



HAL
open science

Ligophorus imitans (Monogenea) ectoparasite de Liza ramada (Teleostei): I. Populations naturelles et variabilité morphologique

Hervé Caltran, Patrick Silan, Maurice Roux

► **To cite this version:**

Hervé Caltran, Patrick Silan, Maurice Roux. Ligophorus imitans (Monogenea) ectoparasite de Liza ramada (Teleostei): I. Populations naturelles et variabilité morphologique. *Ecologie*, 1995, 26 (2), pp.95-104. hal-01188942

HAL Id: hal-01188942

<https://hal.science/hal-01188942>

Submitted on 31 Aug 2015

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.

**LIGOPHORUS IMITANS (MONOGENEA)
ECTOPARASITE DE *LIZA RAMADA* (TELEOSTEI)
I. POPULATIONS NATURELLES ET VARIABILITÉ MORPHOLOGIQUE***

Hervé CALTRAN⁽¹⁾, Patrick SILAN⁽¹⁾ & Maurice ROUX⁽²⁾

⁽¹⁾URA CNRS 698 "Biologie des Populations d'Helminthes Parasites", Station Méditerranéenne de l'Environnement Littoral,
Université Montpellier II, 1 quai de la Daurade, 34200 Sète.

⁽²⁾URA CNRS 1152, Institut Méditerranéen d'Ecologie et de Paléoécologie, Faculté des Sciences St. Jérôme,
Avenue Normandie-Niemen, 13397 Marseille Cedex 13.

SUMMARY

(original scientific paper)

LIGOPHORUS IMITANS (*MONOGENEA*) ECTOPARASITE OF *LIZA RAMADA* (*TELEOSTEI*) : I. NATURAL POPULATIONS AND MORPHOLOGICAL VARIABILITY
Different congeneric species of the genus *Ligophorus* are ectoparasites of mullets (*Teleostei*). Several species of *Ligophorus* which are strictly specific can coexist on the same host species. Due to the host migration between the sea and lagoons, these parasite guilds are subject to fluctuating environmental constraints. The nature of the phenotypic variability of *L. imitans* has been analysed. This study concerns an isolated population (Rhône delta, Camargue, France) of *L. imitans*, parasite of *Liza ramada*. A biometric analysis using image processing techniques is developed. Fourteen biometric variables concerning the sclerotized parts (opisthaptor and genitalia) of this platyhelminth have been considered. The phenotypic variability has been analysed using a principal component analysis. This population displays a great morphological and anatomical plasticity, but in a continuum. The different parts of these organisms cannot be described by simple and generalised allometric growths. The correlation analysis between the different variables reveals in particular that the genitalia is morphologically independent of the haptor.

KEY WORDS : *Liza ramada* - Mugilidae - *Ligophorus imitans* - Monogenea - Population biology - Morpho-anatomical variability - Camargue - France.

RÉSUMÉ

(travail original)

Les Muges (*Teleostéens*) sont parasités par des Monogènes congénériques du genre *Ligophorus*. Ces ectoparasites branchiaux ont une spécificité stricte ; plusieurs espèces peuvent néanmoins coexister sur une même espèce hôte, constituant ainsi de véritables guildes. Les hôtes circulent entre mer et lagunes dans des environnements changeants ; ces guildes sont donc soumises à des contraintes environnementales fluctuantes. La variabilité phénotypique d'un de ces monogènes, *L. imitans*, parasite de *Liza ramada*, est analysée à l'échelle d'une population géographiquement isolée dans le delta du Rhône (Camargue, France). Une étude biométrique des pièces sclérifiées du haptateur et de l'appareil génital (14 variables), s'appuyant sur des techniques d'analyse d'images, est menée. Une analyse en composantes principales permet d'identifier une variabilité morpho-anatomique assez importante dans cette population, mais au sein d'un continuum. Les différentes parties de ces organismes ne répondent pas à une croissance allométrique simple et généralisée. L'analyse des corrélations entre variables montre notamment que le système génital est morphologiquement indépendant du système de fixation.

MOTS CLÉS : *Liza ramada* - Mugilidae - *Ligophorus imitans* - Monogenea - Biologie des populations - Variabilité morpho-anatomique - Camargue - France.

INTRODUCTION

Les relations possibles entre la variabilité des espèces et leur spéciation ont pris un intérêt tout particulier en biologie évolutive. La révision synthétique de la théorie darwinienne a notamment mis l'accent sur la dimension populationnelle de cette variabilité (MAYR, 1974, 1991). Dans le cas du parasitisme, EUZET & COMBES (1980) ont soulevé le problème de l'espèce et de la spéciation en considérant, notamment, le polymorphisme phénotypique interspécifique. A l'échelle populationnelle et pour les systèmes Hôtes-Parasites, les interactions entre variabilité locale et facteurs environnementaux n'ont été que très peu étudiées.

Chez les Monogènes, ces études sont rares, relativement récentes et essentiellement descriptives. Ainsi GLÄSER (1965), ERGENS (1965a et b), GUSSEV (1967), KULEMINA (1988) ont décrit chez les Monogènes Monopisthocothylea du genre *Dactylogyrus* et *Gyrodactylus* un polymorphisme phénotypique intraspécifique et une variabilité des pièces sclérifiées du haptateur (système d'ancrage des parasites sur l'hôte). Quelques auteurs ont cherché à expliquer cette variabilité par l'influence de facteurs environnementaux tels que la saison (ERGENS, 1974, 1975, 1976, 1981), puis plus précisément par les variations saisonnières de la température (OGAWA, 1985 ; MO, 1991a et b). La recherche de corrélations entre variation de longueur des pièces haptorales et température a été étudiée expérimentalement pour les genres *Dactylogyrus* et *Gyrodactylus* (ERGENS & GELNAR, 1985 ; MO, 1991c). Des analyses à une échelle biogéographique étendue ont aussi été menées : la latitude pourrait intervenir chez certains Polyopisthocothylea (ROHDE & WATSON, 1985 ; ROHDE, 1987). La structure du biotope branchial a également été pressentie comme élément susceptible d'expliquer la variabilité phénotypique intraspécifique dans le genre *Diplectanum* (SILAN & MAILLARD, 1989). Le polymorphisme phénotypique du haptateur des *Gyrodactylus*, associé à la dérive génétique de leurs hôtes, a été étudié par MALMBERG (1987). Plus récemment et pour des Digènes, REVERSAT *et al.* (1991) ont montré les limites de la définition de certaines espèces nouvelles à partir des polymorphismes phénotypiques et enzymatiques.

Parmi les problèmes que pose la variabilité morpho-anatomique chez ces parasites, le caractère plus adaptatif (sous entendu par rapport à l'échelle de temps considérée...) du système de fixation (crochets, barres transversales...), comparé à l'appareil génital, est un sujet de controverse n'ayant pas véritablement reçu de réponse convaincante. La raison principale tient à l'absence d'approche populationnelle. Les différents niveaux de perception que sont l'espèce-hôte, la population d'hôtes ou l'individu-hôte, et leur incidence sur la plasticité morphologique, n'ont jamais été véritablement pris en compte.

