



**HAL**  
open science

# Evolution des parasites : exemples parmi les Nématodes et les Crustacés

Fabienne Audebert

► **To cite this version:**

Fabienne Audebert. Evolution des parasites : exemples parmi les Nématodes et les Crustacés. Parasitologie. Sorbonne Université, 2021. <tel-04002166>

**HAL Id: tel-04002166**

**<https://hal.science/tel-04002166v1>**

Submitted on 23 Feb 2023

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.

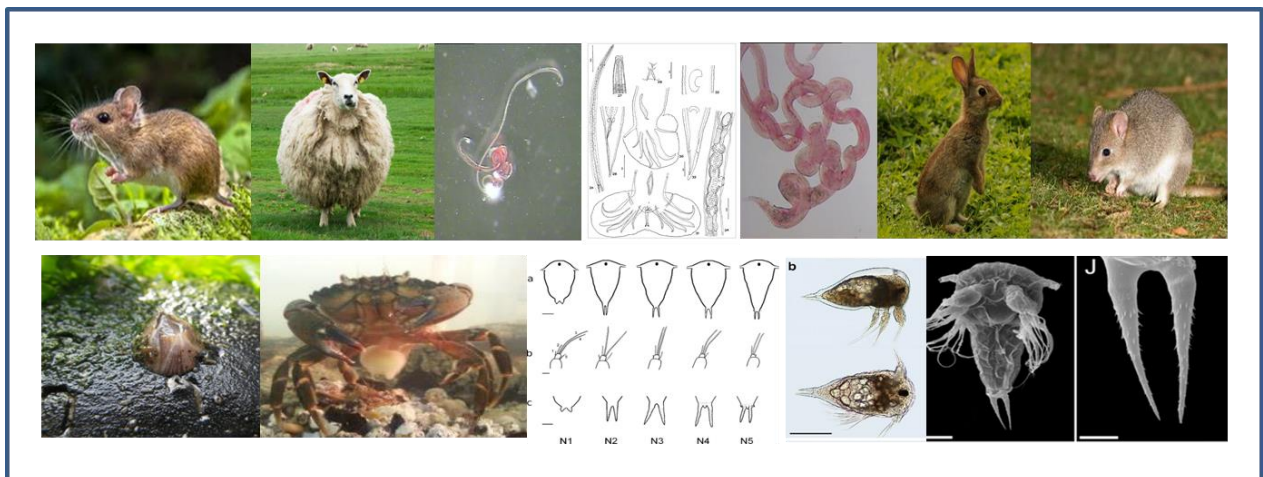
L'archive ouverte pluridisciplinaire HAL, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Distributed under a Creative Commons CC BY 4.0 - Attribution - International License

Habilitation à Diriger des Recherches  
Spécialité : Parasitologie - Biologie des Organismes  
Sorbonne Université

Evolution des parasites :  
Exemples parmi les Nématodes et les Crustacés.



Fabienne Audebert

Composition du Jury

Sarah Bonnet, DR INRAE, département Santé Animale, École vétérinaire de Maisons-Alfort

Rapporteure

Céline Digiani, Chercheuse au Conicet, Universidad National de la Plata, Argentina

Rapporteure

Julien Gasparini, PR SU, UMR IEES, Sorbonne Université, Paris

Président

Benjamin Gourbal, MCU- HDR, UMR IHPE, Université de Perpignan

Rapporteur

Philippe Keith, PR MNHN, UMR BOREA, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris

