs sacs se développent sur le même hôte, chacun d'entre eux possède son pédicule propre mais, selon toute vraisemblance, ils sont issus du même système radiculaire. L'examen des coupes sériées n'apporte en effet aucun argument susceptible de confirmer l'existence d'un deuxième appareil radiculaire indépendant du premier. Par contre, dans quelques cas favorables, il a pu être prouvé, par la dissection, que deux pédicules distincts émanaient du même système de racines et s'échappaient du corps de l'hôte à une distance très faible l'un de l'autre. L'hypothèse d'une infestation multiple, même si elle ne peut être définitivement écartée, ne semble donc pas devoir être retenue dans le cas présent.

2. Structure anatomique du parasite externe

Chez tous les exemplaires étudiés, la structure de la masse viscérale présente l'ensemble des caractères génériques définis par Boschma (1928) : masse viscérale rattachée au manteau à quelque distance de la région pédonculaire et sur le flanc droit de l'animal ; mésentère complet ; testicules courbés en croissant et situés dans la partie postérieure de la masse viscérale.

Par ailleurs, certains des caractères décrits par Reinhard et Reischman (1958) et considérés comme propres à cette espèce ont été retrouvés chez les parasites de *Rhithropanopeus*. Seuls les plus significatifs sont envisagés ci-dessous.

Glandes collétériques

Elles sont bilobées et situées à peu près au milieu de chaque flanc de la masse viscérale. Leurs tubules excréteurs sont toutefois moins nombreux que dans les exemplaires du golfe du Mexique. Présents chez les plus jeunes individus observés (10 tubules pour la glande droite, 12-13 pour la glande gauche), leur nombre augmente progressivement au fur et à mesure que le sac grandit. Les nombres les plus fréquents, dans les sacs adultes, sont 24 (glande droite) et 28 (glande gauche) ; rares sont les parasites chez lesquels plus de 30 canaux excréteurs ont été observés.

Gonades mâles

La structure et la position des testicules sont conformes aux informations des autres auteurs. Cependant, Reinhard et Reischman (1958) ont fait état d'une importante variabilité de la morphologie

des gonades mâles : régression plus ou moins poussée de l'une, coalescence partielle des deux, etc. Aucun cas semblable n'a été observé chez les animaux de Caroline du Nord : les testicules, rigoureusement identiques, sont toujours distincts et largement séparés l'un de l'autre. Lorsque la gonade est en activité, la cavité axiale, de faible diamètre par rapport à l'épaisseur de la paroi, se prolonge par un canal différent au contour sinueux et dont la lumière est bordée par un revêtement cuticulaire richement ornementé.

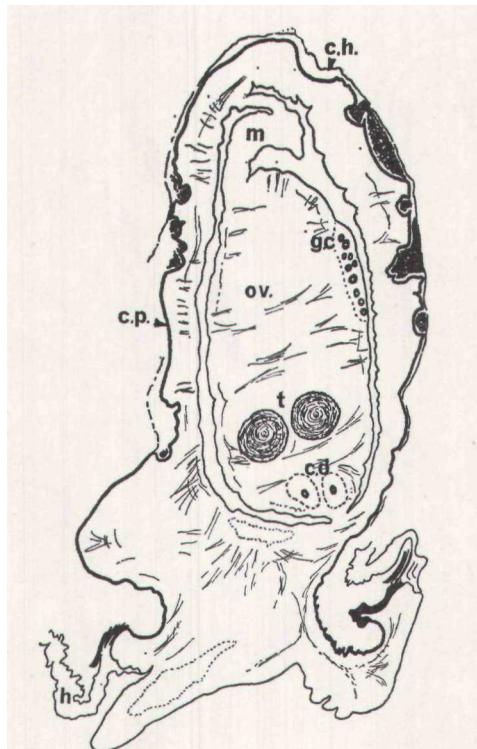


FIG. 2

Coupe transversale d'un parasite immature.

cd. : canal déférent ; c.h. : « couche hyaline » du tégument ; c.p. : couches « principales » ; g.c. : glandes colléteriques ; m. : mésentère ; ov. : ovaire ; t. : testicule.

Reinhard et Reischman ont été les premiers à noter que les canaux déférents ne débouchent pas directement dans la cavité palléale, mais dans un « vestibule » qui communique lui-même avec elle par un orifice distinct. Boschma (1974) a retrouvé une disposition comparable chez *L. caribaeus*.

L'étude d'individus d'âges très différents nous a permis de suivre l'évolution des voies génitales mâles chez *L. panopei* et nous amène à infirmer partiellement l'interprétation de Reinhard et Reischman.

Dans les sacs immatures, les testicules sont dépourvus de cavité axiale et les canaux déférents se terminent en cul-de-sac au contact de la gonade. Leur trajet est rectiligne et ils débouchent directement

dans la cavité palléale, à proximité de la région pédonculaire. Aucune trace de « vestibule » n'est décelable à ce stade mais la paroi des canaux déférents présente déjà une structure relativement spécialisée qu'elle conservera chez l'animal adulte : le diamètre du canal atteint environ 60μ et la lumière de celui-ci, 10μ . La paroi *sensu stricto* est constituée d'un épithélium cubique enveloppé par plusieurs assises serrées de cellules conjonctives ; des fibres, de plus en plus nom-