La variabilité est abordée ici à l'échelle des deux derniers niveaux précités : population et individus-hôtes. Six espèces de Muges ou Mulets (*Mugilidae*) vivent en Méditerranée. Ces poissons sont parasités par douze espèces distinctes d'ectoparasites branchiaux du genre *Ligophorus*. Ces Monogènes ont une spécificité stricte, une espèce de monogène ne parasitant qu'une espèce d'hôte (oioxénie). Certaines espèces cohabitent sur une même espèce-hôte. Un polymorphisme phénotypique interspécifique, faible mais suffisant, permet de distinguer ces organismes par leur appareil reproducteur et leur opisthohaptateur (EUZET & SURIANO, 1977 ; EUZET & SANFILIPPO, 1983). Ainsi trois espèces de *Ligophorus* vivent en sympatrie, voire en syntopie, sur les branchies de *Liza ramada* (Risso, 1826). Nous nous intéresserons ici à la plasticité morphologique intraspécifique des organes de fixation et de reproduction de l'une d'entre elles, *Ligophorus imitans*.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

L'hôte.— L'étude a été réalisée sur une population d'hôtes échantillonnée dans le delta du Rhône en Camargue (France) (FIG. 1). Les poissons ont été capturés dans l'étang du Vaccarès, un milieu lagunaire saumâtre, et l'une de ses dépendances dulçaquicoles, le canal du Fumemorte. Actuellement, cet étang a une seule communication avec la mer. La sortie en mer des poissons adultes est quasi inexistante. En hiver, la plupart d'entre eux migrent dans le canal du Fumemorte, alors que les jeunes de l'année restent préférentiellement dans l'étang. Les adultes retournent dans la lagune lorsque les températures printanières augmentent. Les 29 hôtes utilisés pour cette étude ont été échantillonnés de septembre 1989 à avril 1990 dans trois stations : i) la première dans le Vaccarès, au lieu dit "Romieu", milieu lagunaire saumâtre (salinité de 20‰) ; ii) la seconde en zone de transition à "l'embouchure" du canal du Fumemorte (salinité variable entre 5 et 15‰) ; iii) la troisième dans le canal du "Fumemorte", milieu dulçaquicole (Station Biologique de la Tour du Valat). Ces poissons ont été capturés vivants à l'aide de filets ou de "capetchades" (filet fixe avec nasse). Ils ont été placés dans l'alcool dès leur sortie de l'eau, puis congelés quelques heures plus tard.

Le parasite.— Les parasites, montés entre lame et lamelle dans du Berlèse, sont déterminés au microscope photomicroscopique. Quatorze variables concernant les pièces sclérifiées du haptateur et de l'appareil génital (FIG. 2) ont été considérées pour l'analyse multidimensionnelle : HV1, HV2, HV3, HVG (crochets ventraux), BV1, BV2 (barres ventrales), HD1, HD2, HD3, HDG (crochets dorsaux) P1, P2, P3 (pénis), VG (vagin). Cette analyse porte sur 449 indivi-

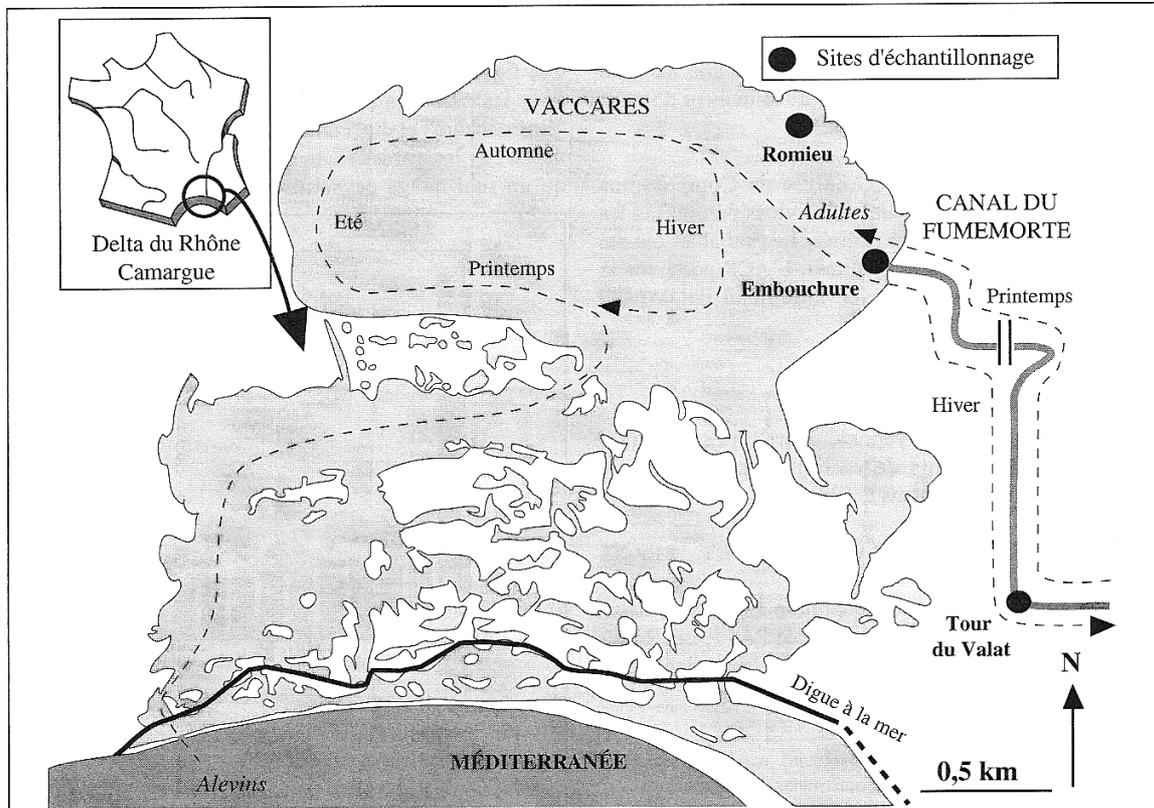


FIG. 1.— L'étang du Vaccarès, le canal du Fumemorte et les sites d'échantillonnages.
 The Vaccarès lagoon, the Fumemorte canal and the sampling sites.

