



**HAL**  
open science

**RELATIONS ÉCOLOGIQUES ENTRE SPHAEROMA  
SERRATUM (FABRICIUS, 1787) (CRUSTACEA,  
ISOPODA, FLABELLIFERA) ET SON COMMENSAL  
INTESTINAL PALAVASCIA SPHAEROMAE Tuzet et  
Manier, 1948, ex Manier, 1968 (Trichomycètes,  
Eccrinales, Palavasciaceae)**

G. Charmantier, J.-F. Manier

► **To cite this version:**

G. Charmantier, J.-F. Manier. RELATIONS ÉCOLOGIQUES ENTRE SPHAEROMA SERRATUM (FABRICIUS, 1787) (CRUSTACEA, ISOPODA, FLABELLIFERA) ET SON COMMENSAL INTESTINAL PALAVASCIA SPHAEROMAE Tuzet et Manier, 1948, ex Manier, 1968 (Trichomycètes, Eccrinales, Palavasciaceae). *Vie et Milieu / Life & Environment*, 1981, 31, pp.101 - 111. hal-03010125

**HAL Id: hal-03010125**

<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-03010125v1>

Submitted on 17 Nov 2020

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

# RELATIONS ÉCOLOGIQUES ENTRE *SPHAEROMA SERRATUM* (FABRICIUS, 1787) (CRUSTACEA, ISOPODA, FLABELLIFERA) ET SON COMMENSAL INTESTINAL *PALAVASCIA SPHAEROMAE* Tuzet et Manier, 1948, ex Manier, 1968 (Trichomycètes, Eccrinales, Palavasciaceae)

G. CHARMANTIER (1) et J.-F. MANIER (2)

(1) Groupe d'Ecophysiologie, Laboratoire de Physiologie des Invertébrés,

(2) Laboratoire d'Ichthyologie et de Parasitologie Générale,

Université des Sciences et Techniques du Languedoc

Place Eugène-Bataillon, 34060 Montpellier Cédex (France).

COMMENSALISME  
*SPHAEROMA, PALAVASCIA*  
CRUSTACÉ  
CHAMPIGNON

**RÉSUMÉ.** — Le Crustacé Isopode marin *Sphaeroma serratum* héberge dans son proctodeum un Champignon Trichomycète commensal, *Palavascia sphaeromae*. La spécificité liant l'hôte et son commensal est étroite. De l'étude écologique des relations entre ces deux espèces peuvent être dégagés les points principaux : l'infestation par le Champignon a lieu toute l'année chez les Sphéromes de taille supérieure à 2,5 mm ; le développement du Champignon est influencé en particulier par la température, la taille de l'hôte, la longueur de son intermue et son état physiologique ; la sporulation du Champignon, souvent observée vers la fin de l'intermue du Sphérome, semble cependant indépendante de son exuviation : en particulier, le taux d'infestation par le stade de sporulation du Champignon est maximum chez les mâles adultes du Sphérome, bien que ceux-ci ne muent plus.

COMMENSALISM  
*SPHAEROMA, PALAVASCIA*  
CRUSTACEAN  
FUNGUS

**ABSTRACT.** — The marine Isopod Crustacean *Sphaeroma serratum* harbours in its proctodeum a commensal Trichomycete fungus, *Palavascia sphaeromae*. The host and its commensal are bound by a strict specificity. The principal facts proceed from the ecological study of the relationship between these species : infestation by the fungus takes place during the entire year in *Sphaeroma* longer than 2,5 mm ; development of the fungus is influenced by temperature, size of the host, duration of its intermolt and its physiological state ; sporulation of the fungus, often observed at the end of the intermolt of the isopod, seems however to be independent of its ecdysis ; in particular, the rate of infestation by sporulating stages of the fungus is highest in the adult males of the isopod, though these animals will not molt again.

## I. INTRODUCTION

Depuis les travaux de Tuzet et Manier (1948), il est connu que le Crustacé Isopode *Sphaeroma serratum* héberge dans son proctodeum un Champignon Trichomycète *Palavascia sphaeromae*. La plupart des travaux réalisés à ce jour sur les Trichomycètes [une importante documentation concernant cet ordre est donnée par Manier (1969) et Moss (1979)] sont essentiellement descrip-

tifs et systématiques. C'est pourquoi il nous a paru intéressant d'envisager les relations écologiques entre le Sphérome et son commensal : nous avons abordé ce problème par l'étude des liaisons existant entre les cycles biologiques des deux organismes. Nous avons, de plus, cherché à préciser le degré de spécificité liant *Palavascia sphaeromae* à différents Sphaeromatidae.

Nous donnons en préliminaire de brèves indications concernant le Crustacé et le Champignon.

### A) Rappel sur le cycle biologique de *Sphaeroma serratum*

Les cycles biologiques de plusieurs espèces de Sphéromes sont actuellement bien connus. Pour nous en tenir à *Sphaeroma serratum*, son cycle biologique a été successivement étudié au Maroc (Daguerre de Hureaux, 1966), dans l'Etang de Thau (côte méditerranéenne française, Charmantier, 1974) et dans le Bassin d'Arcachon (côte atlantique française, Daguerre de Hureaux, 1979). Nous pouvons ainsi résumer le cycle de cet Isopode dans l'Etang de Thau (Charmantier, 1974) :

La naissance des jeunes a lieu à partir du mois de juin jusqu'en novembre-décembre. Mesurant environ 2 mm et sexuellement indifférenciés à la naissance, ils subissent plusieurs mues de croissance puis une mue de différenciation sexuelle au bout de 2 à 4 mois, suivant la saison.

Les jeunes femelles, abondantes de septembre à février, sont d'abord prépubères. Leur taille s'accroît au cours de plusieurs mues qui, à l'état pubère, les font passer par plusieurs stades sexuels. Le stade 1 (abondant de septembre à février) correspond à de jeunes femelles pubères vierges ou à des femelles qui, après un premier cycle de reproduction, en entament un autre. Le stade 2 (abondant en hiver et au début du printemps) commence lorsque la vitellogenèse devient active et s'achève par la mue parturiale durant laquelle a lieu la fécondation. Les femelles gestantes (stade 3) (le développement des embryons a lieu dans des poches incubatrices sterno-thoraciques limitées par les oostégites) sont nombreuses d'avril à juillet. A partir de juin commencent à apparaître des femelles qui ont mis bas (stade 4) : parmi elles, certaines entament un nouveau cycle de reproduction puis meurent au stade 4 durant l'hiver ; rares sont celles qui franchissent l'hiver et se reproduisent à nouveau l'année suivante.

Les mâles juvéniles sont nombreux de septembre à novembre et subissent plusieurs mues de croissance. La dernière de celles-ci (avant dernière de leur vie) les conduit à l'état de mâles prépubères, nombreux au début de l'hiver. Ceux-ci, après une intermue relativement longue, accomplissent leur mue de puberté qui en fait des mâles pubères dotés d'*appendix masculina*. Ils apparaissent en hiver puis, après la période de reproduction du printemps, passent en été par une étape de sénescence (Charmantier, 1971 ; Charmantier et Trilles, 1973a et b) avant de mourir au début de l'hiver suivant. Une des particularités des Sphéromes est donc que, chez les mâles, la mue de puberté est la dernière : les mâles pubères vivent ainsi plusieurs mois (entre 6 et 10 environ) sans exuvier.

### B) Rappels sur les Palavasciaceae et sur le cycle biologique de *Palavascia sphaeromae*

Les Palavasciaceae constituent une famille originale au sein des Trichomycètes Duboscq, Léger et Tuzet

(1948), Eccrinales Léger et Duboscq (1929). Les Palavasciaceae Duboscq, Léger et Tuzet (1948), ex. Manier et Lichtwardt (1968) présentent les caractéristiques suivantes :

Thalle végétatif non ramifié. A maturité formation de : 1) sporanges germant *in situ* des microthalles à microspores dont le rôle n'est pas connu ; 2) spores de dissémination qui sont le seul type de spores fonctionnelles ; il n'y a pas de multiplication endogène comme chez les autres Eccrinales.