Examineur

21 mai 2021

---

# Sommaire

<b>Remerciements</b>	<b>3</b>
<b>Parcours personnel</b>	<b>6</b>
1. Synthèse de carrière	6
1.1. Déroulement de carrière	6
1.2. Formation universitaire et formation continue	7
2. Activités pédagogiques	7
2.1. Présentation de l'activité d'enseignement	7
2.2. Temps de service dans les différentes UE	9
2.3. Responsabilités pédagogiques : direction et animation de formations, montage de formation	11
2.4. Diffusion	13
3. Responsabilités collectives	14
3.1. Responsabilités administratives universitaires	14
3.2. Responsabilités locales ou nationales	15
3.3. Formation par la recherche -Encadrement de stage	16
3.4. Financements	18
4. Activités Scientifiques	19
4.1. Diffusion et rayonnement	19
4.2. Responsabilités scientifiques universitaires	20
<b>Activité de recherche (2001-2020)</b>	<b>22</b>
1. Avant propos	22
2. Introduction	23
<b>Chapitre 1 : Les cycles biologiques : morphogénèse et chronologie</b>	<b>24</b>
1. Les Nématodes Trichostrongylina	24
1.1. Les nématodes Trichostrongyloidea	26
1.2. Les nématodes Molineoidea	35
1.3. Les nématodes Heligmosomoidea	41
1.4. Synthèse du travail sur les cycles des nématodes Trichostrongylina et le rôle relais des lagomorphes	45
2. Les Cirripèdes Rhizocephala	52
2.1. Chez les Cirripèdes Thoracica, les balanes	53
2.2. Chez les Cirripèdes Rhizocephala, les sacculines	54
<b>Chapitre 2 : Etude de systématique morphologique et moléculaire, phylogénie des parasites</b>	<b>66</b>
1. Systématique et phylogénie des nématodes Trichostrongylina	66
1.1. Cas des parasites de lagomorphes, ruminants et rongeurs	66
1.2. Cas des Heligmosomoidea (Trichostrongylina), parasite de marsupiaux	77
2. Phylogénie des Rhizocéphales	81
3. L'identification des parasites et la création de bases de connaissances	84
3.1 Base de connaissances sur les Trichostrongylina	84
3.2. Base de connaissances sur les <i>Sacculina</i>	86
<b>Perspectives de recherche</b>	<b>88</b>
1. Le projet « Cirripèdes	88
1.1. Comprendre les mécanismes de reconnaissance de l'hôte ou du substrat	89
1.2. Communication chimique hôte/parasite ( <i>Carcinus maenas</i> / <i>Sacculina carcini</i> ) :	

impact du parasitisme sur la régulation neuroendocrine	91
1.3. Identification des Cirripèdes Rhizocéphales parasites et étude phylogénétique avec le support de la collection patrimoniale du MNHN	94
2. <a href="#">Le projet d'étude des parasites de Vertébrés aquatiques</a>	96
2.1. Le modèle Monogène/ Gobiidae	96
2.2. Le modèle « Poisson »/ Myxosporea	97
<b>Références bibliographiques</b>	<b>99</b>
<b>Liste des publications</b>	<b>112</b>

---

## Remerciements

Si cette HDR est ENFIN rédigée, je pense qu'il est important que je remercie les deux personnes qui m'ont poussée le plus à cette rédaction et qui m'ont encouragée : Sylvie Dufour pour nos discussions dans la bibliothèque de son laboratoire d'où je rentrais toujours boostée et où je me disais « ça y est, tu vas l'écrire cette HDR, ça va être fun ! » Elle avait raison j'ai pris du plaisir à survoler ma carrière sur 20 ans. Je souhaite aussi la remercier pour son écoute et pour nous avoir acceptés Nicolas et moi à BOREA dès 2012. Philippe Keith pour nous avoir accueillis dans son équipe en 2014, ses encouragements de chef d'équipe, ses conseils pour la rédaction, son côté zen et grand sage (mais oui !), les discussions dans son bureau ou dans le RER C, et surtout aussi pour avoir pris le temps de lire ce manuscrit et de m'avoir fait ses commentaires et accepté de faire partie de ce jury d'HDR.

Je remercie tout particulièrement Sarah Bonnet, Céline Digiani et Benjamin Gourbal, d'avoir accepté de rapporter cette HDR, de leurs commentaires et corrections et pour leur amitié indéfectible depuis tant d'années. Je tiens à remercier Julien Gasparini d'avoir accepté aussi de faire partie de ce jury, même si je persiste à dire que je ne suis pas une écologue (même si je vais à la « chasse » aux pigeons et gammares avec lui).