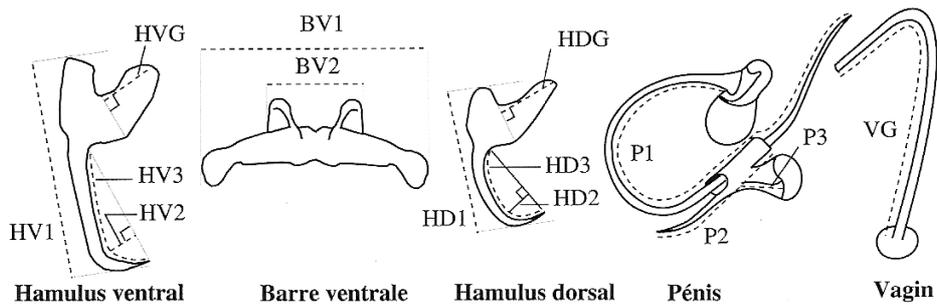


FIG. 2.— Pièces sclérotifiées du haptor et de l'appareil génital : variables biométriques étudiées. HV1 : longueur totale du hamulus ventral ; HV2 : profondeur de la lame du hamulus ventral ; HV3 : longueur totale de la lame du hamulus ventral ; HVG : longueur de la garde du hamulus ventral ; BV1 : longueur de la barre ventrale ; BV2 : longueur entre les protubérances de la barre ventrale ; HD1 : longueur totale du hamulus dorsal ; HD2 : profondeur de la lame du hamulus dorsal ; HD3 : longueur totale de la lame du hamulus dorsal ; HDG : longueur de la garde du hamulus dorsal ; P1 : longueur totale du pénis ; P2 : longueur de la pièce accessoire ; P3 : longueur de l'expansion latérale ; VG : longueur de la partie sclérotifiée du vagin.

The biometrical variables of the opisthaptor and genitalia sclerotized parts. HV1 : total length of the ventral anchor ; HV2 : blade depth of the ventral anchor ; HV3 : total length of the ventral anchor blade ; HVG : length of the ventral anchor guard ; BV1 : length of the ventral bar ; BV2 : inter-protuberance length of the ventral bar ; HD1 : total length of the dorsal anchor ; HD2 : blade depth of the dorsal anchor ; HD3 : total length of the dorsal anchor blade ; HDG : length of the dorsal anchor guard ; P1 : penis total length ; P2 : length of the penis accessory part ; P3 : length of the lateral expansion ; VG : length of the vagina hard part

des de *L. imitans*. Les mesures (en μm) ont été réalisées avec un analyseur d'image associant un microscope photonique couplé à une caméra, elle-même connectée à un Macintosh Quadra 800. Le logiciel de traitement d'image utilisé est Optilab (ANONYME, 1992).

Analyse numérique.— Une Analyse en Composantes Principales (ACP) portant sur les individus parasites et les variables biométriques a été réalisée. Les variables ont été standardisées (centrées et réduites). L'ACP porte sur la matrice r des corrélations avec le logiciel BIOMEKO (LEBRETON *et al.*, 1990).

RÉSULTATS

Les valeurs des moyennes, écart-types, minima, maxima et coefficients de variation des différentes variables sont indiquées dans le tableau I.

VARIATIONS MORPHOLOGIQUES ET PLANS FACTORIELS

La figure 3 représente la proportion de variance associée à chacun des 14 axes principaux de l'ACP. Les 2 premiers facteurs expliquent 38,5 % de cette variance. Le premier facteur a une importance prépondérante.

TABLEAU I.— Moyenne, écart-type, minimum, maximum et coefficient de variation des 14 variables biométriques (en micromètres).

Mean, standard deviation, minimum, maximum values and coefficient of variation of the 14 biometrical variables (in micrometers).

n = 449	HV1	HV2	HV3	HVG	BV1	BV2	HD1	HD2	HD3	HDG	P1	P2	P3	VG
Moyenne	35,7	5,7	24,1	8,3	50	18,6	28,5	4,7	19,3	11,5	92,3	25,6	15,9	60,2
Ecart type	2,7	0,9	2,4	1,7	4,3	3	2,5	0,9	2,1	1,7	9,3	3,4	1,9	11,2
Minimum	29,6	3,1	12,1	4,5	37,8	11,6	22,6	2	12,4	5,5	70,1	14,2	9,3	31,6
Maximum	49	9,4	30,3	14,1	62,9	38,8	36,9	9,5	27,7	17,6	133,8	43,6	22,7	98,7
Coefficient de variation	7,5	16,3	9,9	20,6	8,6	16,2	8,6	20	10,8	14,6	10,1	13,2	12,2	18,5

Les plans factoriels F1/F2 de l'ACP portant sur les 449 parasites sont présentés dans les figures 4a, 4b et 4c. Ces figures représentent respectivement les plans F1/F2 pour les parasites de la station "Romieu" ; du lieu-dit "Embouchure" et du "Fumemorte". Les faits suivants sont notés : a) les parasites de chacun des lieux ne forment qu'un seul nuage de points de forme assez régulière.

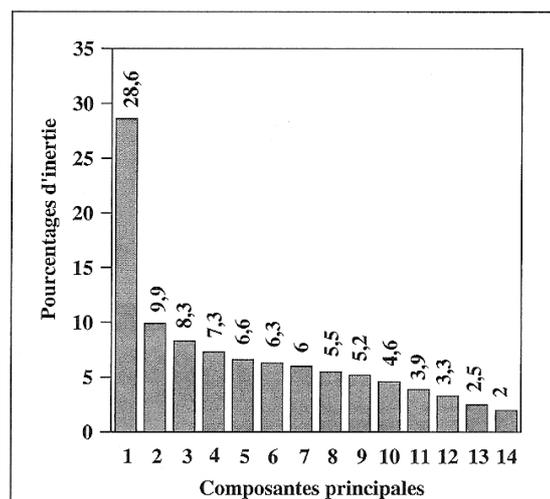


FIG. 3.— Pourcentage d'inertie portée par chacune des composantes principales de l'ACP.

Percentage of inertia for each of the PCA principal components.

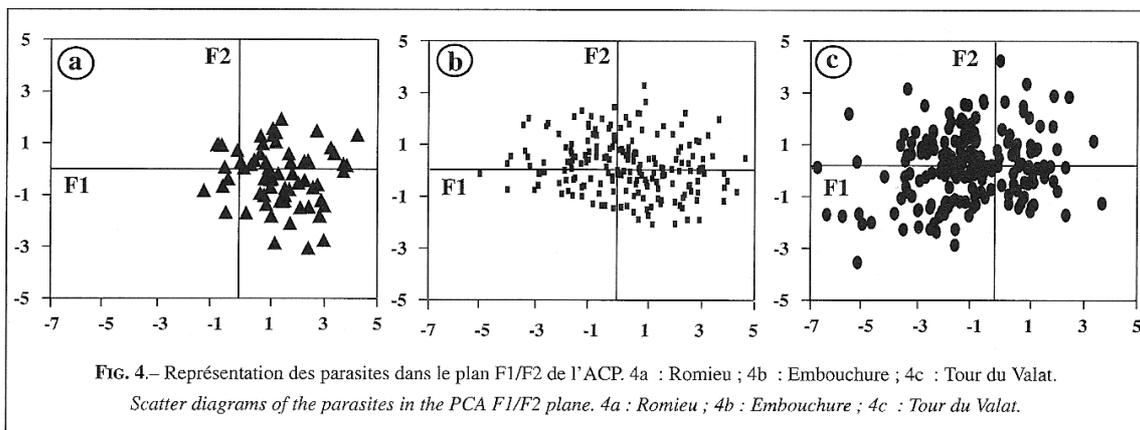


FIG. 4.— Représentation des parasites dans le plan F1/F2 de l'ACP. 4a : Romieu ; 4b : Embouchure ; 4c : Tour du Valat.