Cette famille de Phycomycètes est représentée par le seul genre *Palavascia* Tuz. et Man. (1947), ex. Lichtw. (1964) avec les 3 espèces *P. philosciae* Tuz. et Man. (1947), ex. Man. et Lichtw. (1968) parasite de *Philoscia couchii* Kin., *P. sphaeromae* Tuz. et Man. (1948), ex. Manier (1968), parasite de *Sphaeroma serratum* Fabr., *P. beaufortae* Lichtw. (1961) [*P. beaufortae* n'est pas une bonne espèce, elle est synonyme de *P. sphaeromae* (communication personnelle, R.W. Lichtwardt)], parasite de *Sphaeroma quadridentatum* Say.

Le cycle de *P. sphaeromae* se déroule de la façon suivante : les spores se fixent par une petite ventouse adhésive, le « pavillon ». Le thalle se développe entre le « pavillon » et la thèque de la spore génératrice qui persiste durant toute la vie du champignon [une étude ultrastructurale des différents stades de développement de *P. sphaeromae* vient d'être réalisée (Manier, 1979)] (Pl. II, A).

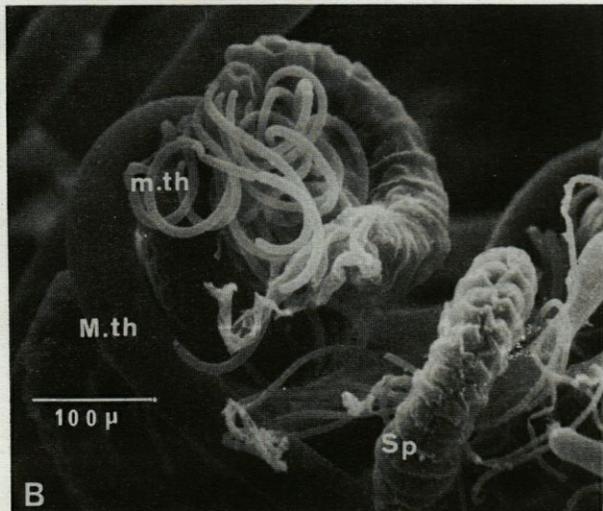
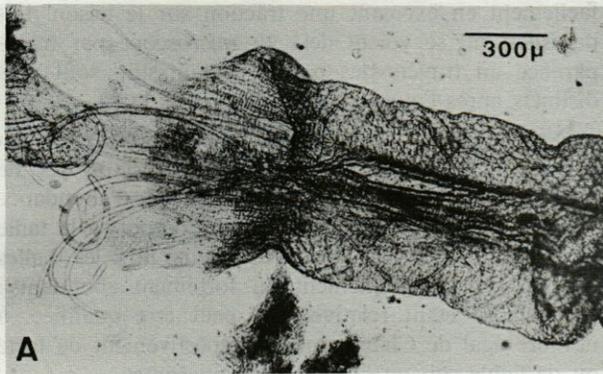
A l'exception de rares thalles bien développés issus de spores fixées dans la région rectale, tous les thalles végétatifs s'étirent rectilignement et sont orientés en direction de l'anus (Pl. I, A). Au moment de la reproduction, l'apex se recourbe (Pl. II, B) et se cloisonne pour former : — un petit nombre de sporanges qui germent des microthalles, (Pl. II, C ; Pl. I, B) — et de nombreux sporanges contenant des spores durables (Pl. II, D ; Pl. I, B).

Les Champignons s'implantent à différents niveaux du proctodeum du Sphérome. Le plus souvent, les spores infestantes se fixent dans la région sub-médiane de l'intestin postérieur. Cependant, ces spores peuvent s'attacher dans la partie tout à fait antérieure du long intestin postérieur (ce sont elles qui donnent naissance aux plus longs thalles). Enfin quelques spores se fixent à proximité du rectum. Si elles donnent naissance à un thalle bien développé, celui-ci d'abord remonte dans l'intestin puis se courbe à 360° afin qu'à maturité son apex soit dans la région anale.

## II. MATÉRIEL ET TECHNIQUES

### A) Localisation des stations et espèces de *Sphaeromati- dae* récoltées

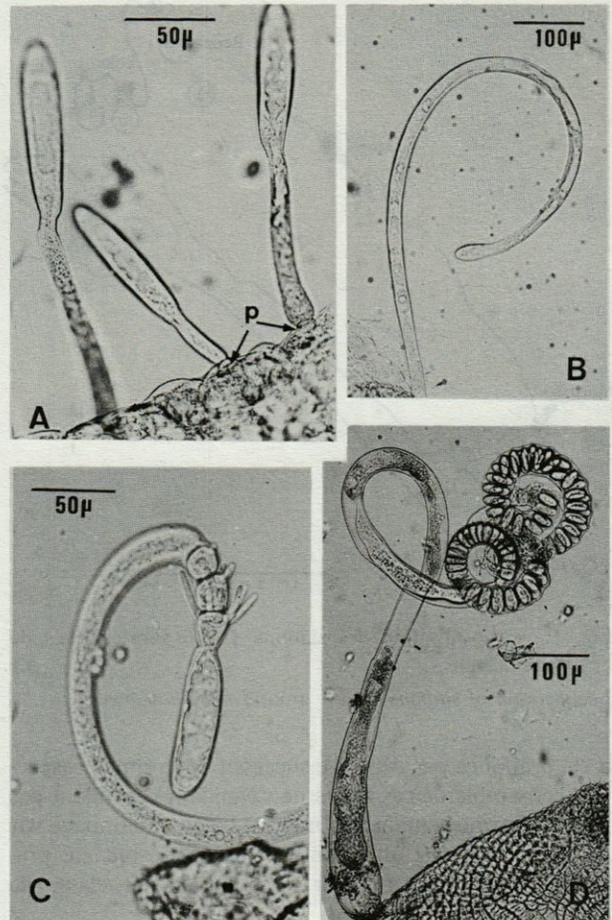
Les *S. serratum* utilisés dans l'étude des relations *Palavascia-Sphaeroma* proviennent de la Station 1 proche de Balaruc-les-Bains, dans l'Etang de Thau (Fig. 1).



## PLANCHE I

A : Intestin de *Sphaeroma serratum* déchiré, laissant voir *Palavascia sphaeromae* aux stades I et II (microscope photomicroscopique). B : Apex enroulés de *Palavascia sphaeromae* contenant des éléments de reproduction (microscopie à balayage). M. th. : macrothalle; m.th. : microthalle; Sp : crosse remplie de spores de dissémination.

A : *Opened gut of Sphaeroma serratum, with Palavascia sphaeromae in stages I and II (optical microscopy)*. B : *Coiled tips of Palavascia sphaeromae harbouring structures of reproduction (scanning microscopy)*. M. th. : macrothallus; m.th. : microthallus; Sp. : coiled tip full of scattering spores.



## PLANCHE II

Les différents stades retenus de *Palavascia sphaeromae*. A : Stade I. Jeunes thalles en voie de développement fixés à la cuticule proctodéale de *Sphaeroma serratum*. B - C : Stade II. B : apex recourbé (prélude à la phase reproductrice). C : trois sporanges commencent à germer des microthalles. D : Stade III. Thalle arrivé à maturité. La partie végétative dégénère tandis que l'apex enroulé est rempli de spores de dissémination. p : « pavillon » de fixation.