Durant ces 20 ans après thèse, je suis passée d'un laboratoire à un autre, je remercie donc toutes ces personnes qui m'ont accueillie au cours de cette carrière riche en rencontres. Ma première pensée va à Marie-Claude Durette-Desset qui a accompagné mes premiers pas dans la recherche et qui m'a appris la rigueur, et avec qui nous continuons à partager des moments de complicité. Je pense ici à Jimmy Cassone qui a été présent chaque matin pour les autopsies de lapins et qui est devenu un ami. Puis il y a eu Claude Gabrion chez qui j'ai été accueillie comme une « fille » en ATER et qui m'a soutenue tout au long de ce chemin, en insistant beaucoup pour que je passe cette HDR. Régine Vignes-Lebbe qui m'a fait entrer dans le club très prisé des maîtres de conférences en février 2004 au LIS puis au CR2P et avec qui j'ai partagé 10 ans de recherche avec notre petit compagnon « Xper ». Enfin depuis 2014, Sylvie Dufour, que j'ai citée plus haut et Tarik Meziane successivement directrice et directeur de BOREA.

J'ai eu la chance également de partager avec de nombreux collègues la vie de labo et souvent dans une bonne humeur communicative autour de pauses café (enfin qui me connaît sait que moi je suis plutôt thé) et autres festivités en tous genres. J'ai partagé mon espace de bureau avec deux personnes qui comptent beaucoup pour moi, parce qu'ils me supportent depuis de nombreuses années : à savoir les bavardages, les commentaires, les blagues, ma vie au quotidien, bref ils m'ont supportée dans les deux sens du terme : le premier a été Gilles Petit qui m'a accompagnée du DEA de 1994 à sa retraite (j'entends certains qui diront, bien méritée, après tout ce temps passé avec Fabienne) et Nicolas Rabet de 2014 à aujourd'hui (rassurez vous, lui aussi survit). Merci à vous deux de votre amitié au quotidien et de votre soutien dans les joies et dans les peines. Avec Nicolas, il y a aussi une histoire scientifique, car lui et moi avons changé de thématique en même temps pour nous intéresser aux Cirripèdes-Rhizocéphales et nous formons un binôme depuis 8 ans déjà. Et enfin je n'oublie pas mes deux labos où j'ai fait mes armes de maître de conférences avec Jean Broutin, Denise Pons (ma copine de piscine et mon adepte WW), Régine Vignes (une nouvelle fois), Jean Yves Dubuisson (mon vieux copain), Anais Boura, Sabine Hennequin, Timothée Le Pechon (Timmy) et Nathanael Cao (Natounet), Visotheary Rivière et toutes les équipes Xper et GBIF qui se sont succédées. Pour finir la belle équipe Biopac que nous formons dans BOREA, par ordre de bureau : Charlotte Chazeau, Alexis Martin, Jules Selle, Félix Masiot-Granier, Clara Perron, Sophie Berland, Zora Gabsi, Patrice Pruvost, Celine Bonillo (ma copine des jeunes

années ATER et ma super ingénieure de BM de BOREA), Romain Causse, Vincent Haÿ, Corinne Guchereau (notre Coco nationale), Céline Ellien (ma voisine de bureau piplette comme moi), Philippe Keith (déjà cité), Clara Lord (j’y reviendrai plus tard), Valérie Gaudant, Marion Menesson, Gaël Denys, Mélyne Hautecoeur, Fred Busson, Guy Duhamel, Johanna Faure, Jonathan Pfliger et notre monument national François Meunier, Josy Labourdière (ma copine de Guadeloupe) et Boris Leroy à l’étage du dessus. Enfin notre co-responsable dinardien, Eric Feunteun.