Scatter diagrams of the parasites in the PCA F1/F2 plane. 4a : Romieu ; 4b : Embouchure ; 4c : Tour du Valat.

Aucun sous-groupe ne s'isole de l'ensemble. b) les barycentres des 3 nuages subissent une translation sur F1. Le barycentre du nuage de points de "Romieu" (FIG. 4a) a une abscisse positive, celui du nuage de points relatif à la station "Embouchure" (FIG. 4b) a une abscisse proche de 0, et celui du "Fumemorte" (FIG. 4c) a une abscisse négative ; c) les nuages de points ont une répartition sensiblement identique par rapport à F2.

Le cercle des corrélations des variables biométriques ainsi que le cercle des contributions équilibrées des descripteurs (cercle intérieur) sont représentés dans la figure 5. L'angle entre les axes-descripteurs (vecteurs représentant les descripteurs dans un plan formé par deux composantes principales) illustre la corrélation entre ces descripteurs. Cet angle est d'autant plus faible que la corrélation est grande.

L'axe F1

L'axe F1 (28,6 % de la variance globale) (FIG. 5) est expliqué principalement par les longueurs totales des crochets dorsaux (contribution de HD1 : 0,63), des crochets ventraux (contribution de HV1 : 0,56), de la barre ventrale (contribution de BV1 : 0,57) et enfin par la longueur des lames (contributions de HD3 et HV3 respectivement égales à 0,51 et 0,43). Ces différentes variables sont des descripteurs du haptéur. La longueur des vecteurs correspondant à ces descripteurs dépasse le cercle de leur contri-

bution équilibrée. Les autres variables biométriques liées aux crochets ou à la barre ventrale ont des contributions moindres sur F1. Les variables liées à l'appareil génital n'ont pratiquement aucune contribution sur cet axe (valeurs variant de 0,1 à 0,2).

Les figures 6a et 6b représentent respectivement les variations de HD1 et BV1 en fonction de leurs coordonnées factorielles sur F1. Ces deux variables décroissent sur F1, tout comme les variables qui leur sont corrélées positivement (cf. TAB. II) : HD3, HDG, HV1, HV3. Par conséquent, deux types de parasites tendent à s'opposer graduellement sur cet axe : ceux d'abscisses négatives dont les pièces haptorales sont grandes et ceux d'abscisses positives dont les pièces sont plus petites. Le déplacement sur F1 des barycentres des nuages de points noté sur les figures 4a, 4b et 4c indique que les parasites de "Romieu" ont des pièces haptorales majoritairement plus petites que celles des monogènes du lieu-dit "Embouchure" et *a fortiori* du "Fumemorte".

L'axe F2

Le deuxième facteur F2 (9,9 % de la variance) (FIG. 5) est expliqué par les descripteurs de l'appareil génital (P1, P2, P3, VG), par des descripteurs de la barre ventrale (BV1) et du crochet dorsal (HD2). La variable "longueur de la partie sclérifiée du vagin" (VG) a la plus forte contribution (0,37). Les variations de VG, en fonction des coordonnées factorielles sur F2 de chaque individu-parasite, sont représentées sur la figure 6c. Des individus à petit vagin (valeurs négatives) s'opposent à des individus à grand vagin (valeurs positives).

Signalons que le troisième facteur F3 (8,3 % de la variance), analysé mais non représenté ici, caractérise des oppositions sur plusieurs traits des pièces ventrales : des individus à faible profondeur de lame HV2, à BV2 petite et à grande garde HVG s'opposent à des individus aux caractéristiques inverses. Cet axe et les suivants traduisent en fait des phénomènes marginaux propres à quelques individus ; leur intérêt est très limité.

NATURE DES CORRÉLATIONS ENTRE VARIABLES BIOMÉTRIQUES

Le tableau des corrélations entre les variables (tableau II) met en évidence des corrélations essentiellement positives ou nulles.

Le haptéur

Crochets ventraux. – leur longueur totale HV1 est corrélée positivement (0,51) à la longueur de leur lame HV3. La corrélation entre HV1 et la longueur de la garde HVG est plus faible (0,24) ; elle est presque nulle (0,05) entre HV1 et la profondeur de la lame HV2. HV2 et HV3 sont modérément corrélés (0,29).

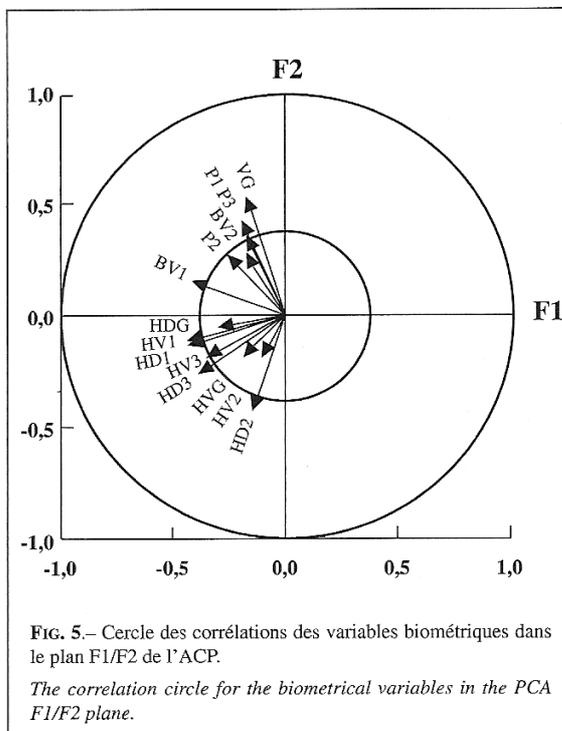


FIG. 5. – Cercle des corrélations des variables biométriques dans le plan F1/F2 de l'ACP.

The correlation circle for the biometrical variables in the PCA F1/F2 plane.

