

ÉTUDE EXPÉRIMENTALE DE L'INFESTATION
D'*AMPHIPHOLIS SQUAMATA* DELLA CHIAJE (OPHIURIDE)
PAR *CANCERILLA TUBULATA* DALYELL
(COPÉPODE CYCLOPOÏDE).

par

Yves Carton

Laboratoire de Génétique évolutive et de Biométrie, C.N.R.S., 91 - Gif-sur-Yvette.

Résumé

L'élevage au laboratoire de *Cancerilla tubulata* (Copépo­de Cyclopoïde), parasite d'*Amphipholis squamata* (Ophiuride, Amphiuridae) ayant été réalisé, l'éthologie du copépodite I, stade infestant, a pu être précisée. Ce copépodite I se fixe préférentiellement sur des *Amphipholis* gravides ; son taux de fixation varie avec son âge (maximum au 5^e jour). Le copépodite reconnaît son hôte naturel lorsqu'on lui propose un choix entre diverses Ophiures ; cette faculté sensorielle du copépodite I semble avoir pour origine une sensibilisation du stade embryonnaire à certains facteurs de l'hôte.

INTRODUCTION

Le principal obstacle auquel on se heurte dans l'étude expérimentale de la spécificité, souvent stricte, que présente la majorité des parasites marins, réside dans la difficulté, sinon dans l'impossibilité, d'obtenir au laboratoire, le développement complet de ces parasites. Cela est particulièrement vrai dans le cas des Crustacés parasites dont le cycle comporte une phase larvaire planctonique ou semi-planctonique et pour lesquels il est toujours très difficile de réaliser un dispositif d'élevage se rapprochant suffisamment des conditions naturelles. Toutefois, en cas de succès, on peut espérer, grâce à une expérimentation portant sur le stade infestant, préciser les divers tropismes qui dirigent la larve vers l'hôte et discerner ce qui, dans l'hôte, intervient comme facteur de réussite ou, au contraire, comme facteur limitatif.

Les tentatives d'analyse de la spécificité réalisées jusqu'à nos jours, dans divers groupes (Johnson, 1952 ; Stehouver, 1952 ; Davenport, 1951 ; Davenport, Camougis et Hickok, 1960 ; Bartel et Davenport, 1961 ; Carton, 1965, 1968) ont toujours porté sur les commensaux ou les parasites adultes. Une sensibilisation biochimique du

parasite ou du commensal vis-à-vis de l'hôte a été ainsi mise en évidence. Il n'était pas certain, *a priori*, que le comportement des stades larvaires infestants pouvait être rigoureusement semblable à celui de l'adulte. Ainsi, une étude faite sur un Paguridae (*Calcinus verilli* Rathbun) a montré que le comportement de l'animal dans sa recherche d'une coquille protectrice était différent chez la glaucothoé et l'adulte (Hazlett et Provenzano, 1965). En généralisant ce résultat, on pouvait concevoir que la sensibilisation biochimique du stade larvaire infestant devait se manifester avec une évidence particulière et que les travaux effectués sur les stades infestants avaient plus de valeur que ceux portant sur les adultes seuls, pour une étude expérimentale des relations hôte-parasite.

Ayant obtenu au laboratoire le cycle complet de *Cancerilla tubulata*, Copépode Cyclopoïde strictement inféodé à *Amphipholis squamata* (Ophiuride) dans la région de Roscoff, j'ai pu entreprendre l'étude éthologique du copépodite I, stade infestant de ce parasite. Il s'est rapidement avéré, au cours des premiers essais d'infestation, que plusieurs facteurs inhérents, les uns au copépodite, les autres à l'état physiologique de l'hôte, interagissaient sur le succès de nos expériences. De nombreuses séries expérimentales m'ont permis de dégager deux facteurs qui déterminent la réussite des infestations. L'un concerne l'âge du copépodite I, l'autre, l'état de gravidité d'*Amphipholis*.

A l'occasion de ce travail, diverses observations touchant au problème de la spécificité des *Cancerilla* ont pu être effectuées : si le copépodite I de *Cancerilla* est mis en présence à la fois d'*Amphipholis squamata* et d'*Acrocnida brachiata*, on note une diminution du taux de fixation sur l'hôte naturel, bien qu'il n'y ait aucune fixation sur la deuxième espèce. D'autre part, il semble que l'hôte sur lequel a été élevé le Copépode femelle détermine une certaine sensibilisation de la descendance de ce Copépode : je suis parvenu, par un artifice expérimental, à maintenir pendant toute leur période ovigère des femelles de *Cancerilla* sur *Acrocnida brachiata* ; les copépodites I issus de ces *Cancerilla* femelles, placés comme dans l'expérience ci-dessus devant un choix entre *Amphipholis squamata* et *Acrocnida brachiata* ont présenté un taux de fixation encore plus faible que dans l'expérience précédente. Ces résultats seront discutés dans les conclusions du présent travail.

I. — RÉALISATION PRATIQUE DE L'EXPÉRIMENTATION.

La méthode d'élevage des *Cancerilla* a été exposée antérieurement (Carton, 1967) en même temps qu'étaient décrits les stades larvaires successifs de l'espèce. Je rappellerai seulement que la durée de la phase nauplienne du parasite, qui comporte six stades, est de 48 heures. Le copépodite I peut mener une vie libre pendant onze jours ; au-delà, le taux de mortalité devient important.