*The different choised stages of Palavascia sphaeromae. A - Stage I. Young developing thallus stuck on the proctodeal cuticle of Sphaeroma serratum. B - C - Stage II. B : coiled tip (before the reproductive phase). C : microthalli begin to emerge from three spore cases. D - Stage III. Mature thallus. Its vegetative part is degenerating while the coiled tip is full of scattering spores. p : « pavillon » : sticking piece.*

Dans un but comparatif cette espèce, ainsi que d'autres espèces de Sphaeromatidae (*Sphaeroma hookeri*, *Cymodoce truncata*, *Dynamene edwardsi*) ont été récoltées dans d'autres stations (2 à 6, Fig. 1) de l'Étang de Thau et dans l'Étang de l'Arnel (station 7) situé à une vingtaine de kilomètres à l'Est de ce dernier [*P. sphaeromae* avait été également trouvé dans *S. serratum* récolté sur les côtes du Finistère (Manier, 1961)].

### B) Techniques de prélèvement des sphéromes et classes choisies

Pour l'étude des relations hôte/commensal les Sphéromes ont été récoltés mensuellement d'octobre 1978 à octobre 1979 au niveau de la station 1 (Fig. 1) sous les cailloux immergés à faible profondeur près du rivage. Ces animaux étant relativement sédentaires, leur récolte

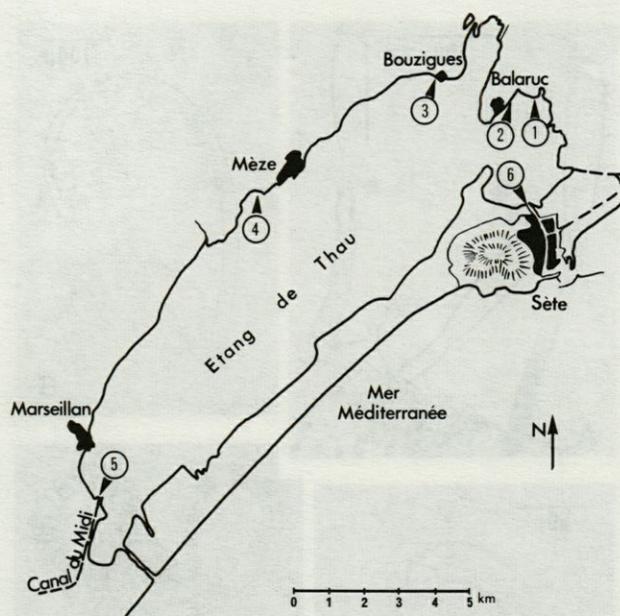


Fig. 1. — Localisation des stations 1 à 6 sur les rives de l'étang de Thau.

Localization of stations 1 to 6 around the Thau pool.

a été pratiquée par décalage successif de la zone prospectée, l'ensemble de ces zones ne s'étendant cependant pas sur plus d'une centaine de mètres. L'échantillonnage sur le terrain et le tri ultérieur en laboratoire ont été pratiqués afin d'obtenir 10 à 20 individus par classe de Sphéromes.

Les critères retenus afin de partager les hôtes en classes portent sur : la taille, le sexe, l'état sexuel et parfois le stade d'intermue (déterminé selon les critères de Tchernigovtzeff et Ragage-Willigens, 1968). Nous avons ainsi retenu 12 classes de Sphéromes : — indifférenciés (taille d'environ 2 à 4,5 mm); — très jeunes mâles et femelles (classe de taille de 4,5 à 6 mm); — femelles en stades de reproduction : 1 (6 à 8 mm), 2 (6 à 9 mm), 3 (6 à 10 mm), 4 (6,5 à 10,5 mm); — mâles juvéniles (6 à 7,5 mm) — mâles prépubères : en stade C du cycle d'intermue, en stade D (Do, D<sub>1</sub>, D<sub>2</sub> confondus) (7,5 à 10,5 mm quel que soit le stade); — mâles pubères : en stade A (quelques heures après l'exuviation), en stade C, sénescents (reconnaissables à l'usure de certaines pièces cuticulaires : voir photographies, Charmantier et Trilles, 1973b) (8,5 à 15,5 mm dans les 3 cas).

Pour l'étude de la spécificité du commensalisme par rapport à l'hôte, les récoltes de Sphaerotidae au niveau des stations 2 à 7 (Fig. 1) ont été pratiquées à trois reprises (en février, mai et octobre 1979), sans tri des individus en différentes classes.

### C) Prélèvement et évaluation de l'abondance relative des *Palavascia*

Après avoir sectionné la tête et découpé les bords latéraux du corps du Sphérome, l'intestin se dégage

facilement en exerçant une traction sur le telson. Les parasites qui se voient déjà au microscope par transparence au travers des parois de l'intestin, sont plus distincts après l'ouverture de celui-ci (Pl. I, A).

Nous avons pu compter les thalles (globalement ou suivant les stades définis ci-après) dans certains cas. Le plus souvent nous n'en avons évalué que l'abondance relative, c'est-à-dire leur nombre par rapport à la taille de l'intestin de l'hôte. Nous avons ainsi noté les thalles comme peu, moyennement ou fortement abondants : l'abondance étant relative, elle peut être qualifiée, à nombre égal de Champignons, respectivement de forte ou de faible suivant la taille des Sphéromes.

### D) Définition des stades retenus chez *Palavascia*

- Nous avons défini 3 stades de développement (Pl. II) :
- Stade I : thalles dont l'apex est rectiligne;
  - Stade II : thalles dont l'apex se recourbe (prélude de la maturité du champignon);
  - Stade III : thalles dont l'apex porte les éléments de reproduction.

## III. RÉSULTATS

### A) Relations hôte/commensal entre *Sphaeroma serratum* et *Palavascia sphaeromae*

#### 1. Conditions écologiques

Les variations de salinité et de température d'octobre 1978 à octobre 1979 au niveau de la station 1 sont illustrées figure 2. Les températures varient d'environ 6 °C (hiver) à 25 °C (été), les salinités de 410 mEq Na<sup>+</sup>/l (31‰; printemps) à 540 mEq Na<sup>+</sup>/l (40‰; été-automne). La salinité est par ailleurs susceptible de baisses brutales lors de fortes précipitations.

Localisés dans la partie terminale du proctodeum et faisant même parfois saillie à l'extérieur, les *Palavascia* sont donc très vraisemblablement euryhalins.

#### 2. Relations *Sphaeroma*-*Palavascia* en fonction du temps

##### Taux global d'infestation de *Sphaeroma* par *Palavascia*

Calculé sur tous les individus récoltés durant l'année (soit plus de 1 000 Sphéromes), le taux d'infestation des Sphéromes par *Palavascia* est de 75,01%. De plus, respectivement 70,6%, 23,6%, 14,0% des Sphéromes sont infestés par les stades I, II et III de *Palavascia*. Rappelons que ces pourcentages ne peuvent directement s'appliquer à une population naturelle de Sphéromes, puisque basés sur des récoltes sélectives. On peut cependant admettre, étant donnée la structure des populations de Sphéromes et les résultats exposés ci-après, que le taux d'infestation global des Sphéromes est voisin de 75%.

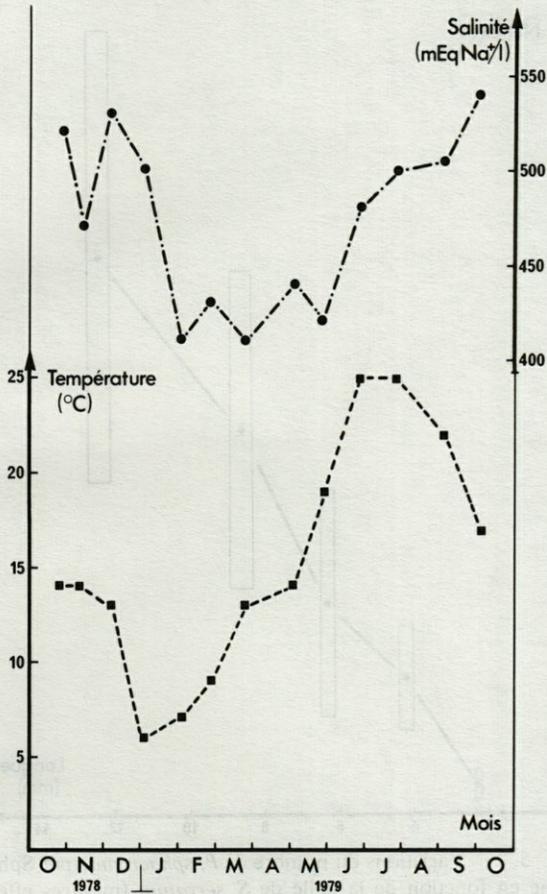


Fig. 2. — Variations de la salinité et de la température au niveau de la Station I, d'Octobre 1978 à Octobre 1979.