HV2	0,05																	
HV3	0,51	0,29																
HVG	0,24	0,01	0,17															
BV1	0,50	0,16	0,39	0,20														
BV2	0,12	0,10	0,14	0,00	0,35													
HD1	0,57	0,12	0,43	0,25	0,56	0,19												
HD2	0,21	0,12	0,16	0,11	0,11	-0,01	0,14											
HD3	0,46	0,08	0,47	0,20	0,46	0,22	0,62	0,30										
HDG	0,44	0,09	0,29	0,24	0,37	0,11	0,46	0,21	0,30									
P1	0,19	0,04	0,18	0,00	0,25	0,07	0,16	0,06	0,08	0,15								
P2	0,23	0,03	0,16	0,09	0,28	0,14	0,30	0,09	0,19	0,25	0,21							
P3	0,18	0,01	0,16	0,16	0,25	0,06	0,22	0,01	0,19	0,18	0,20	0,26						
VG	0,13	0,00	0,11	0,05	0,29	0,20	0,08	-0,03	0,05	0,13	0,16	0,14	0,20					
	HV1	HV2	HV3	HVG	BV1	BV2	HD1	HD2	HD3	HDG	P1	P2	P3					

TABLEAU II.— Valeurs des corrélations entre chaque couple de variables.
Correlation values between each couple of variables.

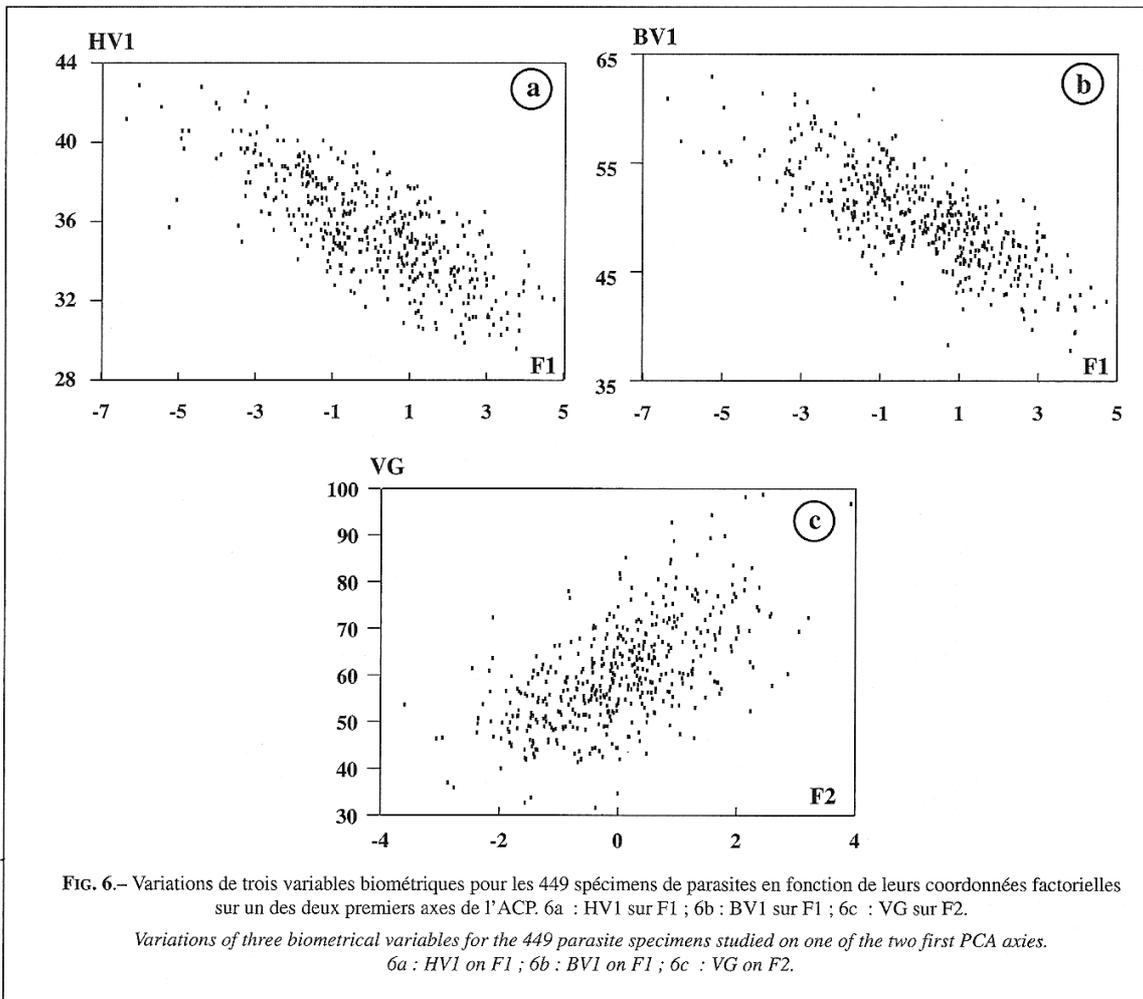


FIG. 6.— Variations de trois variables biométriques pour les 449 spécimens de parasites en fonction de leurs coordonnées factorielles sur un des deux premiers axes de l'ACP. 6a : HV1 sur F1 ; 6b : BV1 sur F1 ; 6c : VG sur F2.
Variations of three biometrical variables for the 449 parasite specimens studied on one of the two first PCA axes.
6a : HV1 on F1 ; 6b : BV1 on F1 ; 6c : VG on F2.

Crochets dorsaux.— Leur longueur totale HD1 est corrélée positivement (0,62) à la longueur de la lame HD3 et à la longueur de la garde HDG (0,46). La corrélation entre HD1 et la profondeur de sa lame HD2 est assez faible (0,14). Celle entre HD3 et sa profondeur HD2 est plus élevée (0,30).

Crochets ventraux / dorsaux.— La longueur totale des crochets ventraux HV1 est corrélée positivement (0,57) à celle des crochets dorsaux HD1, et par voie de conséquence à HD3 (0,46) et à HDG (0,44). Du fait des mêmes dépendances, HV3 est tout naturellement corrélée à HD1 (0,43) et à HD3 (0,47).

Barre ventrale.— Leur longueur BV1 est corrélée positivement à celle des crochets ventraux HV1 (0,50) et des crochets dorsaux HD1 (0,56). Compte tenu des corrélations précitées, BV1 est modérément corrélée à HV3 (0,39), à HD3 (0,46) et HDG (0,37). La corrélation entre BV1 et la longueur entre les expansions latérales de la barre ventrale BV2 est du même ordre de grandeur (0,35).

L'appareil génital

Les différentes longueurs du pénis P1, P2 et P3 présentent entre elles des corrélations faiblement positives (0,20 pour P1/P3 ; 0,21 pour P1/P2 ; 0,26 pour P2/P3). Les corrélations entre ces trois variables et les longueurs totales des crochets dorsaux HD1 (< 0,30), ventraux HV1 (< 0,23), et des barres ventrales BV1 (< 0,28) sont faibles. La longueur de la partie sclérifiée du vagin VG présente une corrélation faiblement positive (< 0,20) avec les longueurs P1, P2 et P3 du pénis. La longueur de la partie sclérifiée du vagin VG a une corrélation presque nulle (< 0,13) avec toute les pièces du haptère exceptée avec les deux longueurs BV1 (0,29) et BV2 (0,20) de la barre ventrale.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

AMPLITUDE DE LA VARIABILITÉ MORPHO-ANATOMIQUE

Le haptère

La population étudiée de *L. imitans* présente une variabilité morpho-anatomique assez importante, dans tous les cas supérieure à ce que suggère la description de cette espèce et celle des autres *Ligophorus* (EUZET & SURIANO, 1977 ; EUZET & SANFILIPPO, 1983). Pour les mêmes variables mesurées sur les pièces haptorales, un échantillon d'une taille vingt fois supérieure (respectivement 449 dans cette étude et 20 individus in EUZET & SURIANO, 1977) augmente d'un facteur supérieur à 3 l'intervalle entre valeurs minimales et maximales. Dans les deux études, les crochets dorsaux sont plus petits que les crochets ventraux, mais leur variabilité est comparable.