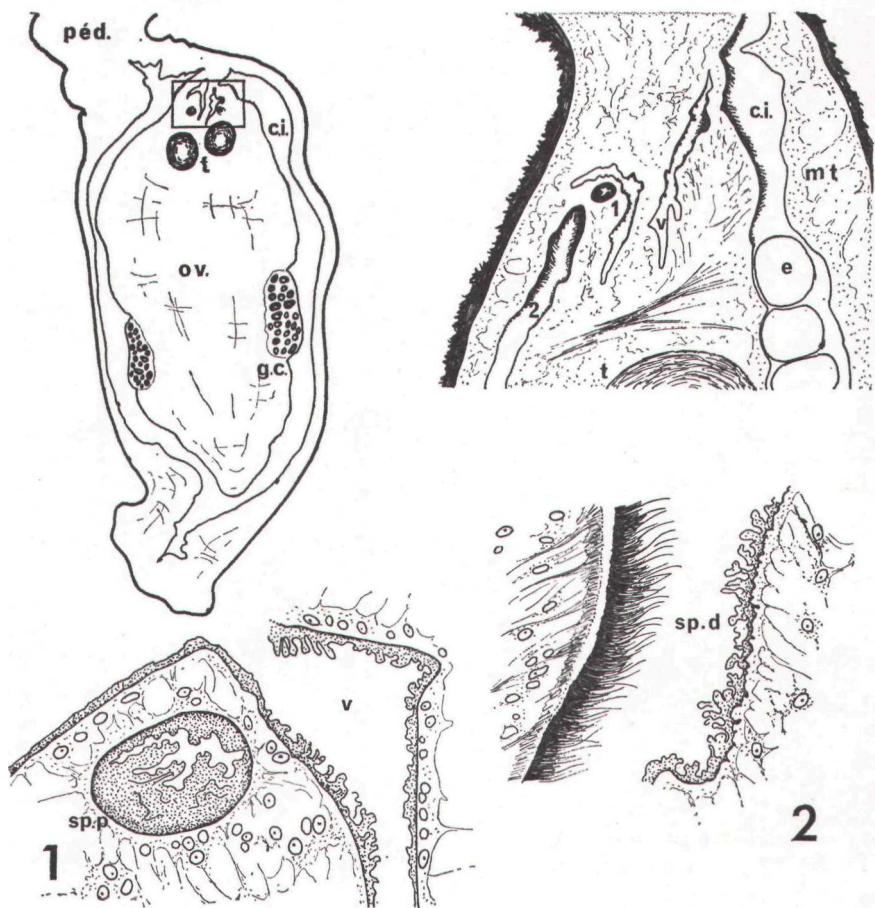


FIG. 3
Voies génitales mâles d'un parasite adulte.

c.i. : cavité incubatrice ; e. : embryons ; g.c. : glandes collatérales ; mt. : man-
teau ; ov. : ovaire ; péd. : pédicule ; sp.d. : partie distale du spermiducte ;
sp.p. : partie proximale du spermiducte ; y. : « vestibule ».

breuses vers l'extérieur, gaignent le canal déférent et lui confèrent une limite nette (Fig. 2). L'épithélium sécrète un revêtement cuticulaire épais (5μ) et ornementé de reliefs annulaires ou spiralés qui évoquent, par leur morphologie, les épaississements de lignine que l'on observe dans les vaisseaux du protoxylème des végétaux supérieurs.

Lors de l'acquisition de la maturité génitale, des transformations importantes affectent brusquement les spermiductes. On peut alors y

reconnaître deux tronçons, séparés par une brusque couture. C'est au niveau de celle-ci que se développe, du côté interne, une hernie sans forme définie. En s'accroissant, celle-ci donne naissance au « vestibule » de Reinhard et Reischman. La lumière de la partie proximale du canal déférent prolonge la cavité axiale qui est apparue dans la gonade. Son revêtement cuticulaire se soulève en replis longitudinaux irréguliers qui lui confèrent, sur coupes transversales, un aspect festonné (Fig. 3). Le segment distal du canal déférent est très court et a été assimilé, par Reinhardt et Reischman, à l'orifice du vestibule dans la cavité palléale. Or, l'examen de coupes séries montre sans ambiguïté que les deux segments du canal déférent sont en continuité directe. Le revêtement cuticulaire du tronçon distal subit des modifications originales : les épaississements annulaires ou spiralés du canal juvénile se dissocient en éléments capillaires qui simulent une toison serrée. Ce type d'ornementation passe, par endroits, à des expansions digitiformes qui rappellent plus ou moins le revêtement cuticulaire du « vestibule ». Celui-ci communique donc avec la cavité palléale, non pas par un orifice propre, mais par l'intermédiaire du bref segment distal du canal déférent. La signification du « vestibule » n'est pas claire ; l'hypothèse d'un réceptacle séminal n'a pu être confirmée, aucun spermatozoïde n'ayant été observé dans cette cavité. Toutefois, si la spermatogenèse s'achève avant que les larves soient expulsées hors de la cavité incubatrice et si les gamètes mâles s'accumulent provisoirement dans le « vestibule », leur observation *in situ* impliquerait un heureux concours de circonstances dont la probabilité est évidemment faible.

Revêtement de la cavité palléale

La cuticule qui limite la masse viscérale et la face interne du manteau est mince. Elle porte des rétinacles, essentiellement dans la partie ventrale de la cavité. Les rétinacles sont généralement formés de trois pièces en fuseau, insérées sur une base commune peu épaisse et hérissées de barbules. La taille des fuseaux est très variable d'un animal à l'autre (8 à 20 μ), 12-15 μ , étant la longueur la plus fréquente. La paroi du manteau se soulève enfin au niveau de papilles charnues dans la région voisine de l'orifice palléal ; les rétinacles semblent moins nombreux dans la zone papilleuse.