Variations of salinity and temperature in station I from October 1978 to October 1979.

Variations du taux d'infestation de *Sphaeroma* par *Palavascia* en fonction du temps (Fig. 3)

Le taux d'infestation par *Palavascia* (tous stades confondus) est variable, entre 60 et 95% selon les mois, et le plus souvent compris entre 75 et 85%. Ces variations peuvent être liées à l'état physiologique des hôtes ou aux conditions de développement des commensaux.

Les Sphéromes sont le plus souvent infestés par le stade I des *Palavascia*; 65 à 95% en hébergent en effet, avec de grandes et irrégulières variations mensuelles. Le taux des Sphéromes infestés par les stades II (5 à 55%) et III (1 à 33%) est nettement inférieur. Dans ces deux derniers cas, la proportion de Sphéromes infestés est faible en automne et au début de l'hiver, plus élevée et stable de février à mai et augmente ensuite pour atteindre un maximum à la fin de l'été.

Variations de l'abondance relative des *Palavascia* chez les Sphéromes infestés en fonction du temps (Fig. 4)

Rappelons que l'abondance relative (importante, moyenne, faible) des *Palavascia* a été évaluée chez les Sphéromes infestés.

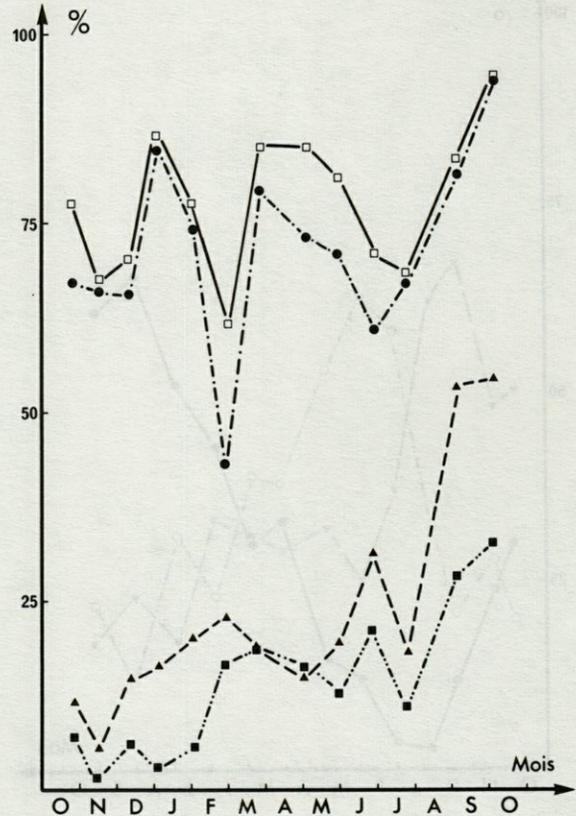


Fig. 3. — Variations du taux d'infestation de *S. serratum* par *P. sphaeromae* en fonction du temps; pourcentages des Sphéromes infestés par :

- — tous les stades de *Palavascia*, confondus;
- — stade I de *Palavascia*;
- ▲ — stade II de *Palavascia*;
- — stade III de *Palavascia*.

Variations of the infestation rate of *S. serratum* by *Palavascia sphaeromae* according to time; percent of *Spheromas* infested by :

- — all the stages of *Palavascia*;
- — stage I of *Palavascia*;
- ▲ — stage II of *Palavascia*;
- — stage III of *Palavascia*.

Globalement sur toute l'année, respectivement 34,7%, 33,2%, 32,1% des Sphéromes infestés le sont abondamment, moyennement ou peu. Ces pourcentages voisins recouvrent de grandes différences selon le mois.

La figure 4 montre en effet, que l'abondance relative des *Palavascia* est faible de décembre à mars-avril, très faible en janvier et février; elle est au contraire élevée de juin à octobre. Un affinement de ces résultats stade par stade de *Palavascia* est difficile à cause d'effectifs parfois trop faibles. De façon générale, l'abondance relative de chacun des stades I, II et III du commensal suit les mêmes variations que celle de l'ensemble de ces stades.

Une relation peut dès maintenant être établie entre ces résultats et les variations de température, l'abondance relative des *Palavascia* étant proportionnelle à la température.

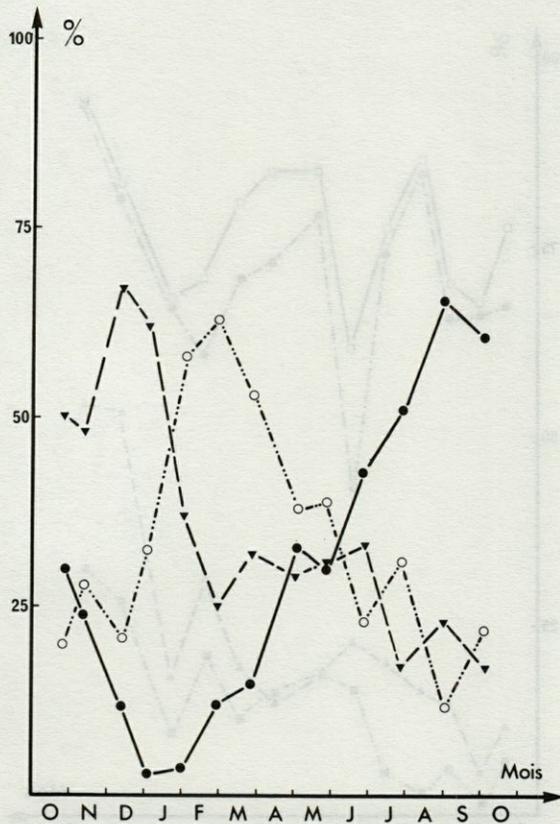


Fig. 4. - Variations de l'abondance relative des *P. sphaeromae* chez des Sphéromes infestés, en fonction du temps; pourcentages des Sphéromes : relativement peu (O---), moyennement (▼---) ou très (●---) infestés.

Variations of relative abundance of *P. sphaeromae* in infested *Sphaeromas* according to time; percent of *Sphaeromas* comparatively little (O---), mainly (▼---) or very (●---) infested.

### 3. Relations *Sphaeroma*-*Palavascia* en fonction de l'état physiologique de l'hôte

#### Variations du nombre de *Palavascia* en fonction de la taille de *Sphaeroma*

Afin de préciser l'influence de la taille de l'hôte sur le nombre de commensaux, nous avons pratiqué un comptage de *Palavascia* (tous stades confondus) chez des Sphéromes récoltés au début de mars 1980 et répartis en cinq classes de taille. Les résultats montrent nettement (Fig. 5) que le nombre de Champignons est proportionnel à la taille de l'hôte. Ces résultats chiffrés obtenus pour un mois donné, confirment nos observations non chiffrées de tous les autres mois de l'année.

Le critère de la taille de l'hôte est donc important dans les relations entre *Sphaeroma* et *Palavascia*, mais il n'intervient pas seul comme nous allons le voir.