Les écarts entre valeurs minimales et maximales des différentes variables mesurées sur *L. imitans* sont également deux à trois fois supérieurs à ceux observés par JANOVY *et al.* (1989), puis FERDIG *et al.* (1991, 1993) chez différentes espèces de *Salsuginus* (Ancyrocephalidae), toutes parasites du genre *Fundulus* (Cyprinodontoidei). Une nouvelle fois, le nombre d'individus-parasites considérés dans chaque étude ne semble pas étranger aux variations enregistrées.

Des études menées sur des *Dactylogyrus* (Dactylogyridea) par GUSSEV (1967), puis BELOVA (1988) donnent des résultats concernant la variabilité voisins de ceux présentés ici. Certaines dimensions telles que les longueurs de lames, de manches, de gardes ou les longueurs totales sont assez variables. La forme des crochets de ces Monogènes est voisine de celle des crochets des *Ligophorus*. Chez *Diplectanum aequans* et *D. laubieri* (Dactylogyridea, Diplectanidae), SILAN & MAILLARD (1989) décrivent une variabilité importante de la longueur totale des crochets ventraux et dorsaux. Cette variabilité intraspécifique est du même ordre de grandeur que celle notée chez *Ligophorus*.

La variabilité morphométrique des pièces sclérifiées du haptère des *Gyrodactylus* (Gyrodactylidae) a aussi fait l'objet de quelques études (ERGENS, 1965, 1974, 1981, 1992 ; OGAWA, 1985 ; MO, 1991a, b et c). Chacun de ces auteurs a décrit un spectre de variations souvent dépendant du nombre de parasites mesurés. La variabilité décrite reste néanmoins inférieure à celle que nous observons.

L'appareil génital

Quelles que soient les pièces génitales considérées, aucune sous-population ne se démarque. Pénis et vagins montrent une assez grande variabilité, mais au sein d'un continuum. Une variabilité importante de la taille du pénis et du même ordre de grandeur que celle que nous observons a été décrite chez deux espèces de *Dactylogyrus* par GUSSEV (1967) et BELOVA (1988). Chez *Diplectanum*, SILAN & MAILLARD (1989) décrivent également une forte variabilité de la taille du pénis, celle-ci variant du simple au double.

NATURE DES CORRÉLATIONS

Le haptère

Plusieurs des variables biométriques du haptère (HV1, HV3, HD1, HD3, HDG, BV1) sont corrélées positivement. Les longueurs totales des crochets ventraux (HV1), dorsaux (HD1) et de la barre ventrale (BV1) ont les plus fortes corrélations positives. Les croissances respectives et simultanées de ces trois variables sont donc fonctionnellement dépendantes. Cet élément est important si l'on s'interroge sur le fonctionnement du haptère : il semble que l'importance relative de ces trois pièces lors de la fixation reste la même que le haptère soit grand ou petit.

En revanche, toutes les variables biométriques d'un même crochet ne sont pas systématiquement corrélées ; il n'existe donc pas de relation allométrique simple. Que ce soit pour les crochets ventraux ou dorsaux, leur longueur totale (HV1 ou HD1) est quasi indépendante de la profondeur de la lame (HV2 ou HD2). Sur le plan fonctionnel, ceci signifie que la longueur totale des crochets peut augmenter sans que la courbure de la lame, et donc sa capacité à s'implanter profondément dans le tissu branchial, n'augmente en conséquence. Pour les deux types de crochets, longueur de lame et profondeur sont faiblement dépendantes (corrélations faiblement positives mais non nulles).

Ces différents éléments sont importants pour expliquer le mode de fonctionnement des crochets, et ses conséquences possibles sur la répartition branchiale de ces espèces (SILAN *et al.*, 1987).

Aux variations de taille près, les crochets de cette espèce conservent une forme constante. Le même phénomène a été observé chez l'Ancyrocephalidae *Salsuginus yutanensis* (FERDIG *et al.*, 1993), et chez certains *Dactylogyrus* (GUSSEV, 1967 ; BELOVA, 1988). Ceci n'est pas le cas chez tous les Monogènes et en particulier chez les *Gyrodactylus* (ERGENS, 1965, 1975, 1981, 1992 ; MO 1991a, b et c).

L'appareil génital

Les corrélations entre couples de variables décrivant l'appareil génital sont faiblement positives ou nulles. Le résultat le plus intéressant est la quasi-indépendance de taille entre organe mâle (pénis et pièces accessoires) et femelle (vagin) chez un même individu. Ce point peut être important si l'on s'intéresse à la nature de la reproduction. En effet, ces organismes présentent un hermaphrodisme protandrique, et le principe d'une fécondation croisée obligatoire n'a été démontrée que pour certains Diplectanidae. (SILAN *et al.*, 1983).

Si la taille du pénis varie chez cette espèce de *Ligophorus*, leur forme, élément essentiel pour leur détermination spécifique, reste constante.

RELATIONS ENTRE L'APPAREIL GÉNITAL ET L'OPISTHOHAPTEUR

Les corrélations entre les différentes pièces sclérifiées de l'appareil génital et celles du haptéur sont faiblement positives ou nulles. Ces deux groupes de variables sont quasi-indépendants. Ceci traduit le fait suivant : les parasites ayant de petites pièces haptorales, comme ceux en ayant de grandes, présentent un appareil génital pouvant atteindre toutes les tailles rencontrées dans la population. Le faible gradient de taille qui peut être noté pour le vagin n'est donc pas associé à celui, plus net, du système de fixation. Cette indépendance illustre l'absence de morpho-

type grand ou petit pour l'ensemble des variables considérées ici. Il est alors intéressant de s'interroger sur le déterminisme des gradients existants, ou les raisons possibles de l'absence de gradient pour d'autres variables.

En conclusion, nous pouvons dire que la détermination des espèces de *Ligophorus* sur la base de la forme et de la taille de leur haptéur et de leur appareil génital n'est pas à remettre en cause. Les différentes parties de ces organismes ne répondent cependant pas à une croissance allométrique simple et généralisée. Ces faits devront être un peu plus souvent pris en compte lors de diagnostics portant sur des Monogènes.