Le matériel ayant servi de test à l'étude expérimentale a comporté 112 femelles adultes de *Cancerilla tubulata*, recueillies sur 3.647

Amphipholis squamata. Pour l'analyse de la spécificité parasitaire des *Cancerilla*, il était essentiel de trouver une espèce assez proche d'*Amphipholis*, non parasitée par *C. tubulata*, mais présentant un terrain *a priori* relativement favorable pour l'implantation de femelles non ovigères de *Cancerilla*. Des essais préliminaires effectués sur *Ophiothrix fragilis*, *Ophiocoma nigra*, *Amphiura elegans* et *Acrocnida brachiata* m'ont conduit à ne retenir que cette dernière espèce, qui appartient d'ailleurs à la même famille des Amphiuridae qu'*Amphipholis*. Un artifice expérimental a permis l'implantation de *Cancerilla* adultes sur *Acrocnida*. Lors des infestations normales d'*Amphipholis*, les femelles de *Cancerilla* enserrant avec leurs antennes postérieures la base d'un des bras de l'Ophiure ; les bras d'*Acrocnida* sont trop larges pour permettre une telle fixation, mais la section d'un bras chez *Acrocnida* provoque la formation d'un régénérat de diamètre plus étroit, sur lequel la femelle de *Cancerilla* s'accroche très efficacement. La barrière mécanique s'opposant à l'infestation expérimentale d'*Acrocnida* ayant ainsi été levée, les Copépodes ont pu être maintenus un certain temps sur cet hôte expérimentalement imposé. Les résultats de ces essais sont consignés dans le tableau I et les courbes de survie

TABLEAU 1

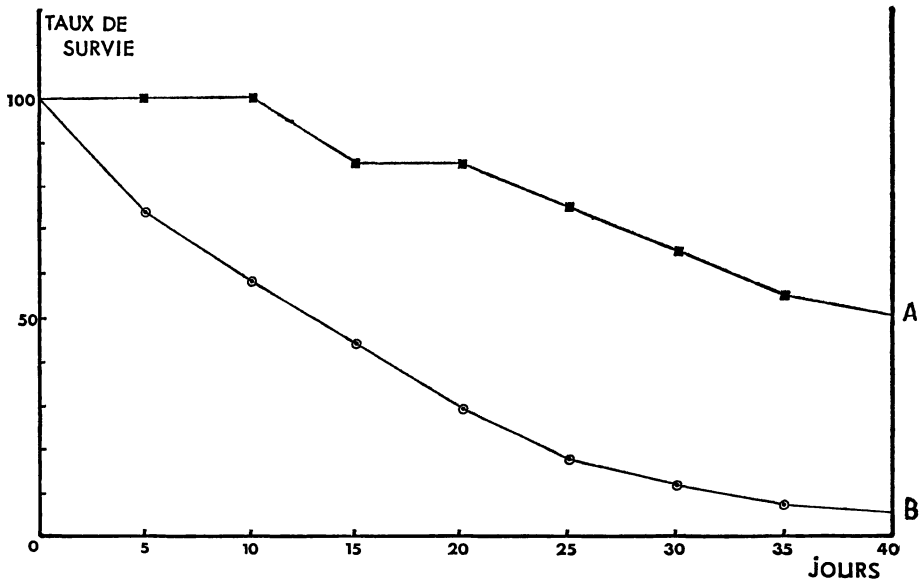
Longévité de femelles adultes de *Cancerilla tubulata* et taux de survie (en pourcentage) au cours des 40 jours d'expérimentation.

HÔTE	J O U R S									
	1	5	10	15	20	25	30	35	40	
<i>Amphipholis</i>		34	34	34	29	29	25	22	19	17
	en pourcentage	100	100	100	85	85	75	65	55	50
<i>Acrocnida</i>		58	43	34	26	18	11	7	4	3
	en pourcentage	100	74	59	45	31	19	12	7	5

représentées sur le graphique 1. *Cancerilla* parvient donc à survivre sur ce terrain biologique nouveau, sans pourtant présenter une adaptation quelconque (qui se manifesterait par un plateau de la courbe B).

Le schéma expérimental que je me suis proposé, pour une analyse du comportement de *Cancerilla* vis-à-vis de son hôte naturel *Amphipholis squamata*, consiste à rechercher la variation du taux de réussite de fixation (rapport du nombre de copépodites I fixés au nombre de copépodites I mis en présence de l'hôte naturel) du copépodite I en fonction de divers paramètres. Pour chaque expérience, des copépodites I (20, en général) sont placés dans une boîte de Pétri de 4 cm de diamètre, en matière plastique, emplie de 30 cm³ d'eau de mer, en présence de trois *Amphipholis*, de taille sensiblement égale (X₁, X₂ et X₃ des tableaux 2, 5 et 6). Les expériences ont été conduites dans une enceinte totalement obscure, afin d'annuler l'influence de tout gradient lumineux et d'éliminer ainsi l'interaction du phototactisme et des facteurs de fixation. Après 24 h, chaque hôte est isolé dans un

crystalliser, afin d'éviter toute erreur pouvant résulter de l'abandon de leur support par les copépodites. Le dénombrement exact des larves instantanées est effectué par examen au microscope stéréoscopique.



GRAPHIQUE 1

Variation du taux de survie de femelles adultes de *Cancerilla tubulata* sur *Amphipholis squamata* (A) et *Acrocnida brachiata* (B).

Il est important aussi de rappeler qu'il n'est pas possible de tenir compte de l'hétérogénéité génétique des animaux testés. L'hypothèse de l'identité des individus, implicite dans toute expérimentation sur le comportement, doit être cependant formulée, ce que les auteurs oublient de faire le plus souvent.