ÉTUDE DU TÉGUMENT

Dans un travail magistral sur les *Sacculinidae*, Boschma (1955) distinguait, au sein du genre *Loxothylacus*, deux groupes d'espèces très nettement différenciées par la structure du revêtement cuticulaire de la face externe du manteau. Dans l'un (*L. murex*, *L. torridus*, *L. carinatus*, ...), la cuticule est constituée en deux zones distinctes : une « couche hyaline » recouvre, vers l'extérieur, les « couches principales » de l'exosquelette ; elle en diffère par son aspect sur coupes, ses ornements éventuelles, et tend à s'en décoller plus ou moins nettement. Dans l'autre groupe (auquel appar-

tiennent *L. panopei* et toutes les espèces actuellement connues des Caraïbes), la « couche hyaline » manque.

D'autre part, Reinhard et Reischman (1958) ont décrit les ornementations de la couche principale de la cuticule chez des *Loxothylacus panopei* des côtes américaines du golfe du Mexique. Ces auteurs ont noté quelques variations de taille dans les « épines » cuticulaires, variations qu'ils attribuent principalement à la nature de l'hôte.

Nos observations sur le tégument des parasites de Caroline du Nord ne confirment pas les descriptions des précédents auteurs. Trois aspects particuliers de la structure tégumentaire ont fait l'objet d'investigations plus poussées.

1. Le problème de la « couche hyaline »

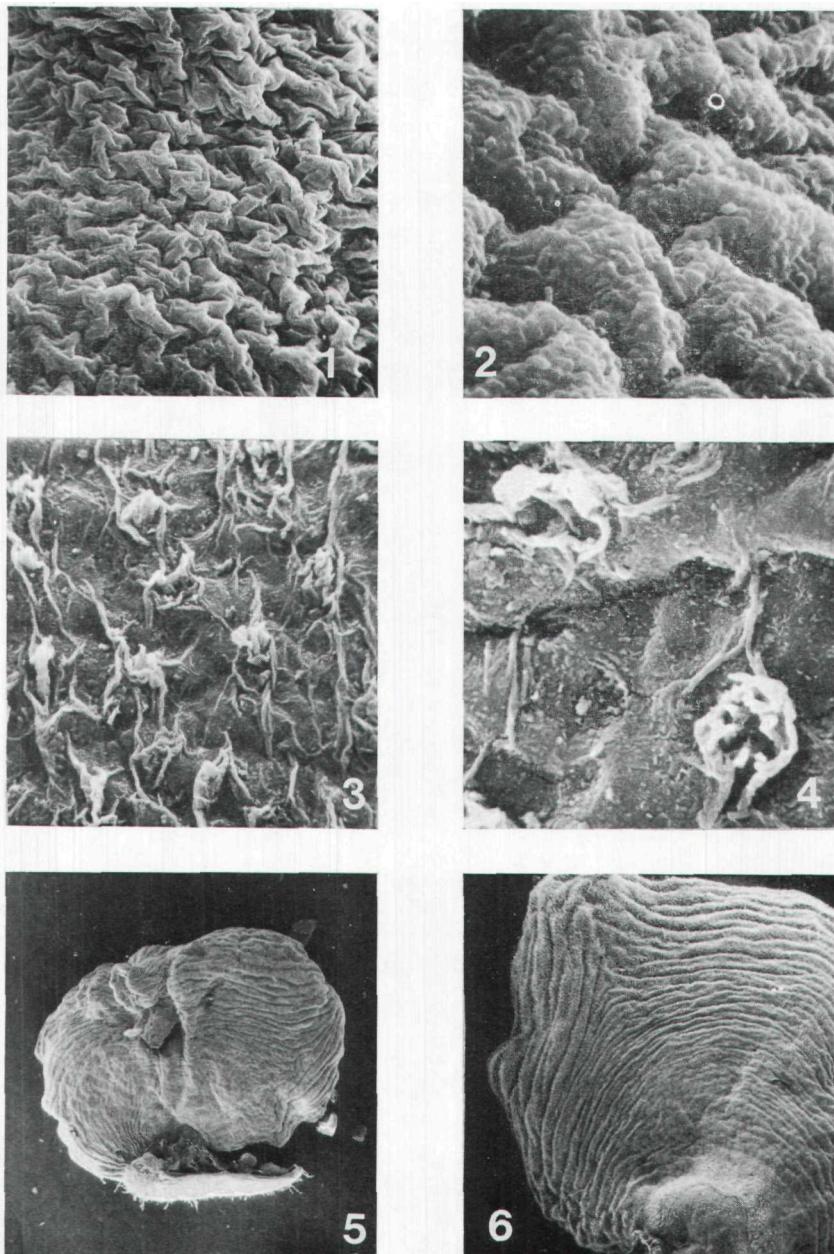
Chez tous les animaux immatures que nous avons examinés, soit sur coupes, soit en microscopie électronique à balayage, nous avons retrouvé, en position externe par rapport aux « couches principales » du tégument, un revêtement cuticulaire surnuméraire correspondant à la « couche hyaline » décrite par les auteurs chez d'autres *Loxothylacus* (Planche I).

Cette « couche hyaline » est mince et son ornementation, chez les individus jeunes, se réduit à des reliefs compliqués, aux arêtes émoussées, qui prennent, sur des préparations à plat, des aspects étoilés ou labyrinthiformes (Planche I, 1). Reinhard et Reischman (1958) ont publié, dans leur description de *L. perarmatus*, une figure en tous points comparable à ce que nous avons observé chez *L. panopei*. Dans certains cas, la surface de ces reliefs est elle-même boursouflée de minuscules mamelons d'un diamètre inférieur à 1 μ (Planche I, 2). De profondes cryptes aux bords irréguliers séparent ces reliefs.