Au-delà des problèmes strictement taxinomiques, la plasticité morphologique identifiée ici montre à quel point toute approche fonctionnelle de la structure de ces peuplements de Monogènes, et par conséquent de leur biodiversité, ne peut pas être envisagée indépendamment d'une approche "populationnelle". Dans le cadre plus général de la biologie des populations fragmentées, un des problèmes central posé par cette étude est d'identifier l'éventuelle composante écologique du déterminisme de cette variabilité phénotypique.

REMERCIEMENTS

Nous remercions messieurs BENEZET, LOPEZ, CRIVELLI et le personnel technique de la Station Biologique de la Tour du Valat pour leur aide lors des pêches.

BIBLIOGRAPHIE

- ANONYME, 1992.— *Optilab version 2.1, Logiciel de traitement et d'analyse d'images sur le Macintosh™ d'Apple computer*. Graftek France ed., 162 p.
- BELOVA, S.V., 1988.— Variability of chitinous structures of *Dactylogyrus hypophthalmichthys* (Monogenoidea) in relation to host size and season. In : SKARLATO, O.A. (ed), *Investigations of monogeneans in the USSR*. Balkema, Rotterdam : 38-43.
- ERGENS, R., 1965a.— Die Morphogenese der chitinoïden Teile des Haptors bei *Gyrodactylus decorus* Malmberg, 1956 (Monogenoidea) und ihre morphologisch-metrische Variabilität. *Z. ParasitKde*, 25 : 359-370.
- ERGENS, R., 1965b.— Die Morphogenese der chitinoïden Teile des Haptors bei *Gyrodactylus tincae* (Malmberg, 1956) Malmberg, 1964 (Monogenoidea) und ihre morphologisch-metrische Variabilität. *Z. ParasitKde*, 26 : 173-184.
- ERGENS, R., 1974.— *Gyrodactylus medius* Kathariner, 1894 (Monogenoidea : Gyrodactylidae), its variability, occurrence and distribution. *Parasit.*, 8 : 103-108.
- ERGENS, R., 1975.— Contribution to the knowledge of the species *Gyrodactylus aphyae* Malmberg, 1957 and *G. pannonicus* Molnar, 1968 (Monogenoidea : Gyrodactylidae). *Vest. Cesk. Spol. Zool.*, 39 : 1-8.
- ERGENS, R., 1976.— Variability of hard parts of opisthaptor of two species of *Gyrodactylus* Nordmann, 1832 (Monogenoidea) from *Phoxinus phoxinus*. *Folia parasit.*, 23 : 111-126.

- ERGENS, R., 1981.— Variability of hard parts of opisthaptor of two species of *Gyrodactylus truttae* Gläser, 1974 (Gyrodactylidae : Monogenea). *Folia parasit.*, 28 : 37-42.
- ERGENS, R., 1992.— *Gyrodactylus bohemicus* sp.n. (Monogenea : Gyrodactylidae) from *Onchorhynchus mykiss* (Walbaum) and *Salvelinus fontinalis* (Mitchill) (Clupeiformes : Salmonidae) in Czechoslovakia. *Folia parasit.*, 39 : 391-394.
- ERGENS, R. & GELNAR, M., 1985.— Experimental verification of the effect of temperature on the size of hard parts of *Gyrodactylus katharineri*, Malmberg, 1964 (Monogenea). *Folia parasit.*, 32 : 377-380.
- EUZET, L. & COMBES, C., 1980.— Les problèmes de l'espèce chez les animaux parasites. In : BOCQUET, C., GENERMONT, J. & LAMOTTE, M. (eds), *Les problèmes de l'espèce dans le règne animal*. Mémoire de la Société Zoologique de France, Paris, Tome III, n° 40 : 239-245.
- EUZET, L. & SANFILIPPO, D., 1983.— *Ligophorus parvicirrus* n.sp. (Monogenea, Ancyrocephalidae) parasite de *Liza ramada* (Risso, 1826) (Teleostei, Mugilidae). *Ann. Parasit. hum. comp.*, 58 : 325-335.
- EUZET, L. & SURIANO, D.M., 1977.— *Ligophorus* n.g. (Monogenea, Ancyrocephalidae) parasite des Mugilidae (Téléostéens) en Méditerranée. *Bull. Mus. Hist. Nat.*, 3^{me} série, 472, Zool., 329 : 799-821.
- FERDIG, M.T., McDOWELL, M. A. & JANOBY, J., 1991.— *Salsuginus yutanensis* n.sp. (Monogenea : Ancyrocephalidae) from *Fundulus sciadicus* in clear creek of eastern Nebraska. *J. Parasit.*, 77 : 58-61.
- FERDIG, M.T., McDOWELL, M. A., JANOBY, J. & CLOPTON, R.E., 1993.— Patterns of morphological variation of *Salsuginus yutanensis* (Monogenea : Ancyrocephalidae) over space and time. *J. Parasit.*, 79 : 744-750.
- GLASER, H.J., 1965.— Zur kenntis der gattung *Dactylogyrus* Diesing, 1850 (Monogeoidea). *Z. ParasitKde*, 25 : 459-484.
- GUSSEV, A.V., 1967.— The morphological criterion and characters of freshwater monogenetic Trematodes in modern taxonomy. *Parasitologica*, 1 : 55-66.
- JANOBY, J., RUHNKE, T.R. & WHEELER, T.A., 1989.— *Salsuginus thalkeni* n.sp. (Monogenea : Ancyrocephalidae) from *Fundulus zebrinus* in the south platte river of Nebraska. *J. Parasit.*, 75 : 344-347.
- KULEMINA, I.V., 1988.— Size variability of the adhesive elements in some species of *Gyrodactylus*. In : SKARLATO, O.A., (eds), *Investigations of monogeneans in the USSR*. Balkema, Rotterdam : 34-37.
- LEBRETON, J.D., ROUX, M., BANCO, G. & BACOU, A.M., 1990.— *BIOMECO (biométrie écologie) version 3.9 software of statistical Ecology for P.C.* Avenix, CNRS, 46 p.
- MALMBERG, G., 1987.— Increased infraspecific divergence in *Gyrodactylus salaris* resulting from genetic schift in fish farm population. *Abo information Proceedings of the 13th Symposium on the Scandinavian Society for parasitology*. Helsinki, Finland, June 12-14 1987, 19 : 33.
- MAYR, E., 1974.— *Populations, espèces et évolution*. Hermann, Paris : 496p.
- MAYR, E., 1991.— *Darwin et la pensée moderne de l'évolution*. Odile Jacob, Paris : 248 p.
- MO, T.A., 1991a.— Seasonal variations of opisthaptor hard parts of *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957 (Monogenea : Gyrodactylidae) on par of Atlantic salmon *Salmo salar* L. in the River Batnfjordselva, Norway. *Syst. Parasit.*, 19 : 231-240.
- MO, T.A., 1991b.— Seasonal variations of opisthaptor hard parts of *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957 (Monogenea : Gyrodactylidae) on rainbow trout *Onchorhynchus mykiss* (WALBAUM, 1972) in a fish farm, with comments on the spreading of the parasite in south-eastern Norway. *Syst. Parasit.*, 20 : 1-9.
- MO, T.A., 1991c.— Variations of opisthaptor hard parts of *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957 (Monogenea : Gyrodactylidae) on par of Atlantic salmon *Salmo salar* L. in laboratory experiments. *Syst. Parasit.*, 20 : 11-19.
- OGAWA, K., 1985.— A Monogenean Parasite *Gyrodactylus masu* sp.n. (Monogenea : Gyrodactylidae) of Salmonid Fish in Japan. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 52 : 947-950.
- REVERSAT, J., MAILLARD, C. & SILAN, P., 1991.— Polymorphisme phénotypique et enzymatique : intérêt et limites dans la description d'espèces d'*Helicotrema* (Trematoda : Opecoelidae), mésoparasites de téléostéens marins. *Syst. Parasit.*, 19 : 147-158.
- ROHDE, K., 1987.— Different populations of *Scomber australicus* in New Zealand and south-eastern Australia, demonstrated by a simple method using monogenean sclerites. *J. Fish Biol.*, 30 : 651-657.
- ROHDE, K. & WATSON, N., 1985.— Morphology, microhabitats and geographical variation of *Khunia* ssp. (Monogenea : Polyopisthocotylea). *Int. J. Parasit.*, 15 : 569-586.
- SILAN, P., EUZET, L. & MAILLARD, C., 1983.— La reproduction chez *Diplectanum aequans* (Monogenea, Monopisthocotylea). Nouvelles données sur l'anatomie du complexe génital et son fonctionnement. *Bull. Soc. fr. Parasit.*, 1 : 31-36.
- SILAN, P., EUZET, L., MAILLARD, C. & CABRAL, P., 1987.— Le biotope des ectoparasites branchiaux de Poissons : Facteurs de variations dans le modèle Bar-Monogènes. *Bull. Ecol.*, 18 : 383-391.
- SILAN, P. & MAILLARD, C., 1989.— Biologie comparée du développement et discrimination des Diplectanidae ectoparasites du Bar (Teleostei). *Ann. Sci. Nat., Zool., Paris*, 13^{me} série, 10 : 31-45.