II. — INFLUENCE DE L'ÂGE DU COPÉPODITE I DE *CANCERILLA* SUR LA FIXATION SUR L'HÔTE NATUREL *AMPHIPHOLIS SQUAMATA*.

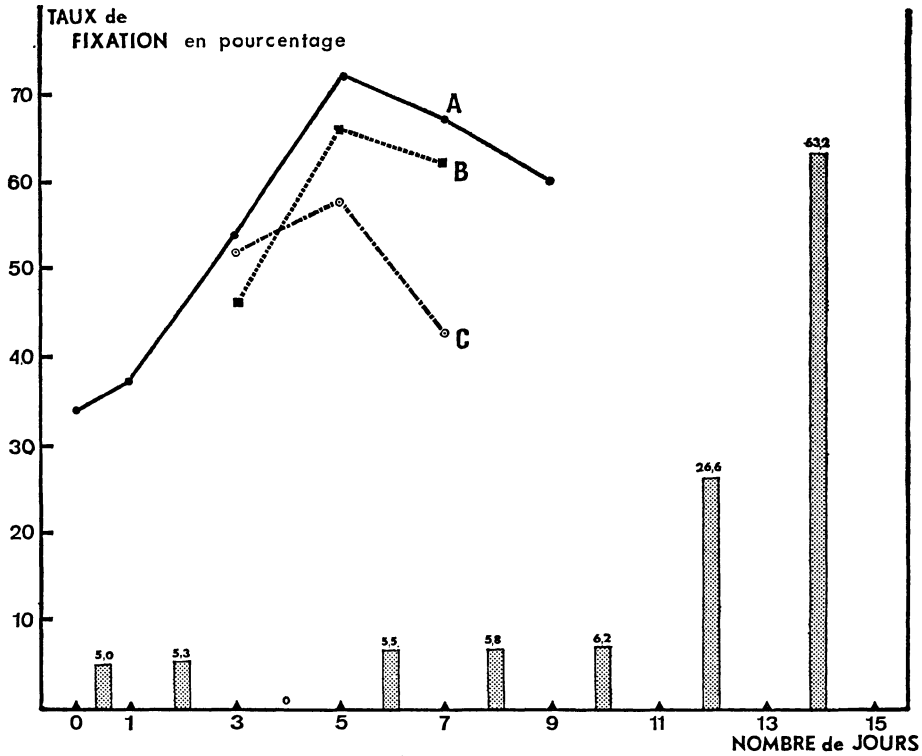
Ayant observé, lors d'un travail préliminaire sur le développement de *Cancerilla* (Carton, 1967), que les copépodites I se fixaient en petit nombre sur *Amphipholis*, juste après la mue du nauplius 6 qui leur donne naissance, j'ai été amené à préciser l'influence de l'âge de ces copépodites I sur le taux d'infestation (Tableau 2). La sensibilisation des copépodites I vis-à-vis de leur hôte atteint son maximum le 5^e jour (Graphique 2, A). Il est possible que la phase croissante du taux de fixation (de l'éclosion au 5^e jour), traduise simplement le fait que les copépodites I doivent pallier à certaines carences, en particulier nutritives, qui se manifestent avec de plus en plus d'acuité. Cela est cependant improbable. Une étude portant sur l'anatomie interne des stades larvaires de divers Notodelphyidae (Dudley, 1966)

TABLEAU 2

Influence de l'âge du copépodite I dans sa fixation sur *Amphipholis squamata*.

Age du copépodite I	Nombre de copépodites I					Taux de fixation	
	Déposés	Fixés				Rapport	En pourcentage
		X ₁	X ₂	X ₃	Total		
Éclosion	25	5	1	0	6	44/128	34
	20	3	0	0	3		
	26	12	3	2	17		
	25	6	2	0	8		
	12	2	1	0	3		
	20	5	1	1	7		
1 ^{er} jour	20	14	1	0	15	34/90	37
	20	0	0	0	0		
	20	15	0	0	15		
	10	4	0	0	4		
	20	0	0	0	0		
3 ^e jour	10	7	2	0	9	60/110	54
	20	9	0	0	9		
	20	6	3	2	11		
	20	3	0	0	3		
	20	11	0	0	11		
	20	11	5	1	17		
5 ^e jour	20	15	3	0	18	89/123	72
	20	6	6	3	15		
	13	8	1	1	10		
	13	12	0	0	12		
	12	9	1	0	10		
	12	5	1	0	6		
	20	8	4	1	13		
	13	2	2	1	5		
7 ^e jour	20	9	4	3	16	74/110	67
	20	7	4	0	11		
	20	4	2	2	8		
	20	5	5	5	15		
	10	2	2	2	6		
	20	12	6	0	18		
9 ^e jour	20	6	6	5	17	58/96	60
	20	13	1	0	14		
	26	7	2	0	9		
	20	6	3	3	12		
	10	3	3	3	6		

a montré que les copépodites I ne s'alimentent pas ; à ce stade, en effet, le stomodeum et le proctodeum ne communiquent pas encore avec l'intestin moyen dont la lumière est pleine de réserves. Cette phase correspondrait plutôt à une activation de la faculté sensorielle qui permet à la larve de retrouver son hôte. Nous verrons ultérieurement (Tableau 4, V) que les copépodites I, mis en présence de certaines *Amphipholis*, refusent de s'y fixer, alors qu'ils sont, au point de vue âge, à leur optimum de sensibilisation. Ces copépodites paraissent donc doués d'une sensibilité discriminante extrêmement précise.



GRAPHIQUE 2

Variation du taux de fixation. A : résultat du tableau 2 ; B : résultat du tableau 5 ; C : résultat du tableau 6.

La mortalité du copépodite I est représentée sous forme d'un diagramme en bâtons.

A partir du 5^e jour, les taux de réussite de fixation régressent. L'évolution de la mortalité des copépodites I, en l'absence d'*Amphipholis* est indiquée dans le tableau 3. Les taux de mortalité (par périodes de trois jours) ont été reportés sur le graphique 2, sous forme d'un diagramme en bâtons. La mortalité étant faible et constante jusqu'au 11^e jour, l'expérimentation pouvait, sans risque d'erreur possible, être poursuivie jusqu'au 9^e jour. La diminution du taux de fixation enregistrée à partir du 5^e jour, peut résulter d'une perte de vitalité du copépodite I ; elle correspondrait à une première manifestation de la forte mortalité que l'on observe dès le 11^e jour. Mais

là encore, il n'est pas exclu qu'intervienne une atténuation de la finesse de la perception sensorielle du copépodite I envers son hôte. On verra, dans la suite de cet exposé, la précarité et l'extrême sensibilité de cette aptitude lorsque la larve est sollicitée par d'autres facteurs.

TABLEAU 3
Variation de la mortalité du copépodite I en fonction de son âge.