Chez les animaux adultes, la présence de la « couche hyaline » est inconstante. Sur coupes, elle subsiste parfois, étroitement accolée aux ornementations des « couches principales » ; souvent, elle n'est repérable qu'à proximité du pédoncule. Cependant, chez trois individus adultes de petite taille (2,5 x 4 mm environ), la « couche hyaline » a pu être détachée et examinée au microscope électronique à balayage (Planche I, 3-4). L'aspect général est semblable à celui que l'on observe chez les individus juvéniles (reliefs « torsadés », en étoiles ou en labyrinthes), mais son ornementation est plus complexe. Ce sont en général des boursouflures aux contours irréguliers, parfois digités ; leur partie centrale, profondément déprimée, semble épouser le fond des cryptes observées sur la « couche hyaline » des jeunes sacs. De rares excroissances comparables à celles de la « couche principale » ont été observées chez un seul animal.

2. Les excroissances de la « couche principale »

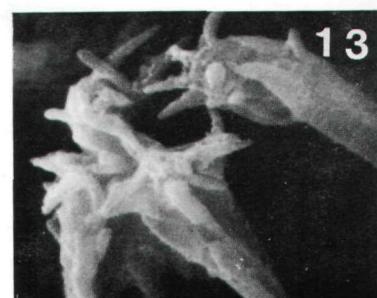
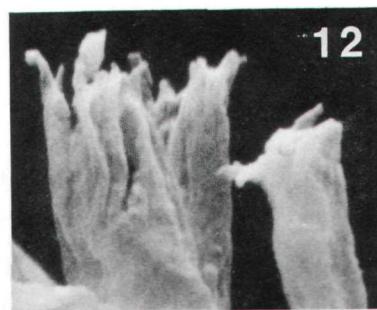
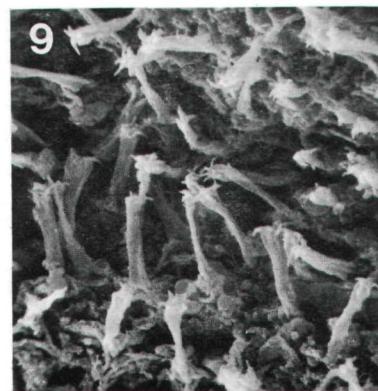
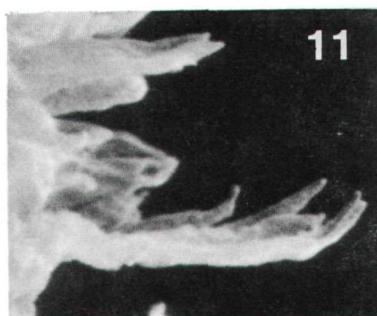
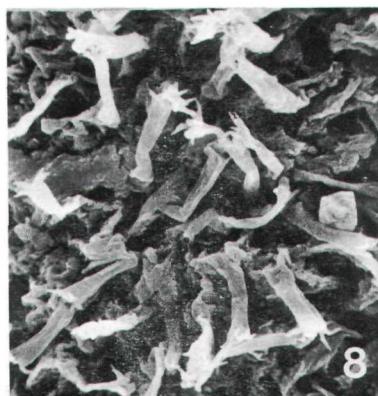
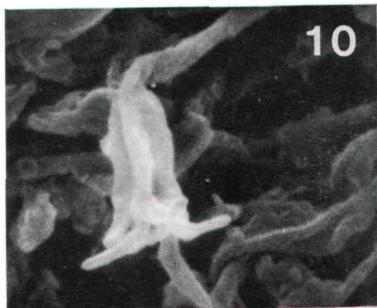
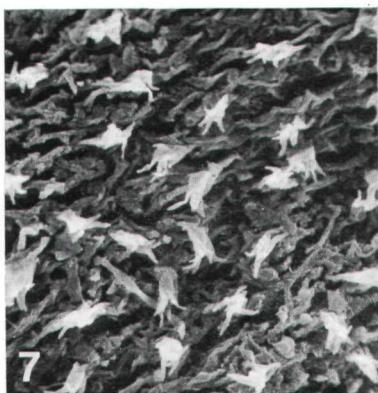
Le tégument des *Loxothylacus* de Caroline du Nord possède une ornementation caractéristique. La cuticule palléale externe pré-



Y. TURQUIER et G. PAYEN

PLANCHE I
Loxothylacus panopei

1 : couche hyaline d'un parasite juvénile (X 1250) ; 2 : couche hyaline d'un parasite juvénile, détail de l'ornementation (X 3000) ; 3 : couche hyaline d'un parasite adulte, préparation après détachement (X 1250) ; 4 : couche hyaline d'un parasite adulte, détail des ornements (X 3000) ; 5 : vue générale d'un parasite adulte montrant les rides de premier ordre (X 12,5) ; 6 : détail du sac montrant les reliefs de second ordre (X 30).



Y. TURQUIER et G. PAYEN

PLANCHE II
Loxothylacus panopei

7, 8, 9 : épines caractéristiques de la couche principale du tégument (X 1250)
7 : face gauche, proximité de l'orifice cloacal ; 8 : face gauche, région moyenne
9 : face droite, région moyenne ;
10, 11, 12, 13 : détail des « épines » (X 6000) ;
10, 11, 12 : comparer avec la figure 7 ; 13 : comparer avec la figure 9.

sente chez les adultes une épaisseur de 20 à 25 μ qui peut même atteindre parfois 30 μ . Sur coupe, sa structure apparaît stratifiée, mais la disposition des couches procuticulaires n'est pas régulière et prend parfois un aspect enchevêtré.