Taux d'infestation des différents stades de *Sphaeroma* par *Palavascia* (Fig. 6)

- Le taux d'infestation par *Palavascia* (tous stades confondus) varie en général d'environ 75 à 90% selon

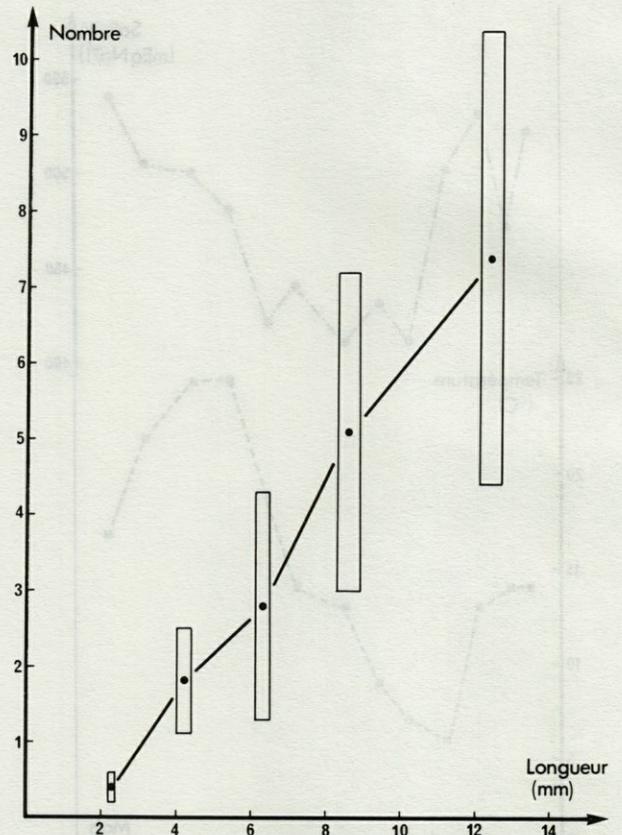


Fig. 5. - Variations du nombre de *P. sphaeromae* par Sphérome en fonction de la taille de *S. serratum* (mesures effectuées sur 5 lots de 20 Sphéromes). Moyennes et intervalles de confiance de chaque groupe de mesures calculés et représentés.

Variations of the number of *P. sphaeromae* per *Sphaeroma* according to the length of *S. serratum* (data collected from 5 groups of 20 *Sphaeromas*). For each group of data, the mean values and standard errors have been calculated and drawn.

les classes de Sphéromes, à 3 exceptions près : les indifférenciés ne sont infestés qu'à environ 50%, les mâles pubères en A ne le sont jamais, les mâles pubères sénescents le sont à 100%.

Des différences importantes existent dans les taux d'infestation par chacun des 3 stades de *Palavascia*. Quelle que soit la classe des Sphéromes, c'est toujours par le stade I de *Palavascia* qu'ils sont le plus fréquemment infestés. Le taux d'infestation par les stades II et III dépend davantage de la classe de l'hôte. De plus, des variations dans les taux d'infestation de chaque classe de Sphéromes apparaissent au cours des mois : nous signalerons les principales mais avec la prudence qu'exigent des estimations sur des effectifs réduits.

- Les indifférenciés, bien que relativement peu infestés, peuvent l'être toutefois dès qu'ils mesurent environ 2,5 mm. Leur infestation par les stades II et III est faible, surtout en été où leurs intermues sont courtes.

- Le même phénomène est noté chez les très jeunes mâles et femelles : ceux-ci sont cependant beaucoup plus infestés par le stade I du Champignon.

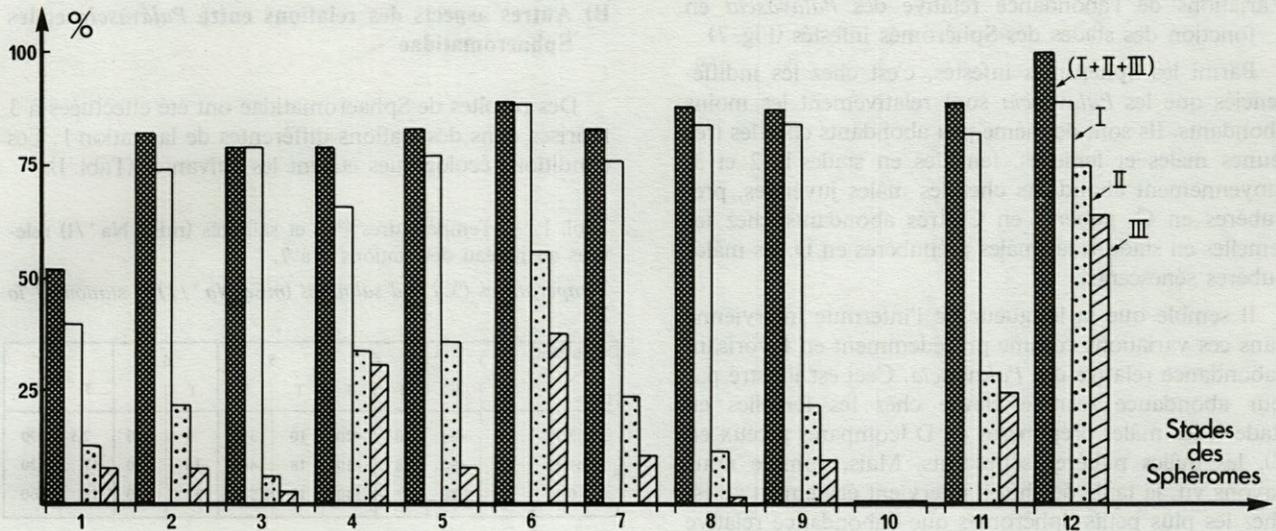


Fig. 6. — Taux d'infestation des différents stades de *S. serratum* par *Palavascia sphaeromae*; pourcentages des Sphéromes infestés par : fond sombre : tous les stades de *Palavascia*, confondus (I + II + III); fond clair : le stade I de *Palavascia*; fond ponctué : le stade II de *Palavascia*; fond hachuré : le stade III de *Palavascia*. Stades des Sphéromes : indifférenciés (1); jeunes mâles et femelles (2); femelles en stades de reproduction 1 (3), 2 (4), 3 (5), 4 (6); mâles juvéniles (7); mâles prépubères en stade C (8), en stade D (9); mâles pubères en stade A (10), en stade C (11), sénescents (12).

*Infestation rates of the different stages of S. serratum by P. sphaeromae; percent Sphaeromas infested by : black drawing : all the stages of Palavascia (I + II + III); clear drawing : stage I of Palavascia; spotted drawing : stage II of Palavascia; hachured drawing : stage III of Palavascia. Stages of Sphaeromas : undifferentiated (1); young males and females (2); females in reproduction stages 1 (3), 2 (4), 3 (5), 4 (6); juvenile males (7); prepubescent males in stage C (8), D (9); pubescent males in stage A (10), C (11) and senescent (12).*

- Les femelles sont abondamment infestées par le stade I de *Palavascia*. Celles en stade I sont peu infestées par les stades II et III, sauf de décembre à février où leurs intermues sont longues. Chez les femelles en stade 2 où la vitellogenèse impose une longue intermue, le taux d'infestation par les stades II et III est élevé. Paradoxalement, il n'en est pas de même pour le taux d'infestation par le stade III des femelles en stade 3, bien que la gestation impose aussi une longue intermue. L'examen d'embryons âgés dans la cavité incubatrice ou de très jeunes indifférenciés situés sur la face ventrale de Sphéromes adultes, a montré qu'ils ne sont pas encore infestés par *Palavascia*. Quant aux femelles en stade 4, qui sont parmi les plus âgées et qui ont les plus longues intermues en particulier en hiver, leurs taux d'infestation sont très élevés par les 3 stades de *Palavascia*.

- Les mâles juvéniles sont moyennement infestés par les 3 stades de *Palavascia*.

- Les mâles prépubères ont été séparés en 2 classes suivant le temps écoulé depuis la mue précédente : le taux d'infestation par le stade I est indépendant de ce temps puisqu'il est le même en stade C ou D. Par contre, le taux d'infestation par les stades II et surtout III augmente en fin d'intermue (stade D).