Jour		0	1°	3°	5°	7°	9°	11°	13°	15°
Nombre d'animaux	Vivants	80	76	72	72	68	64	60	44	16
	Morts		4	4	0	4	4	4	16	28
Taux de mortalité (par période)		5,0 p. 100	5,3 p. 100	0 p. 100	5,5 p. 100	5,8 p. 100	6,2 p. 100	26,6 p. 100	63,2 p. 100	

III. — INFLUENCE DE LA MATURITÉ SEXUELLE DE L'HÔTE NATUREL AMPHIPHOLIS SQUAMATA SUR LA FIXATION DES COPÉPODITES I DE CANCERILLA.

A. Protocole d'expérience (Tableau 4).

Quelques essais m'ayant conduit à noter que toutes les *Amphipholis* ne semblaient pas exercer le même pouvoir d'attraction sur les copépodites I de *Cancerilla*, j'ai tenté de préciser ces observations. Le taux d'infestation pour chaque Ophiure, exprimé en pourcentage, représente le nombre de copépodites fixés sur chaque hôte, pris à leur âge de fixation optimal, rapporté au nombre total de copépodites mis en expérience. J'ai soumis tout d'abord (Tableau 4, I) trois *Amphipholis* A, B et C, repérables par leur coloration différente à une infestation, et relevé après 24 h le nombre de copépodites fixés sur chacune d'elles, avant de les défauner. Cette manipulation a été recommencée avec les mêmes Ophiures une deuxième, puis une troisième fois. Il s'est révélé que c'était constamment la même Ophiure qui s'infestait préférentiellement au cours de ces essais successifs. Parallèlement, j'ai entrepris deux autres séries expérimentales (Tableau 4, II et III) avec d'autres lots de trois *Amphipholis*, D, E, F d'une part, et G, H, I d'autre part. Le phénomène observé dans la série I, s'est répété. Pour réaliser ces trois séries d'expériences, trois jours ont été nécessaires. Tout de suite après, j'ai repris dans les séries IV et V les Ophiures présentant le taux d'infestation le plus fort (A, D, G) et celles présentant le taux d'infestation le plus faible (C, F, I). On observe alors, dans un cas comme dans l'autre, une répartition à peu près égale sur chaque Ophiure. Dans la série IV, le pourcentage total d'infestation est élevé (87 p. 100); dans la série V, il est extrêmement faible (6,8 p. 100). De plus, l'individu G, qui est doué du plus fort pouvoir d'attraction dans les trois premières séries (79 p. 100), l'est encore dans la série IV (47 p. 100).

TABLEAU 4

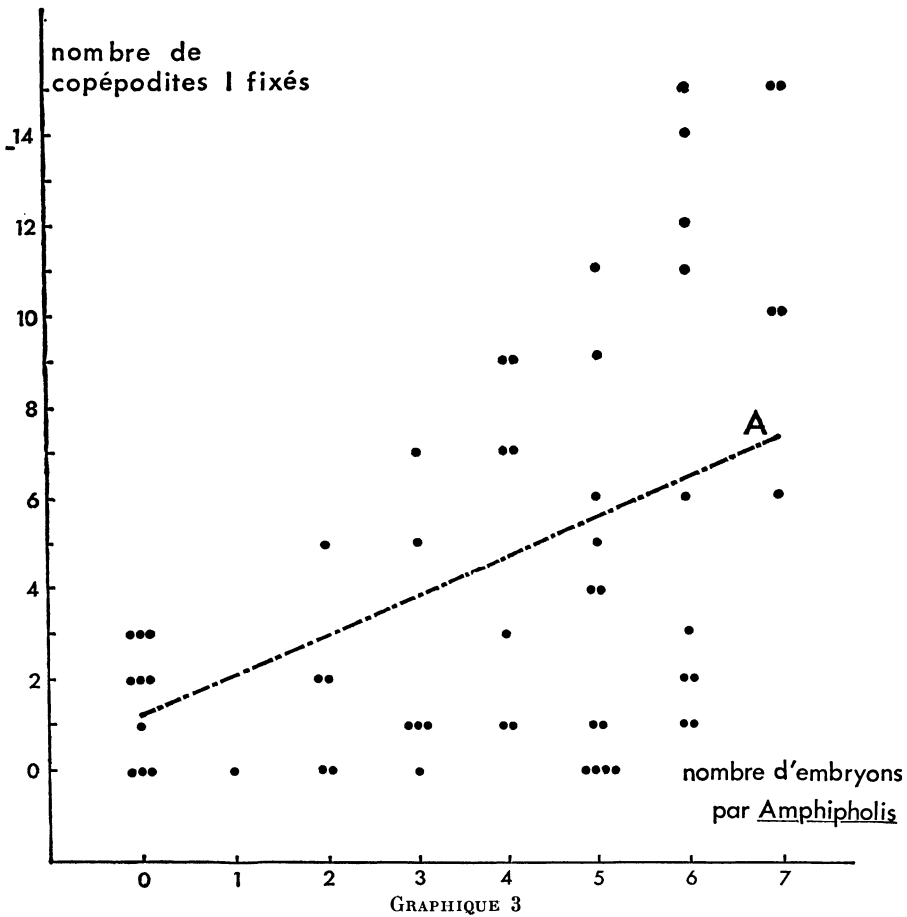
Influence de l'état physiologique d'*Amphipholis squamata* dans son infestation par des copépodites I de *Cancerilla tubulata*.