La partie superficielle de la procuticule est tourmentée de reliefs compliqués et irréguliers que l'on peut classer en trois catégories :

— des cannelures grossières qui zèbrent les flancs du sac, en particulier chez les sujets de grande taille, et que l'on peut observer chez diverses espèces de *Loxothylacus*. Ces rides sont très profondes, plus ou moins parallèles entre elles et espacées de 50 à 100 μ (Planche I, 5) ;

— indépendamment de ces rides de premier ordre, la procuticule est taraudée sur une épaisseur de 5 à 7 μ environ, d'ornementations très irrégulières qui lui donnent un aspect rugueux : bourrelets, festons torsadés, séparés par des crevasses ou des cryptes d'aspect varié (Planche I, 6) ;

— enfin, la crête de ces reliefs de second ordre se hérisse d'ornementations qui furent les seules décrites et que les divers auteurs qualifient de « soies » ou « d'épines ». Or, comme le montre la planche II, ces termes sont totalement improches car les soi-disant « épines » prolongent les reliefs de second ordre, mais ne présentent aucune articulation à leur base. Ce sont, le plus souvent, des structures sub-cylindriques, plus ou moins cannelées et généralement un peu dilatées à leur extrémité distale. Le fût de ces ornements est dépourvu de barbules, contrairement à ce que Reinhard et Reischman ont décrit chez les exemplaires du golfe du Mexique. Il se termine par un nombre variable (jusqu'à 6 ou 7) de digitations inégales (Planche II).

Si la densité des excroissances cuticulaires est importante et semble constante sur toute la surface du corps, il n'en est pas de même en ce qui concerne leur morphologie et surtout leur taille. Celles-ci varient en effet dans une large mesure, chez un même animal, suivant les régions du corps (de 8 à 22 μ). La taille de ces saillies cuticulaires est généralement maximale au milieu de chaque flanc et décroît en direction du pédicule et à proximité de l'orifice cloacal. Sur coupes, elles apparaissent constituées de procuticule. Le revêtement épicuticulaire est si mince qu'il est rarement décelable en microscopie photonique. Les excroissances sont creusées d'une cavité ampullaire qui se prolonge jusque dans les digitations terminales ; celles-ci logent un organe sensoriel dont la structure a pu être précisée grâce à l'utilisation de la microscopie électronique à transmission.

3. Morphogenèse du tégument et réactions de l'hôte

Chez les animaux que nous avons observés, le tégument paléal externe présente, en dépit de variations individuelles importantes, une structure que l'on pourrait qualifier de « classique »

chez les parasites sexuellement mûrs. Cependant, l'examen histologique des individus jeunes a fait apparaître une fréquence étonnamment élevée d'anomalies ou de formations tératologiques.

Ce sont, le plus souvent, des concrétions anhydrides, fortement colorables par l'azocarmine et incrustées dans la procuticule du sac. Leur localisation semble quelconque à la surface du sac, bien qu'on les observe plus fréquemment, d'une part, à proximité du pédicule et, d'autre part, sur les parois latéro-ventrales du parasite. Leur forme et leur taille varient dans une large mesure : petits granules d'un diamètre voisin du micron jusqu'à des nodules de 10 ou 20 μ , voire des plaques peu épaisses dont la taille dépasse plusieurs dizaines de microns.

L'origine de ces formations n'est pas définitivement établie. A priori, on peut en attribuer la genèse, soit au parasite lui-même, soit à l'hôte. En faveur de la première hypothèse, nous retiendrons la localisation apparemment intratégumentaire de la plupart des gros nodules. En effet, certaines images obtenues sur coupes montrent incontestablement que la « couche hyaline » du tégument du parasite recouvre ces formations (Fig. 2). D'autre part, les cellules conjonctives palléales du Rhizocéphale se chargent de granulations ; leurs affinités tinctoriales sont identiques à celles des concrétions tégumentaires dont elles pourraient constituer des précurseurs. Il faut toutefois noter que, à de rares exceptions près, les cellules épidermiques ne renferment généralement pas de telles inclusions.

La seconde hypothèse, qui semble plus vraisemblable, s'appuie sur l'étude du tégument de l'hôte dans la région où est ancré le parasite. A ce niveau, la cuticule du crabe constitue une virole dont la forme épouse étroitement celle du pédicule du Rhizocéphale (Fig. 4). Sur coupes, la virole s'invagine quelque peu à l'intérieur de l'abdomen puis remonte le long du pédicule. L'épiderme qui l'a sécrétée s'invagine également mais s'interrompt brusquement au niveau de son bord le plus profond. Entre la procuticule du crabe et celle du parasite s'intercale un mince dépôt de substance dont les affinités tinctoriales rappellent celles des incrustations décrites précédemment et qui pourrait jouer le rôle d'un joint d'étanchéité. Cette gaine supplémentaire, mince et discontinue dans la partie profonde de la virole, s'épaissit progressivement vers sa partie externe. A ce niveau, elle est en continuité, d'une part, avec la partie épicuticulaire du tégument du crabe et, d'autre part, avec les premières incrustations du tégument du parasite. La cuticule de ce dernier, très mince au niveau des racines, s'épaissit rapidement au contact de la virole pour atteindre son épaisseur normale au niveau du bord externe ; notons qu'à aucun moment les cellules épidermiques du parasite, dans cette région, ne sont chargées de granules de sécrétion.