- Chez les mâles pubères en A, le taux d'infestation est nul à la suite de l'exuviation, en particulier du proctodeum ectodermique. L'examen d'exuvies fraîches montre que cette partie porte des *Palavascia*.

- Les mâles pubères, abondamment infestés par le stade I, le sont de façon croissante par les stades II et III en fonction du temps écoulé depuis la mue de puberté.

Ainsi, leur taux d'infestation par les stades II et III ne dépasse pas 10% de décembre à avril (les 1<sup>re</sup> mues de puberté ont lieu à partir de novembre-décembre); ce taux s'élève ensuite progressivement jusqu'en octobre-novembre (environ 40% en juin, 70 à 80% en août, plus de 90% en novembre) chez des mâles qui sont alors sénescents.

En résumé, sauf chez les Sphéromes indifférenciés où l'infestation est relativement faible et chez les Sphéromes en A où elle est nulle, le taux d'infestation par le stade I de *Palavascia* est assez indépendant de l'état physiologique de l'hôte. Par contre, le développement du champignon, matérialisé par le taux d'infestation par ses stades II et III, semble être lié, entre autres, à la longueur de l'intermue de l'hôte. On peut ainsi considérer deux groupes de Sphéromes :

- les uns à intermues assez courtes ou moyennes (très jeunes mâles et femelles, femelles en stades I et 3, mâles juvéniles, mâles prépubères en C), relativement peu infestés par les stades II et III du commensal;
- les autres à intermues longues ou très longues (femelles en stades 2 et 4, mâles prépubères en D par comparaison à ceux en C, mâles pubères en C et sénescents), beaucoup plus infestés par les stades II et III et chez lesquels le taux d'infestation augmente avec le temps. Il est significatif de constater que, parmi les mâles et les femelles, les individus les plus âgés (femelles en stade 4 et mâles adultes sénescents) sont les plus infestés, à la fois par les stades jeunes et âgés de *Palavascia*.

Variations de l'abondance relative des *Palavascia* en fonction des stades des Sphéromes infestés (Fig. 7)

Parmi les Sphéromes infestés, c'est chez les indifférenciés que les *Palavascia* sont relativement les moins abondants. Ils sont de même peu abondants chez les très jeunes mâles et femelles, femelles en stades 1, 2 et 3, moyennement abondants chez les mâles juvéniles, pré-pubères en C, pubères en C, très abondants chez les femelles en stade 4, les mâles prépubères en D, les mâles pubères sénescents.

Il semble que la longueur de l'intermue intervienne dans ces variations comme précédemment en favorisant l'abondance relative des *Palavascia*. Ceci est illustré par leur abondance relative élevée chez les femelles en stade 4, les mâles prépubères en D (comparés à ceux en C), les mâles pubères sénescents. Mais, comme nous l'avons vu, la taille des hôtes intervient également : c'est chez les plus petits Sphéromes que l'abondance relative des *Palavascia* est la plus faible. Ce fait peut être noté aussi bien sur des classes d'hôtes à intermues brèves (indifférenciés, jeunes mâles et femelles, femelles en stade 1) que sur d'autres à plus longues intermues (femelles en stades 2 et 3 et, pour une moindre part, mâles juvéniles). Les deux facteurs, longueur de l'intermue et taille du Sphérome, agissent donc dans le même sens : ceci est particulièrement évident chez les mâles pubères, de taille importante et qui ne muent plus.

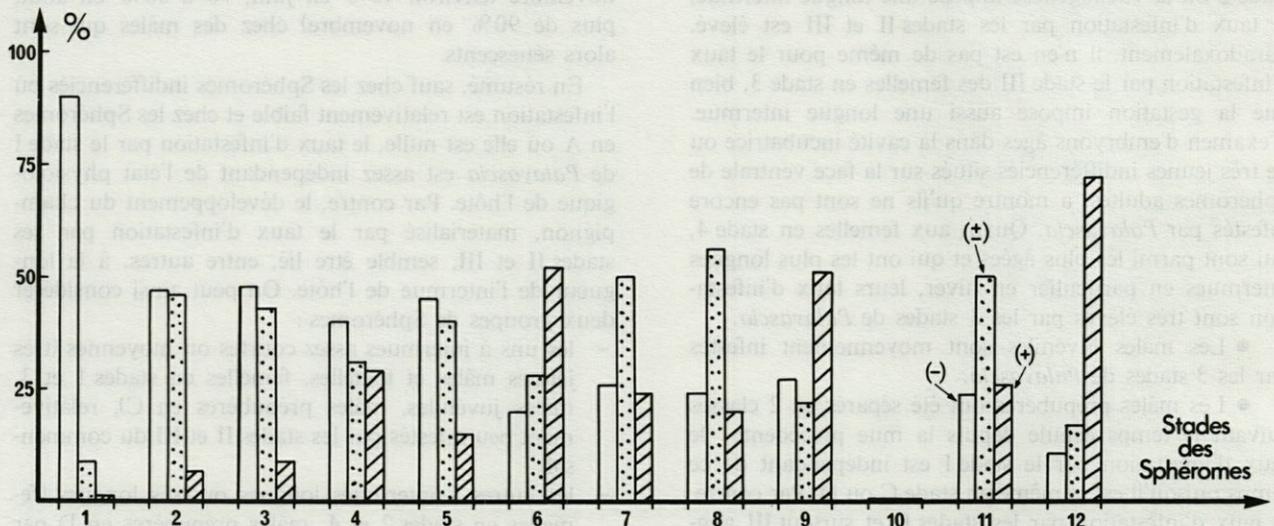


Fig. 7. - Variations de l'abondance relative des *P. sphaeromae* en fonction des stades des Sphéromes infestés; pourcentages des Sphéromes : relativement peu (-) (fond clair), moyennement (±) (fond ponctué), ou très (+) (fond hachuré) infestés. Stades des Sphéromes : indifférenciés (1); jeunes mâles et femelles (2); femelles en stades de reproduction 1 (3), 2 (4), 3 (5), 4 (6); mâles juvéniles (7); mâles prépubères en stade C (8), en stade D (9); mâles pubères en stade A (10), en stade C (11), sénescents (12).  
 Variations of relative abundance of *P. sphaeromae* according to the stages of infested *Sphaeroma*; percent of *Sphaeroma* comparatively little (-) (clear drawing), meanly (±) (spotted drawing), or very much (+) (hachured drawing) infested. Stages of *Sphaeroma* : undifferentiated (1); young males and females (2); females in reproduction stages 1 (3), 2 (4), 3 (5), 4 (6); juvenile males (7); prepubescent males in stages C (8), D (9); pubescent males in stage A (10), C (11), and senescent (12).

**B) Autres aspects des relations entre *Palavascia* et les Sphaeromatidae**

Des récoltes de Sphaeromatidae ont été effectuées à 3 reprises dans des stations différentes de la station 1. Les conditions écologiques étaient les suivantes (Tabl. I).

Tabl. I. - Températures (°C) et salinités (mEq Na<sup>+</sup>/l) relevées au niveau des stations 3 à 7.

Temperatures (°C) and salinities (mEq Na<sup>+</sup>/l) of stations 3 to 7.

| Stations<br>Dates | 3  |     | 4  |     | 5  |     | 6  |     | 7   |     |
|-------------------|----|-----|----|-----|----|-----|----|-----|-----|-----|
|                   | T  | S   | T  | S   | T  | S   | T  | S   | T   | S   |
| 26.02.79          | 10 | 420 | 10 | 420 | 10 | 390 | 9  | 480 | 2,5 | 200 |
| 29.05.79          | 19 | 450 | 18 | 450 | 18 | 440 | 18 | 460 | 17  | 420 |
| 02.10.79          | 17 | 540 | 17 | 540 | 18 | 520 | 17 | 530 | 18  | 460 |

**1. Variations du taux d'infestation des *Sphaeroma serratum* suivant les stations**

Des *S. serratum* ont été récoltés au niveau des stations 5 et 6. Leur taux d'infestation est indiqué dans le tableau II.