Série	Age des copépodites	Nombre de copépodites			
		Déposés	Fixés		
			A	B	C
I	5 J.	13	8	1	1
	4 J.	12	9	0	1
	5 J.	20	10	2	1
	Total.....	45	27 (65 p. 100)	3 (6 p. 100)	3 (6 p. 100)
II			D	E	F
	5 J.	12	5	1	0
	6 J.	20	12	6	0
	5 J.	13	5	0	0
Total.....	45	22 (40 p. 100)	7 (15 p. 100)	0 (0 p. 100)	
III			G	H	I
	4 J.	20	15	0	0
	4 J.	13	12	0	0
	4 J.	10	7	2	0
Total.....	43	34 (79 p. 100)	2 (5 p. 100)	0 (0 p. 100)	
IV			A	D	G
	4 J.	25	7	3	13
	5 J.	20	3	4	7
	5 J.	21	4	6	11
Total.....	66	14 (21 p. 100)	13 (19 p. 100)	31 (47 p. 100)	
V			C	F	I
	4 J.	25	0	0	2
	4 J.	25	0	1	0
	5 J.	20	1	0	1
Total.....	65	1 (1,5 p. 100)	1 (1,5 p. 100)	3 (4 p. 100)	

Ces expériences prouvent, d'une façon incontestable, le rôle déterminant d'un certain état physiologique de l'hôte dans la réussite d'une infestation d'*Amphipholis* par les copépodites I de *Cancerilla*. Il faut remarquer que ces expériences ont été réalisées en six jours, afin d'éviter dans toute la mesure du possible tout changement de l'état physiologique des Ophiures.

B. Étude de l'état physiologique de l'hôte.

J'ai entrepris l'étude histologique d'*Amphipholis* dont les taux d'infestation avaient été déterminés au préalable. Le nombre de



Variation du nombre de copépodites I fixés, en fonction du nombre d'embryons contenus dans chaque *Amphipholis squamata* (A : droite de régression de Y sur X).

copépodites I fixés sur chaque Ophiure varie de 0 à 15 (pour 20 copépodites déposés dans chaque expérience). L'histologie de 58 Ophiures (après fixation au Bouin alcoolique, décalcification dans l'acide nitrique à 1 p. 100 dans l'alcool à 100°, coupes frontales de 6 µ d'épaisseur, coloration par le trichromique de Masson) m'a permis de reconnaître

le stade d'évolution de leurs testicules, ovaires et bourses génitales et de dénombrer les embryons (1).

En portant en abscisse le nombre d'embryons contenus dans chaque *Amphipholis* et en ordonnée le nombre de copépodites I fixés sur chacune d'entre elles, on obtient la répartition de points figurés sur le graphique 3. Le test de corrélation donne $r = 0,54$ (pour $n = 58$ et $P = 0,05$). Il y a donc une corrélation entre les deux paramètres (valeur minimum de r dans les tables : $0,27$). L'analyse de variance (test de linéarité) donne pour z : $0,17$ ($n_1 = 6$, $n_2 = 56$ et $P = 0,05$) ; cette valeur est inférieure à celle des tables ($0,400$). La droite de régression de Y sur X (A) a pour équation : $y = 0,86 x + 1,16$. Précisons qu'il n'y a aucune corrélation entre le taux d'infestation et la taille des Ophiures.

C. Interprétation.

La réussite d'une infestation semble donc liée à un état génital bien défini de l'hôte. Pour que les copépodites parviennent à se fixer, les Ophiures doivent être gravides. Cependant, certaines d'entre elles, porteuses de 4, 5 et même 6 embryons, sont très peu parasitées. Ces chiffres, traduisant la capacité d'infestation de chaque *Amphipholis*, n'a qu'une valeur relative. Les Ophiures ayant été testées par groupe de 3, le même individu présentera un taux légèrement différent suivant qu'il a été en présence d'animaux avec ou sans embryons. Il résulte de la méthode expérimentale employée que le coefficient de corrélation se trouve légèrement faussé et que la pente de la droite A est inférieure à sa valeur réelle. En testant les Ophiures par groupe de trois, je me suis efforcé d'en obtenir un nombre suffisant pour autoriser une étude statistique : j'étais en effet limité par la difficulté que présente l'obtention d'un nombre suffisant de copépodites I de même âge (pour tester séparément 58 *Amphipholis*, 1.160 larves m'auraient été nécessaires, au lieu de 380 dans les conditions où je me suis placé). Je rappellerai là encore, le rôle possible joué par l'hétérogénéité génétique des copépodites I, dont il n'est pas possible bien sûr, d'apprécier l'influence.

On peut essayer d'interpréter la relation indiscutable qui se manifeste entre l'état gravide d'une Ophiure et son infestation. On peut supposer que le parasite reconnaît à distance le terrain qui lui sera le plus favorable ; cependant, cette reconnaissance implique un mode de perception très élaboré. On peut aussi imaginer que, pendant la période gravide d'*Amphipholis*, le comportement et l'activité sécrétoire de cette Ophiure favorise l'implantation de *Cancerilla*. Les copépodites I s'accrochent aux piquants des bras de l'Ophiure par leurs antennes postérieures ; ce mode de fixation est précaire. Si donc l'activité motrice (portant essentiellement sur les mouvements des bras) de l'Echinoderme est ralentie pendant cette période, les larves ont plus de chance de se maintenir. Au demeurant, dès le stade copépodite II, beaucoup plus aplati et mieux adapté à son hôte, *Cancerilla* gagne la face orale des bras qui représente une zone moins

(1) Seuls, les embryons parvenus au stade « astéroïde » ou « pentagone » (Fell, 1946) ont été comptés.

exposée. Mauzey (1966) a montré, chez *Pisaster ochraceus* (Astéride), que l'activité du métabolisme des cœcums pyloriques (présence de cellules à mucus, de cellules avec granulations de réserves et granulations enzymatiques) était liée à la ponte. On peut concevoir qu'il existe, chez *Amphipholis*, une périodicité de certaines fonctions biologiques ; à un état génital donné correspondrait un état métabolique favorable à l'infestation. Fontaine (1964) a aussi invoqué, chez *Ophio-comina nigra*, le rôle protecteur, vis-à-vis des prédateurs, du mucus sécrété par les glandes pluricellulaires. Il pourrait ainsi y avoir sécrétion de substances néfastes au parasite pendant certaines périodes de la vie de l'hôte.