En revanche, dans la zone annulaire qui correspond à la partie profonde de la virole, les cellules épidermiques du crabe sont en contact direct avec le dépôt du « joint ». Certaines figures histologiques montrent que des cellules épidermiques sont finalement engluées dans leur propre sécrétion et dégénèrent. Dans quelques

cas favorables, on peut suivre la trace de l'épiderme « fossilisé » dans la gaine qu'il a élaborée.

Il semble donc probable que les incrustations tégumentaires du sac externe du Rhizocéphale soient produites par l'hôte. Cette sécrétion est sans doute contemporaine de la phase endoparasitaire qui précède l'extrusion du sac hors de l'abdomen du crabe. La sortie brutale et la turgescence du parasite externe entraînent la rupture de la sécrétion épidermique « cémentaire » dont une partie est maintenue en manchon autour du pédicule du *Loxothglacus* et

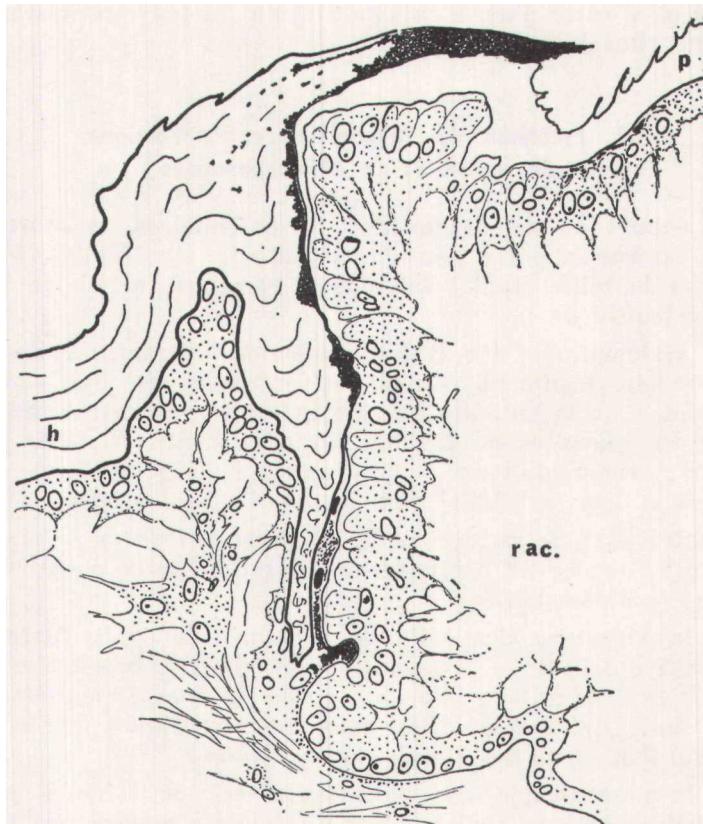


FIG. 4

Zone d'ancrage du parasite sur l'abdomen de son hôte.

h. : procuticule de l'hôte ; *p.* : procuticule du parasite ; *rac.* : racine du parasite.

dont l'autre subsiste jusqu'à la première mue du sac, sous forme d'incrustations isolées. La localisation intratégumentaire de celles-ci, au niveau du sac externe, pourrait n'être qu'un artefact : on conçoit en effet aisément que, si la sécrétion du dépôt « cémentaire » de l'hôte est contemporaine de la formation du tégument du parasite, la pression qu'exerce le nucléus de celui-ci sur la face interne de l'exosquelette du crabe avant son extrusion puisse, sans difficulté, transpercer la « couche hyaline » et incrusté les formations « cémentaires » dans l'épaisseur de la cuticule du parasite.

DISCUSSION

La comparaison des résultats de notre étude sur les *Loxothylacus* infestant *Rhithropanopeus harrisii* avec les observations faites par divers auteurs pose deux problèmes essentiels se rapportant, d'une part, au statut taxonomique des parasites de Caroline du Nord et, d'autre part, à la signification du polymorphisme intraspécifique chez les Rhizocéphales.

1. Problème de l'appartenance taxonomique des parasites de *Rhithropanopeus*

En dehors de ses ornementsations cuticulaires, la morphologie du sac externe apporte peu d'informations significatives, l'aspect général et la taille étant relativement variables, même au sein de faibles échantillons.

La systématique des Rhizocéphales fait largement appel aux caractères du tégument. Ainsi, les excroissances des « couches principales » de la cuticule palléale externe apparaissent incontestablement les parasites de *Rhithropanopeus* à *Loxothylacus panopei* (Gissler) : ornements de taille normalement inférieure à 25 μ , terminées à leur extrémité par de courtes digitations.

D'autre part, le rattachement des *Loxothylacus* de Caroline du Nord à cette espèce est confirmé par un ensemble de caractères anatomiques peu discutables :

— la structure des rétinacles (formés de trois fuseaux) ne s'observe, en dehors de *L. panopei*, que chez *L. brachythrix* et *L. amoenus*, espèces très voisines l'une de l'autre et peut-être synonymes, mais qui hantent les eaux indo-pacifiques et parasitent divers *Xantho*, *Lybia* (= *Melia*) et *Phymodius* ;

— la morphologie des gonades mâles, caractérisée par leur paroi épaisse et leur cavité axiale de faible diamètre, est typiquement celle de *L. panopei*. En outre, les deux testicules restent toujours séparés et les canaux déférents, sinueux, communiquent avec un « vestibule » aux parois très ornementées.