En outre, une récolte à la station 2 (à 500 mètres de la station 1) le 23.04.79, a permis de calculer un taux d'infestation de 46% (sur 82 Sphéromes). Or le taux relevé à la station 1 à la même époque est d'environ 85% (moyenne sur l'année : environ 85%).

Le taux d'infestation de *S. serratum* dans l'Etang de Thau est donc très variable suivant la localisation des

Tabl. II. — Taux d'infestation de *Sphaeroma serratum* par *Palavascia sphaeromae* aux stations 5 et 6.

*Infestation rates of Sphaeroma serratum by Palavascia sphaeromae in stations 5 and 6.*

| Stations<br>Dates | 5             |      | 6             |       |
|-------------------|---------------|------|---------------|-------|
|                   | Nbre infestés | %    | Nbre infestés | %     |
| 26.02.79          | 10 sur 50     | 20   | 1 sur 26      | 3,8   |
| 29.05.79          | 17 sur 46     | 37   | 0 sur 16      | 0     |
| 02.10.79          | 14 sur 55     | 25,5 | 11 sur 13     | 84,6* |
| Total             | 41 sur 151    | 27,2 | 12 sur 55     | 21,8  |

\* mais abondance relative très faible.

populations. Sauf à la station 1, l'abondance relative des *Palavascia* est toujours faible chez les Sphéromes infestés. Diverses causes peuvent être invoquées : la salinité est en général assez faible au niveau de la station 5 du fait des arrivées d'eau douce du Canal du Midi; mais des salinités basses ont aussi été relevées à la station 1 durant certains mois, sans influence notable sur les *Palavascia*. Les forts courants et la pollution organique importante qui caractérisent la station 6 expliquent peut-être la faiblesse du taux d'infestation des Sphéromes à cette station et ses fluctuations importantes. Des travaux complémentaires devraient être entrepris pour préciser ces points.

#### 2. Spécificité du commensalime de *Palavascia* chez les *Sphaeromatidae*

Parmi les autres espèces de *Sphaeromatidae* récoltées dans les conditions écologiques mentionnées ci-dessus (Tabl. I), les taux d'infestation sont les suivants (Tabl. III).

Tabl. III. — Taux d'infestation de différents *Sphaeromatidae* par *Palavascia sphaeromae*.

*Infestation rates of different Sphaeromatidae by Palavascia sphaeromae.*

| Espèces                  | Station de récolte | Nbre d'animaux récoltés | Taux (%) d'infestation |
|--------------------------|--------------------|-------------------------|------------------------|
| <i>Sphaeroma hookeri</i> | 7                  | 98                      | 0                      |
|                          | 5                  | 88                      | 1,1*                   |
| <i>Cymodoce truncata</i> | 5                  | 6                       | 0                      |
|                          | 4<br>3             | 165                     | 0                      |
| <i>Dynamene edwardsi</i> | 6                  | 23                      | 0                      |

\* Un seul individu porteur d'un seul thalle d'aspect dégénérescent.

Les taux d'infestation sont nuls pour les 3 espèces envisagées, à l'exception d'un seul individu chez *S. hookeri*. Même au niveau des stations 5 et 6 où certaines de ces espèces et *S. serratum* co-existent, *P. sphaeromae* semble strictement inféodé à *S. serratum*.

Signalons de plus, que nous ne l'avons jamais trouvé chez des *Idotea* et divers Amphipodes récoltés à la station 5. [Lichtwardt a retrouvé *P. sphaeromae* non seulement dans *S. quadridentatum* mais aussi dans *Tecticeps japonicus* de l'île d'Hokkaido, au Japon (communication personnelle)].

Nous avons enfin pratiqué à 3 reprises (mars, avril, mai 1979) des essais d'infestation de *Cymodoce truncata* mâles pubères nourris d'exuvies postérieures fraîches de *S. serratum* porteuses de *Palavascia* : l'autopsie des *Cymodoce* environ 10 jours après l'essai n'a montré aucune infestation.

Il existe donc une importante spécificité de commensalisme entre *S. serratum* et *P. sphaeromae*.

#### IV. DISCUSSION ET CONCLUSION

*Palavascia sphaeromae* est un commensal de l'Isopode euryhalin *Sphaeroma serratum*. Ses représentants sont fixés sur la cuticule du proctodeum (ectodermique) de l'hôte, ce qui établit une relation étroite entre le cycle biologique du commensal et le cycle de mue de l'hôte. Le commensalisme liant ces 2 espèces semble très étroit, puisque d'autres espèces de *Sphaeromatidae* voisines de *S. serratum* (et parfois sympatriques) n'hébergent pas ce *Trichomycète*.

L'infestation des Sphéromes par *Palavascia* semble avoir lieu toute l'année. Elle se fait par ingestion des spores mêlées aux végétaux dont se nourrissent les Sphéromes. Contrairement aux observations de Lichtwardt (1961) chez *S. quadridentatum*, les très jeunes indifférenciés de *S. serratum* ne sont pas infestés; ils ne le deviennent que pour une taille supérieure à 2,5 mm. Ceci est peut-être lié au fait que ces jeunes individus ne semblent pas se nourrir dès leur naissance.

Le développement de *Palavascia*, après sa fixation sur la cuticule proctodéale, semble pouvoir se dérouler en toutes saisons. Cependant, l'abondance relative des champignons chez leurs hôtes est bien plus importante en période chaude qu'en période froide, ce qui paraît montrer une influence de la température sur le déroulement du cycle de *Palavascia*. De plus, le nombre de *Palavascia* infestant un Sphérome est proportionnel à la taille de ce dernier. Enfin le développement du Champignon jusqu'au stade de dissémination est favorisé par une longue intermue de l'hôte. L'ensemble de ces 3 facteurs (température, taille et longueur de l'intermue de l'hôte) conditionne le développement de *Palavascia*. Ainsi en été, la température élevée, la grande taille et l'intermue ininterrompue des mâles pubères, constituent autant de facteurs favorables au Champignon; même chez les Sphéromes jeunes qui sont alors nombreux, les handicaps de la petite taille et des intermues courtes doivent être compensés par une croissance très rapide de *Palavascia*. Il semble d'ailleurs, d'après nos observations, que la croissance des Champignons soit plus rapide chez les Sphéromes jeunes que chez les individus

âgés. Ceci pourrait être lié à un moindre apport de nourriture chez les hôtes âgés qui se nourrissent peu du fait de l'usure de leurs pièces buccales (Saudray, 1972).

La sporulation de *Palavascia* chez *Sphaeroma* et des Trichomycètes en général chez divers Arthropodes, a été liée par de nombreux auteurs à l'exuviation de l'hôte. Ainsi, dès 1905 Léger et Duboscq étudiant des Trichomycètes Eccrinales, notent le lien qui doit exister entre la mue de l'hôte et la formation des spores de dissémination du Champignon parasite. «... lorsque le pagure infesté est sur le point de subir la mue... les parasites donnent naissance à des spores durables ».

Tous les auteurs qui depuis cette époque ont étudié les Eccrinales ont lié l'évolution du parasite à l'état physiologique de l'hôte. En particulier ils ont vu une relation de cause à effet entre la genèse des spores de dissémination et la mue.

Pour ne citer que quelques exemples : Duboscq, Léger et Tuzet (1948) p. 43, Manier (1950) p. 136-140, Manier (1969) p. 573, Lichtwardt (1973) p. 11, dans des mémoires de synthèses sur les Trichomycètes, admettent tous l'existence d'une corrélation entre la mue de l'Arthropode et la genèse des spores de dissémination du Champignon.