ENGLISH ABRIDGED VERSION

The problems raised by the definition of parasite species and their speciation on the basis of phenotypic polymorphism have been underlined by EUZET & COMBES in 1980. In the case of the monogeneans, studies of phenotypic variability are rare and remain essentially descriptive (GLASER, 1965 ; ERGENS, 1965a and b ; GUSSEV, 1967 ; KULEMINA, 1988). Some authors have related this variability to environmental factors (ERGENS, 1974, 1975, 1976, 1981 ; ERGENS & GELNAR, 1985 ; OGAWA, 1985 ; MO, 1991a, b and c). The phenotypic variability observed amongst parasites poses a number of important questions. One of these controversial questions is the following : is the morphology of the opisthaptor more adaptative than that of the genitalia on a short time scale ? The lack of clear answer is notably due to the lack of studies at the population level.

Different congeneric species of the genus *Ligophorus* (Monogenea, Ancyrocephalidae) are ectoparasites of mullets (Pisces, Teleostei). These gill parasites have been described by EUZET & SURIANO (1977) and EUZET & SANFILIPPO (1983). They have a strict specificity (oioxenous). Nevertheless, several species of *Ligophorus* can coexist on the same host species. Their hosts migrate between the sea and lagoons and these parasite guilds are subject to fluctuating environmental constraints. The nature of the morphological plasticity of *Ligophorus imitans* has been analysed ; this study concerns an isolated population (Rhône delta, Camargue, France) of *Ligophorus imitans*, ectoparasite of *Liza ramada* (see FIG. 1).

A biometric analysis using image processing techniques has been developed. Fourteen biometric variables concerning the sclerotized parts of this platyhelminth have been selected. The variables concern the opisthaptor (blade depth, guard length and total length of ventral and dorsal anchors, length of the ventral bar and length between the protuberances) and the genitalia (accessory part, lateral expansion lengths and total length of the penis, total length of the vagina hard part) (see FIG. 2).

A gradient of phenotypic variability has been observed using a principal component analysis (P.C.A.) (see FIG. 3 and 4). F1 axis is mainly explained by some opisthaptor variables (blade length and total length of ventral and dorsal anchors, ventral bar total length) (see FIG 5). The graph of some variables in terms of their factorial coordinates on F1 shows a regular and continue decrease of their values (see FIG. 6). There is a gradual opposition between big anchored and small anchored parasites. The observed phenotypic variability is higher than that described by EUZET & SURIANO (1977) and EUZET & SANFILIPPO (1983) for the other *Ligophorus* species. The ventral and dorsal anchor variabilities are comparable. The ranges between the maximum and minimum values of these variables are always higher than those described for *Salsuginus* (Ancyrocephalidae) (JANOVIY *et al.*, 1989 ; FERDIG *et al.*, 1991, 1993) or for the *Gyrodactylus* (Gyrodactylidae) (ERGENS, 1965a and b, 1974, 1981, 1992 ; OGAWA, 1985 ; MO, 1991a, b and c). The described variability is similar to that observed for *Dactylogyrus* (Dactylogyridea) (GUSSEV, 1967 ; BELOVA, 1988) or for *Diplectanum* (Diplectanidae) (SILAN & MAILLARD, 1989). F2 axis is explained by the length of the vagina hard part (see FIG. 5). Parasites with small vaginas are opposed to parasites with long vaginas. Penis and vagina are quite variable for the size. This variability is similar to that described for

Dactylogyrus (GUSSEV, 1967 ; BELOVA, 1988) and for *Diplectanum* (SILAN & MAILLARD, 1989).

The study of the correlations between the different variables shows that they are all positive or close to zero (see tab. II). In the case of the attachment system, some lengths are positively correlated. The ventral and dorsal anchors lengths and the ventral bar length grow simultaneously. In a same anchor, all the variables are not systematically positively correlated. The total length of an anchor can increase without a concurrent increase in its depth. If the sizes vary, the shape of the different parts remain the same. In the case of the genital system, the correlations are weakly positive. There is no constant and linear relation between the size of the male (penis) and the female (vagina) genital system within a parasite.

The two groups of variables, opisthaptor and genitalia, are independant. The big or small anchored parasites present genitalia of different size. This independance shows the lack of large or small morphotypes for all the studied variables.

Finally, any description of the *Ligophorus* species using shapes and sizes of haptor and genital organs can be considered as correct. However, the different parts of these organisms cannot be described by simple and generalised allometric growths. The next diagnosis of Monogenean have to considered these elements. Moreover, the observed morphological plasticity shows how any functional approach of these monogenean communities, and thus their biodiversity, cannot be studied without a populational approach. In the context of space-structured populations, an important question raised by this phenotypic variability is the following : could an ecological component of its determinism be detected ? These aspects have been analysed in the next article of this issue.