IV. — CHOIX PRÉFÉRENTIEL DU COPÉPODITE I DE *CANCERILLA TUBULATA* POUR SON HÔTE NATUREL.

Dans une autre série d'expériences, je me suis proposé d'analyser les réactions de copépodites I de *Cancerilla* mis en présence d'*Amphipholis* et d'*Acrocnida*. La méthode expérimentale précédemment utilisée n'a été modifiée que par l'adjonction de trois bras d'*Acrocnida brachiata* nouvellement séparés du disque, aux trois *Amphipholis* (X₁, X₂ et X₃). De tels fragments d'Ophiures survivent plus de sept jours (Tableau 5). Aucune fixation ne s'effectue sur *Acrocnida*. Le copépodite I a donc le pouvoir de reconnaître spécifiquement son hôte naturel, même lorsqu'il est placé dans des conditions telles qu'il se trouve nécessairement en contact avec une autre Ophiure, cependant très proche taxinomiquement d'*Amphipholis*. Dans la nature, ce cas a peu de chance de se produire, les biotopes respectifs de ces deux Echinodermes étant différents. Néanmoins, pour des copépodites I de même âge, donc de potentialités de fixation aussi comparables que possible, on observe alors, par rapport aux expériences où seuls des *Amphipholis* sont mis en présence des copépodites, une diminution du taux de réussite de fixation sur *Amphipholis* (Graphique 2, B). Cela tend à prouver, comme nous l'avons signalé précédemment, que cette aptitude sensorielle n'est pas parfaitement stable. L'hôte artificiel pourrait libérer certaines substances biochimiquement proches de celles d'*Amphipholis* et qui détourneraient le copépodite I de son tactisme naturel.

V. — MODE D'ACQUISITION ET DÉTERMINISME DE LA SENSIBILISATION DU COPÉPODITE I DE *CANCERILLA*.

En dépit de nombreux échecs, il m'a été possible d'obtenir la descendance de quinze femelles élevées sur *Acrocnida* dans les conditions artificielles exposées dans le paragraphe I. Ces copépodites n'ont donc jamais été en contact, même au stade œuf, avec *Amphipholis*,

TABLEAU 5

Taux de fixation du copépodite I sur *Amphipholis squamata* (dans le cas d'un choix entre *A. squamata* et *A. brachiata*). Représentation graphique : Graphique 3, B.

Age du copépodite I	Nombre de copépodites I					Taux de fixation	
	Déposés	Fixés				Rapport	En pourcentage
		X ₁	X ₂	X ₃	Total		
3 ^e jour	20	5	4	1	10	52/111	46
	30	6	6	3	15		
	15	4	3	3	10		
	20	6	2	0	8		
	26	5	4	0	9		
5 ^e jour	14	3	3	1	7	53/80	66
	19	5	5	3	13		
	14	5	4	0	9		
	15	8	3	1	12		
	18	4	4	4	12		
7 ^e jour	14	4	4	0	8	49/80	61
	18	6	6	2	14		
	16	5	4	4	13		
	12	3	2	0	5		
	20	4	3	2	9		

TABLEAU 6

Taux de fixation du copépodite I sur *Amphipholis squamata* (les copépodites I proviennent de femelles de *C. tubulata* élevées sur *A. brachiata*). Représentation graphique : Graphique 3, C.

3 ^e jour	20	3	3	1	7	47/90	52
	10	3	2	1	6		
	16	8	0	0	8		
	23	10	3	2	15		
	21	4	4	3	11		
5 ^e jour	20	3	0	0	3	47/80	58
	20	10	6	3	19		
	20	9	3	0	12		
	20	5	4	4	13		
7 ^e jour	13	5	2	1	8	27/63	43
	18	5	1	0	6		
	20	3	3	2	8		
	12	2	2	1	5		

l'hôte naturel. Les tests effectués sur ces larves ont été réalisés dans les mêmes conditions que dans l'expérience - témoin précédente (Tableau 6). On constate une diminution appréciable du taux d'infestation des copépodites âgés de cinq et sept jours (Graphique 2, C). Je n'ai pu poursuivre ces expériences sur une deuxième génération car, à aucun moment, je n'ai enregistré de fixation de copépodites I sur *Acrocnida*, même lorsque cet hôte artificiel était proposé seul. Les embryons contenus dans les sacs ovigères de la femelle sont en contact étroit avec l'hôte ; ils sont donc soumis, soit directement, soit par l'intermédiaire de leur mère (qui se nourrit aux dépens de l'hôte) à l'influence des métabolites de l'Ophiure. On peut donc concevoir que la faculté sensorielle des copépodites I à découvrir leur hôte, est déterminée par une « sensibilisation » à certains facteurs biochimiques de ce dernier. Si nous ne constatons pas de fixation du copépodite I sur *Acrocnida*, il y a cependant une diminution très sensible du taux de réussite de fixation sur *Amphipholis*, des copépodites issus de *Cancerilla* femelles ayant été maintenus sur *Acrocnida*. Ce fait peut s'expliquer par un « conditionnement » nouveau de la larve, qui aurait pour conséquence de « désensibiliser », tout au moins relativement, le copépodite I de *Cancerilla* vis-à-vis d'*Amphipholis*.

CONCLUSION ET DISCUSSION.

L'étude expérimentale du stade infestant de *Cancerilla*, permet de préciser certaines caractéristiques du comportement de ces copépodites :

1. le taux de réussite de fixation du copépodite I varie avec l'âge (maximum au 5^e jour) ;
2. le copépodite I se fixe préférentiellement sur des *Amphipholis* gravides ;
3. le copépodite I, ayant le choix entre *Amphipholis* et *Acrocnida* reconnaît son hôte naturel ;
4. la faculté sensorielle du copépodite I à reconnaître son hôte a certainement pour origine la sensibilisation de l'embryon à certains facteurs de l'hôte.