Enfin, le choix de l'hôte et la localisation géographique de la population étudiée s'accordent assez bien avec ce que l'on sait de la biologie de cette espèce : *L. panopei* est connu, en effet, pour infester principalement des Xanthidae néo-tropicaux, mais sa spécificité parasitaire est relativement souple et il a déjà été signalé à deux reprises sur *Rhithropanopeus harrisii* (Behre, 1950 ; Reinhard et Reischman, 1958). Les populations de l'estuaire de la Neuse River constituent, sans aucun doute, des populations marginales par rapport à l'aire de répartition ; toutefois, l'espèce a été signalée encore plus au Nord, dans la baie de Chesapeake (Van Engel *et al.*, 1966). En outre, ces parasites ne peuvent être rapprochés, en

dehors de *L. panopei*, d'aucun autre *Loxothylacus* des côtes américaines (cf. notamment, Boschma, 1974).

Les difficultés que soulève l'appartenance des parasites étudiés à l'espèce *L. panopei* ne sont pas toutes de même nature, ni de même importance.

La complexité des ornementations de la cuticule palléale externe est beaucoup plus considérable que ne l'avaient signalé les précédents auteurs. Cependant, de telles différences tiennent sans doute beaucoup plus aux techniques d'observation utilisées qu'à une réalité objective. L'insuffisance des descriptions que renferme la littérature tient en effet, pour une large part, aux limites de la microscopie photonique. Le tégument de ces Rhizocéphales présente des ornementations d'une étonnante finesse et il est évident que le microscope électronique à balayage apporte des données supplémentaires indispensables pour mener à bien ce genre de travail.

— Le nombre des canaux sécréteurs des glandes collétériques est, chez les parasites étudiés, inférieur à celui rapporté chez *L. panopei*, notamment par Reinhard et Reischman (1958). Or, nous avons montré que ce nombre augmente progressivement au cours de la croissance du sac et, bien que les animaux de Caroline du Nord soient sensiblement plus grands que ceux du golfe du Mexique, le nombre moyen de canaux reste inférieur à celui observé chez ces derniers (24 et 28 contre 34). Il se pourrait donc que ce caractère traduise une différence significative dont l'ampleur reste toutefois modérée. En effet, chez les autres *Loxothylacus* américains (1), le nombre des canaux des glandes collétériques diffère bien plus encore de celui que nous avons observé : 50 à 60 chez *L. perarmatus*, 90 environ chez *L. caribaeus*, plus de 120 chez *L. t exanus*.

— La difficulté majeure réside, de toute évidence, dans l'existence, au moins temporaire, d'une « couche hyaline » au niveau de l'exosquelette palléal externe. A concevoir l'espèce sous le seul aspect typologique et, compte tenu de la révision effectuée par Boschma (1955), le parasite de *Rhithropanopeus harrisii* devrait donc, sur la base de ce caractère, être classé dans un groupe d'espèces très différent, au voisinage d'espèces indo-pacifiques comme *L. aristatus* ou *L. vepretus*. Or, cette position est parfaitement insoutenable.

Mais si le problème de la « couche hyaline » est envisagé dans le cadre de la biologie de l'espèce, la signification de cette structure s'éclaire d'un jour très différent. L'observation d'animaux appartenant à des classes d'âge aussi diverses que possible suggère en effet que la « couche hyaline » n'a qu'une existence transitoire : constante chez les parasites jeunes, elle disparaît plus ou moins tôt chez les sacs mûrs, et les animaux les plus grands que nous avons pu examiner en étaient dépourvus. Il est donc probable que cette tunique tégumentaire, sans doute élaborée avant l'extrusion du parasite, ne soit pas renouvelée et se déchire au cours

(1) Sauf chez *L. longipilus* qui est, par ailleurs, une espèce très différente de *L. panopei*.

de la croissance du sac externe. L'observation d'animaux adultes ne permet pas de soupçonner son existence transitoire et l'on conçoit dès lors qu'aucun auteur n'ait fait mention de la présence d'une « couche hyaline » chez *L. panopei*.

Enfin, il serait intéressant de savoir quel degré de généralité présentent nos observations à l'intérieur du genre *Loxothylacus*. On peut en effet penser que, la plupart des Rhizocéphales étant décrits à partir d'un petit nombre d'individus, la nature transitoire de la « couche hyaline » ait pu échapper aux observateurs. Dans ces conditions, la scission du genre en deux ensembles sur la base de l'existence (ou de l'absence) d'une « couche hyaline » au niveau du tégument palléal externe perdrait toute signification phylétique. Mais un énorme travail reste à accomplir avant qu'on puisse accorder à cette hypothèse une valeur générale car notre connaissance de la biologie des Rhizocéphales (et, plus particulièrement, des *Loxothylacus*) est trop fragmentaire.

2. Problème du polymorphisme intraspécifique chez *L. panopei*

Si le rattachement des parasites de *Rhithropanopeus harrisii* à *Loxothylacus panopei* semble la solution la plus rationnelle, celle-ci implique, du même coup, que soit précisé le statut des différentes populations de cette espèce. La solution adoptée dans notre travail soulève en effet le problème du polymorphisme intraspécifique dont l'ampleur, chez *L. panopei*, dépasse tout ce que l'on connaît chez d'autres Rhizocéphales.

Indépendamment des difficultés d'échantillonnage, inhérentes à la relative rareté de ces parasites, la population des *Loxothylacus* de l'estuaire de la Neuse River présente incontestablement un ensemble de caractères particuliers dont le maintien pourrait trouver une explication dans les conditions d'implantation de l'espèce sur les côtes de Caroline du Nord. Tout comme Van Engel *et al.* (1966) l'avaient suggéré à propos de l'invasion soudaine de *L. panopei* dans la baie de Chesapeake, celle de la Neuse River a dû se développer à partir d'un petit nombre d'individus. Le pool génique d'une telle population, relativement fort pauvre au départ, n'avait en outre pratiquement aucune chance de s'enrichir : l'isolement des biotopes où s'est répandue la parasitose est tel que l'introduction accidentelle de nouveaux individus d'origine exogène demeure hautement improbable.