Enfin, très récemment, Hibbits (1978), Moss (1979), suggèrent encore que l'exuviation déclenche la formation des spores de dissémination; en effet, en hiver, quand certains Crustacés ne muent pas, ces spores ne se forment pas. Moss juge cependant de nouvelles études indispensables pour prouver l'exactitude de cette apparente coordination.

Il est certain que chez des hôtes à mues relativement rapprochées, la croissance du Champignon est concomitante du cours de l'intermue de l'hôte, les stades de dissémination étant donc les plus abondants en fin de prémue. Or, l'exemple du Sphérome nous conduit à penser que le cycle biologique du Trichomycète n'est pas obligatoirement lié au cycle de mue de l'hôte. En effet, les Sphéromes chez lesquels la fréquence des stades de dissémination de *Palavascia* est la plus élevée correspondent aux mâles pubères qui ne muent pas.

Comme les sporanges se trouvent dans la région rectale, les crosses chargées de spores pouvant même faire saillie par l'anus, la propagation des Champignons peut commencer avant l'exuviation de l'hôte, en particulier chez les mâles pubères où cette exuviation ne peut avoir lieu (hors de ce cas cependant, l'exuvie semble être un bon « réservoir » à spores de dissémination). Plusieurs générations de *Palavascia* peuvent donc vraisemblablement se succéder chez les Sphéromes à longues intermues, en particulier chez les mâles adultes. Signalement de plus que chez ces Sphéromes, le taux d'ecdystérone (hormone de mue) est très faible ou nul (Charmantier et Coll., 1977), ce qui semble exclure toute influence endocrine de cet ordre de l'hôte sur le commensal : cette hypothèse ne prenait d'ailleurs pas assez en compte l'existence de la barrière cuticulaire séparant le milieu intérieur du Sphérome du thallosphyte.

## BIBLIOGRAPHIE

- CHARMANTIER, G., 1971. Recherches physiologiques chez *Sphaeroma serratum* (Fabricius) (Crustacés, Isopodes) : influence de la taille sur la régulation ionique; existe-t-il une étape de sénescence chez les mâles de grande taille? *C.r. hebd. Séances Acad. Sci.*, **273** : 211-213.
- CHARMANTIER, G., 1974. Le cycle de *Sphaeroma serratum* (Fabricius, 1787) (Crustacea, Isopoda, Flabellifera) dans l'Étang de Thau (Golfe du Lion). *Vie Milieu*, **24** : 285-300.
- CHARMANTIER, G., M. OLLE et J.-P. TRILLES, 1977. Evolution du taux d'ecdystérone, dégénérescence des organes Y et sénescence chez les mâles pubères de *Sphaeroma serratum* (Fabricius, 1787) (Crustacea, Isopoda, Flabellifera). *C.r. hebd. séances Acad. Sci.*, **285** : 1487-1489.
- CHARMANTIER, G. et J.-P. TRILLES, 1973a. La pression osmotique de l'hémolymphe de *Sphaeroma serratum* (Crustacé, Isopode) : variations en fonction de la salinité et de la sénescence. *C.r. hebd. séances Acad. Sci.*, **276** : 69-72.
- CHARMANTIER, G. et J.-P. TRILLES, 1973b. Dégénérescence de la glande de mue chez les mâles pubères de *Sphaeroma serratum* (Crustacé, Isopode). *C.r. hebd. séances Acad. Sci.*, **276** : 581-583.
- DAGUERRE DE HUREAUX, N., 1966. Etude du cycle biologique de *Sphaeroma serratum* au Maroc. *Bull. Soc. Sci. nat. phys.*, **Maroc**, **46** : 19-52.
- DAGUERRE DE HUREAUX, N., 1979. Etude du cycle biologique annuel d'une population de *Sphaeroma serratum* du bassin d'Arcachon. *Crustaceana*, **37** : 85-99.
- DUBOSCQ, O., L. LÉGER et O. TUZET, 1948. Contribution à la connaissance des Eccrinides. *Arch. Zool. expér. gén.*, **86** : 29-144.
- HIBBITS, J., 1978. Marine Eccrinales (Trichomycetes) found in crustaceans of the San Juan Archipelago, Washington. *Syesis*, **11** : 213-261.
- LÉGER, L. et O. DUBOSCQ, 1905. Les Eccrinides, nouveau groupe de Protozoaires parasites. *C.R. hebd. Séances Acad. Sci.*, **141** : 425-427.
- LÉGER, L. et O. DUBOSCQ, 1929. *Eccrinoides henneguyi* n.g. n.sp. et la systématique des Eccrinides. *Arch. Anat. Microsc. Morphol. exp.*, **25** : 309-324.
- LICHTWARDT, R.W., 1961. A *Palavascia* (Eccrinales) from the marine Isopod *Sphaeroma quadridentatum* Say. *J. Elisha Mitchell scient. Soc.*, **77** : 242-249.
- LICHTWARDT, R.W., 1964. Validation of the genus *Palavascia* (Trichomycete). *Mycologia*, **56** : 318-319.
- LICHTWARDT, R.W., 1973. The Trichomycetes : what are their relationships. *Mycologia*, **55** : 1-20.
- MANIER, J.-F., 1950. Recherches sur les Trichomycètes. *Ann. Sci. nat. Bot. Biol. vég. 11<sup>e</sup> sér.*, **11** : 53-162.
- MANIER, J.-F., 1961. Eccrinides de Crustacés récoltés sur les côtes du Finistère. (*Eccrinella corophii* n.sp., *Palavascia spheromae* Tuz. et Man., *Taeniella carcini* Lég. et Dub., *Arundinula* sp.). *Cah. Biol. Mar.*, **2** : 313-326.
- MANIER, J.-F., 1968. Validation de Trichomycètes par leur diagnose latine. *Ann. Sci. nat. Bot. Biol. vég. 12<sup>e</sup> série*, **9** : 93-108.
- MANIER, J.-F., 1969. Trichomycètes de France. *Ann. Sci. nat. Bot. Biol. vég. 12<sup>e</sup> série*, **10** : 565-672.
- MANIER, J.-F., 1979. Etude ultrastructurale de *Palavascia sphaeromae* (Trichomycète Eccrinale) parasite du proctodeum de *Sphaeroma serratum* (Crustacé, Isopode). *Ann. de Parasitol. Hum. Comp.*, **54** : 537-554.

- MANIER, J.-F. et R.W. LICHTWARDT, 1968. Révision de la systématique des Trichomycètes. *Ann. Sci. nat. Bot. Biol. vég. 12<sup>e</sup> série*, **9** : 519-532.
- MOSS, S.T., 1979. Commensalism of the Trichomycete. *Insect-fungus symbiosis*, *Batra (éd.) Allanheld, Osmun, Montclair, N.J.*, **8** : 175-217.
- SAUDRAY, Y., 1972. Conséquences du cycle de mue et d'intermue sur la morphologie fonctionnelle des *pars molaris* des Crustacés pécararides. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **36** : 271-273.
- TCHERNIGOVITZEFF, C. et J. RAGAGE-WILLIGENS, 1968. Détermination des stades d'intermue chez *Sphaeroma serratum* (Isopode Flabellifère). *Arch. Zool. exp. gén.*, **109** : 305-318.
- TUZET, O. et J.-F. MANIER, 1947. *Palavascia philoscii* n.g. n.sp., entophyte eccliniforme parasite de *Philoscia couchii* Kin. *C.R. heb. Séances Acad. Sci.*, **224** : 1854-1856.
- TUZET, O. et J.-F. MANIER, 1948. La reproduction sexuée chez *Palavascia philoscii* Tuzet et Manier et chez *Palavascia sphaeromae*; nouvelle espèce de Palavasciées parasite de *Sphaeroma serratum* F. *C.R. heb. Séances Acad. Sci.*, **226** : 2177-2178.

Accepté le 26 septembre 1980