Il convient de replacer nos observations dans l'ensemble des données actuellement rassemblées sur les parasites et les commensaux. Si, le plus souvent, les modalités du comportement varient, en fonction même de la nature du matériel étudié, on retrouve, dans des groupes très divers, des comportements assez comparables. L'état physiologique de l'hôte joue un grand rôle et risque d'être la cause d'échecs lorsque l'on tente de réaliser des infestations expérimentales. Pour *Diadromus* (Hyménoptère parasite), l'état sanitaire défectueux (virose ou maladie à Protistes) des chrysalides d'*Acrolepia*, inhibe la ponte dans un certain nombre de cas (Labeyrie, 1960) ; le parasite est susceptible d'apprécier l'« état du contenu de l'hôte » lors de l'introduction de la tarière. Dans le cas que nous avons analysé, les copépodites I de *Cancerilla* semblent eux aussi, être attirés plus spécifiquement par les

Amphipholis gravides ; ils seraient donc aptes à reconnaître cet état très rapidement, car nous n'avons pas observé de redressement de choix au cours des 24 heures d'expérience. Cependant, on ne doit pas considérer le terme de « terrain favorable à l'infestation » dans son acception pathologique et lui conférer le sens dans lequel on l'emploie en parasitologie humaine ; il implique en effet dans ce cas, une notion d'affaiblissement des mécanismes de défense des organismes.

Chez *Cancerilla*, l'augmentation du taux d'infestation en fonction de l'âge peut aussi être imputable à la maturation d'une certaine fonction sensorielle. Il y a toujours, pour un organisme vivant, un temps de latence entre la réalisation morphologique d'une fonction et sa mise en activité. Le travail réalisé sur le comportement des différents stades de développement des Pagures à la recherche d'une coquille protectrice montre que les échecs sont plus nombreux pour les glaucothoés que pour les adultes ; Hazlett et Provenzano (1965) qui ont mis ce phénomène en évidence l'expliquent comme résultant partiellement d'une maturation physiologique. Chez *Diadromus* (Labeyrie, 1960), la femelle ne manifeste aucun intérêt pour son hôte le jour de son éclosion, ce n'est qu'à partir du deuxième ou troisième jour qu'elle commence à pondre dans l'hôte, sans pour cela se nourrir à ses dépens.

Le copépodite I de *Cancerilla* est apte à reconnaître son hôte à distance ; si on lui propose le choix entre celui-ci et *Acrocnida brachiata* (ces deux Ophiures appartenant à la même famille des Amphiuridae), on n'observe aucune fixation, même temporaire, sur l'hôte artificiel. L'attraction à distance d'un parasite par certaines substances libérées par l'hôte a déjà été mise en évidence dans divers groupes zoologiques marins (Johnson, 1952 ; Stehouver, 1952 ; Davenport, 1951, 1960 ; Bartel et Davenport, 1961). On doit cependant remarquer que le taux de fixation du copépodite I sur *Amphipholis* diminue lorsque les copépodites sont placés simultanément en présence d'*Amphipholis* et d'*Acrocnida* ; ce phénomène a déjà été observé chez *Sabelliphilus sarsi*, Copépode strictement inféodé à *Spirographis spallanzani* (Carton, 1968) : lorsqu'on propose à ce Crustacé le choix entre deux courants d'eau ayant baigné, l'un l'hôte naturel, l'autre *Sabella pavonina* (expérience basée sur le principe du tube en Y), on s'aperçoit que le taux d'attraction pour *Spirographis* est nettement inférieur à celui que l'on observe dans le cas où le parasite choisit entre un courant d'eau ayant baigné *Spirographis* et un courant d'eau de mer pure. Dans ce dernier cas, le choix est du type tout ou rien (présence ou absence d'une sécrétion de l'hôte naturel). Par contre, dans le cas précédent (choix entre *Spirographis* et *Sabella*), on doit admettre que la parenté de certaines substances perturbe le choix du parasite. Il semble raisonnable d'évoquer la même cause pour comprendre la diminution du taux de fixation du copépodite I de *Cancerilla* en présence d'*Acrocnida*.

Des recherches ont aussi porté sur l'origine de cette sensibilisation, en particulier chez les Insectes dont les larves se nourrissent exclusivement d'une plante déterminée. Kabata (1959) et Hovanitz et Chang (1963, 1965) ont montré que les chenilles de *Pieris rapae*, élevées pendant plusieurs générations sur un autre végétal (*Brassica nigra*, *Tropeaculum majus*, *Isomeris arbocea*) que celui normalement ingéré dans la nature (*Brassica oleracea*), présentaient une nette préférence pour cette nouvelle nourriture. Thorpe (1939) a réalisé une expéri-

mentation comparable sur un Hyménoptère parasite : l'Ichneumonide *Nermerites canescens* est fortement attiré par la larve de son hôte normal *Ephestia kuhniella* ; les Insectes adultes, issus de larves élevées expérimentalement dans les chenilles de *Melliphora* ou de *Galliera*, ne sont presque plus attirés par *E. kuhniella* ; par contre, ils se sont conditionnés aux nouveaux hôtes *Melliphora* ou *Galliera* qui les attirent fortement. La diminution du taux de fixation des copépodites I de *Cancerilla*, dont la mère a été élevée sur un hôte artificiel, pourrait avoir une cause semblable. Bocquet et Stock (1963) avaient déjà émis pour les copépodites parasites une telle hypothèse qui trouve ici un début de confirmation.

Summary

We succeeded in breeding in the laboratory *Cancerilla tubulata* (Copepoda, Cyclopoida), a parasite of *Amphipholis squamata* (Echinodermata, Amphiuroidae). We have thus been able to obtain information about the ethology of copepodite I, the infestive state.

1. The favorable ground for the settling of copepodite I, is *Amphipholis* with pregnant bursa.

2. The age of copepodite I is important for a good settling (maximum on the 5th day).

3. Copepodite I is able to recognize its natural host if given the choice between *Amphipholis* and *Acrocnida*.

4. The sensorial ability of copepodite I to find its host, seems to derive from a sensibilisation of the parasite to various factors of the host, when at the embryonic state.