D'autre part, une sélection particulièrement sévère a dû s'exercer sur ce stock génétique préalable, notamment en raison des conditions écologiques particulières rencontrées par les *Loxothylacus*. Cette sélection s'exerce tant au niveau de l'habitat (eaux très eurythermes et très euryhalines) qu'au niveau de l'hôte (*Rhithropanopeus harrisii* constitue, pour *Loxothylacus*, un hôte exceptionnel dans le golfe du Mexique, alors qu'il est son hôte pratiquement exclusif dans l'estuaire de la Neuse River).

La relative homogénéité de la population de « Pine Cliff » et les différences (tant morphologiques que biologiques) qu'elle pré-

sente par rapport aux autres populations de l'espèce tireraient donc leur origine de l'action combinée d'une importante dérive génique (consécutive à un échantillonnage très aléatoire au départ) et de la pression de sélection très particulière qu'elle a subie depuis son isolement.

Cependant, il n'est pas exclu que certains éléments du polymorphisme de *L. panopei*, échappant à une explication évolutive, soient seulement le fruit d'adaptations individuelles aux nouvelles conditions de milieu. L'étude des concréctions tégumentaires observées chez les jeunes parasites suggère en effet que la morphogenèse du Rhizocéphale puisse être quelque peu perturbée par de violentes réactions sérologiques de l'hôte. La réussite de l'infestation de *Rhithropanopeus harrisii* dans les eaux de Caroline du Nord est sans doute la conséquence d'une sélection de génotypes résistants, mais certains des aspects de leur morphologie tégumentaire (que nous avons assimilés, dans ce travail, à des formations téralogiques) sont indiscutablement des réponses adaptatives du Rhizocéphale à l'agression en retour dont il est l'objet de la part de son hôte. Une réponse à cette question pourrait être sollicitée par la tentative d'infestations expérimentales sur différents hôtes élevés dans des conditions standard.

Quoi qu'il en soit, il n'est pas douteux que l'implantation de *L. panopei* en plusieurs points de la côte atlantique nord-américaine constitue une expérience évolutive intéressante. Toutefois, l'avenir de ces isolats, en marge de l'aire de répartition de l'espèce, est loin d'être assuré : des modifications, même mineures, des conditions de milieu sont en effet susceptibles d'entraîner une régression rapide de la parasitose et de réduire celle-ci à une tentative sans lendemain.

Summary

A parasitic rhizocephalan of *Rhithropanopeus harrisii*, located on the North Carolina shores (U.S.A.), is described and referred to *Loxothylacus panopei*. Study of the concerned population shows important morphological and biological differences compared to the one of the Mexican Gulf. Signification of this polymorphism is discussed.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

BEIRE, E.H., 1950. — Annotated list of the fauna of the Grand Isle region, 1928-1946. *Mar. Lab. Louisiana State Univ., Baton Rouge, Occas. Pap.* n° 6, pp. 1-66.

BOSCHMA, H., 1927. — Über europäische Formen der Gattung *Sacculina*. *Zool. Jahrb., Abt. f. Syst.*, 54.

BOSCHMA, H., 1928. — Two common species of parasitic Crustacea (Sacculinidae) of the West Indies. *Proc. U.S. Nat. Mus.*, 73, n° 2726 (art. 5), pp. 1-10.

BOSCHMA, H., 1931. — Papers from Dr. Th. Mortensen's Pacific Expedition, 1914-16. LV. Rhizocephala. *Zool. Med. Rijkmus. v. Nat. Hist., Leiden*, 11, n° 2-3, part 6, pp. 146-176.

BOSCHMA, H., 1955. — The described species of the family Sacculinidae. *Zool. Verh.*, 27, pp. 1-76.

BOSCHMA, H., 1974. — Notes on the Sacculinidae from the West-Indian region. *Proc. Kkl. Nederl. Akad. Vete*, C, 77 (1), pp. 1-15.

GISSLER, C.F., 1884. — The crab parasite *Sacculina*. *Amer. Nat.*, 18, 3, pp. 225-229.

RATHBURN, M.J., 1930. — The cancroid crabs of America of the families Euryalidae, Portunidae, Atelecyclidae, Cancridae and Xanthidae. *Bull. U.S. Nat. Mus.*, 152, pp. 1-609.

REINHARD, E.G. and REISCHMAN, P.G., 1958. — Variation on *Loxothylacus panopei* (Gissler), a common sacculinid parasite of mud crabs, with the description of *Loxothylacus perarmatus* n. sp. *J. Parasitol.*, 44, pp. 93-99.

SMITH, G., 1906. — Rhizocephala. In *Fauna und Flora des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeres*. *Mon. Zool. St. z. Neapel*, 29, pp. 1-123.

VAN ENGEL, W.A., DILLON, W.A., ZWERNER, D. and ELDRIDGE, D., 1966. — *Loxothylacus panopei* (Cirripedia, Sacculinidae), an introduced parasite on Xanthid crab in Chesapeake Bay. *Crustaceana*, 10, pp. 110-112.

WEISBORD, N.E., 1975. — Cirripedia of Florida and surrounding waters (Acrothoracica and Rhizocephala). *Bull. Amer. Paleontol.*, 68, n° 290, pp. 169-233.