Zusammenfassung

Dank der Aufzucht von *Cancerilla tubulata* (Copepoda, Cyclopoidea) Parasit von *Amphipholis squamata* (Echinodermata, Amphiuroidae) im Laboratorium hat der Autor die Ethologie des Copepoditen I, d.h. des infestierenden Stadiums präzisieren können.

1. Der Copepodit I fixiert sich vorzugsweise auf einen günstigen Terrain, das heisst, auf trächtigen *Amphipholis*.

2. Das Alter des Copepoditen I hat einen Einfluss auf das Gelingen der Fixation (maximum am 5. Tag).

3. Der Copepodit I erkennt seinen natürlichen Wirt, wenn man ihm die Wahl zwischen *Amphipholis* und *Acrocnida* lässt.

4. Die sensorielle Fakultät des Copepoditen I, seinen Wirt zu finden, scheint auf eine Sensibilisierung des Embryonalstadiums gegenüber gewissen Faktoren des Wirts zurückzuführen zu sein.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BARTEL, A.H. et DAVENPORT, D., 1956. — A technique for the investigation of chemical responses in aquatic animals. *Brit. J. An. Behav.*, 4, pp. 117-119.
- BOCQUET, C. et STOCK, J.H., 1963. — Some recent trends in work on parasitic Copepods. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 1, pp. 289-300.
- CARTON, Y., 1965. — Etude du comportement et de la spécificité parasitaire de *Sabelliphilus sarsi* Claparède, Copépode parasite de *Spirographis spallanzani* Viviani. *Bull. Mus. Hist. Nat.*, 5, pp. 807-817.
- CARTON, Y., 1966. — Spécificité parasitaire de *Sabelliphilus sarsi*, parasite de *Spirographis spallanzani*. I. Intérêt de son étude dans la taxonomie de divers Sabellidae. *Arch. Zool. exp. gén.*, 107, 3, pp. 427-443.

- CARTON, Y., 1967. — Spécificité parasitaire de *Sabelliphilus sarsi*, parasite de *Spirographis spallanzani*. II. Réactions histopathologiques des hôtes lors des contaminations expérimentales. *Arch. Zool. exp. gén.*, 108, 3, pp. 387-411.
- CARTON, Y., 1967. — Développement de *Cancerilla tubulata* Dalyell, parasite de l'Ophiure *Amphipholis squamata* Della Chiaje. *Crustaceana* (à l'impression).
- CARTON, Y., 1968. — Spécificité parasitaire de *Sabelliphilus sarsi*, parasite de *Spirographis spallanzani*. III. Mise en évidence d'une attraction biochimique du parasite. *Arch. Zool. exp. gén.* (à l'impression).
- DAVENPORT, D., 1950. — Studies in the physiology of commensalism. I. The polynoid genus *Arctonoe*. *Biol. Bull.*, 98, 2, pp. 81-93.
- DAVENPORT, D., CAMOUGIS, G. et HICKOK, J., 1960. — Analyses of the behaviour of commensals in host-factor. I. A Hesionid Polychaete and a pinnotherid crab. *Animal Behav.*, G.B., 8, 3-4, pp. 209-218.
- DUDLEY, P., 1966. — Development and systematics of some Pacific Marine Symbiotic Copepods, *University of Washington Publications in Biology*, XXI, 282 pp.
- FELL, B., 1946. — The embryology of the Viviparous Ophiurid *Amphipholis squamata* Della Chiaje. *Trans. Royal Soc. New Zeal.*, 75, 4, pp. 419-464.
- FONTAINE, A.R., 1964. — The integument mucous secretions of the Ophiurid *Ophiocomina nigra*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 44, pp. 145-162.
- GOTTO, R.V., 1962. — Egg-number and ecology in commensal and parasitic copepods. *Ann. Mag. nat. Hist.*, 13, V, pp. 97-107.
- HAZLETT, B. et PROVENZANO, A., 1965. — Development of the behaviour in laboratory reared hermit crabs. *Bull. Mar. Sc.*, 15, 3, pp. 616-633.
- HOVANITZ, W. et CHANG, V., 1963. — Change of food plant preference by larvae of *Pieris rapae* controlled by strain selection, and the inheritance of this trait. *J. Res. Lepid.*, 1, 2, pp. 163-168.
- HOVANITZ, W. et CHANG, V., 1965. — The alteration of host plant specificity in larvae of *Pieris rapae* by induction. *J. Res. Lepid.*, 4, 1, pp. 13-21.
- JOHNSON, I.S., 1952. — The demonstration of an "host factor" in commensal crabs. *Trans. Kans. Acad. Sci.*, 55, pp. 458-464.
- LABEYRIE, V., 1960. — Contribution à l'étude de la dynamique des populations d'insectes. I. Influence stimulatrice de l'hôte *Acrolepia assectella* Z. sur la multiplication d'un Hyménoptère Ichneumonidae (*Diadromus*, Sp.). *Entomophaga*, mémoire n° 1, 193 pp.
- MAUZEY, K., 1966. — Feeding behaviour and reproductive cycles in *Pisaster ochraceus*. *Biol. Bull.*, 131, 1, pp. 127-144.
- STEHOUVER, H., 1952. — The preference of the slug *Aeolidia papillosa* (L.) for the sea anemone *Metridium senile* (L.). *Arch. Neerl. Zool.*, 10, pp. 161-170.
- TAKATA, N., 1959. — Studies on the host preference of common cabbage butterfly, *Pieris rapae crucivora* (Boisduval). VI. Change of the food preference of larvae when reared successively by the definite food plant for several generations. *Jap. J. Ecol.*, 9, 6, pp. 224-227.
- THORPE, W.H., 1938. — Further experiments on olfactory conditioning in a parasitic insect. The nature of the conditioning process. *Proc. Roy. Soc. B*, CXXVI, pp. 370-397.
- THORPE, W.H. et JONES, F.G.W., 1937. — Olfactory conditioning in a parasitic insect and its relation to the problems of host selection. *Proc. Roy. Soc. B*, CXXVI, pp. 56-81.