Etre maître de conférences, c’est faire deux métiers et mon enseignement au cours de ces années a pris une grande part dans ma vie professionnelle, en particulier parce que je prends plaisir à partager avec les étudiants de la science mais pas que. Je partage ces moments avec beaucoup de collègues qui sont au fil de ces années, devenus des amis ; Catherine Bajon a été la toute première à me faire confiance pour « diversité du vivant », puis Thanh Thuy Nguyen Tu (ma TT, copine d’OIP, de planning, de piscine, de tout en fait, qui m’accompagne depuis mon arrivée au labo en 2004) et Najat Takvorian (ma binôme BV du 102, fidèle en amitié) qui lui ont succédé. Merci aussi à toutes nos « recrues » de cette belle époque de l’arbre du vivant : Santiago Aragon, Elodie Boucheron, Sylvie Collin, Jean Yves Dubuisson, Loïc Elard, Cyril Gallut, Julien Gasparini, Gladys Loranger (la première qui a partagé mes premières heures en tant qu’ATER et avec qui j’ai monté bons nombres d’enseignements), Sophie Louvet (toujours de bons conseils), Mathieu Molet (devenu mon super binôme UFR et surtout un ami sur qui compter et avec qui il est agréable de travailler au quotidien et de rire), Céline Ollivaux (ma cêlinette qui rapporte des artichauts et de la saucisse de Molène), Claire Tirard, Juliette Ravaux (j’y reviens plus tard), Florence Rousseau, David Siaussat (mon chouchou), Magali Zbinden (ma Mag Z qui ne fume pas comme dirait Théo) et toutes celles et ceux qui ont fait leur TD-TP chez nous. Je pense aussi à notre ami d’unicité du vivant, Dominique Boucher avec qui nous avons partagé de nombreuses années de planning. Rajoutons à cette bande, l’équipe de la BA : Stéphanie Bordenave, Jorge Cubo, Sidney Delgado (mon fidèle compagnon de cantine), Sébastien Dupérron, Jean Yves Toullec (le copain breton chef des margaritas !), Karen Pottin, Sophie Besse, Alexandra Quilhac, Mathieu Dacher, Thomas Chertemps, Nicolas Montagné et j’en oublie sûrement. Il y a eu également dans ces 20 ans de carrière des EC qui sont sortis de l’université pour couler des jours heureux, que j’appelle tendrement mes « retraités », je pense à Marie-Louise Célérier, mon Pescarolo à barbe blanche (Robert Bajon), Jacques Castanet et René Lafond qui avec Claude Gabrion ont, tous les trois, cru en moi et m’ont soutenue pour devenir maître de conférences à l’université Pierre et Marie Curie, Michelle Hubert (mon informatrice sacculine), Annick Mourlan, Roland Stokmann, Madeleine Mesnier et Nicole Lautier. Enfin je remercie Eric Bonnard de m’avoir poussée aux fesses afin de rédiger cette HDR, merci pour ta gentillesse et ta disponibilité.

Puis il y a eu Interactions durables à Banyuls avec ces amitiés partagées de longue date : Fabienne Misguish (la copine de DEA) nos fous rires et nos pièges à rongeurs, nos pêches à la grenouille, les chasses aux pigeons et aux gammars et Yves Desdevises (devenu depuis peu le grand chef), ses blagues assez fines (il faut bien l’avouer) et ses parasites de poissons qui puent.

Je souhaite aussi remercier ici tous les enseignants d’OIP qui croient en ce qu’ils font et qui m’accompagnent chaque année en master ou en licence avec une spéciale dédicace à mes binômes de choc : Stéphane Debernard, Christian Kerbiriou (Notre cricri), Clara Lord (la petite nouvelle plus si nouvelle d’ailleurs qui partage aussi ma vie de labo et ma vie de maman qui fait des activités avec les écoles primaires), Sylvie Collin (avec qui j’ai passé de supers années OIP NQS et qui a gentiment relu mes perspectives), re Thanh Thuy (on ne la présente plus), Juliette Ravaux (ma douce Juliette, qui me canalise en binôme de BA et OIP).

Les enseignements ne se feraient pas sans les personnes qui nous accompagnent au quotidien dans nos tâches pour le bon fonctionnement de ces grosses machines qu’on appelle les UE. Je pense particulièrement à Odette Combrisson (ma dédette, devenue au fil du temps mon amie et confidente),

Nadia Foka (personnage de la maîtrise BOP puis du master, incontournable et dévouée), Sandrine Barroux, Lynda Mokrani, Severine Lacombe, Michelle Hannir, Ewa Watroba, Gil Hortaux (mon gilou, éleveur de mes blattes de TP), Dominique Vaz (la force tranquille et efficace qui nous fait un planteur trop bon), ma Bibi (à la retraite mais toujours aux petits soins avec moi), Martine Dutailly, Ghislaine Lebreton, Françoise Prudhomme, Martine Staudenman et bien d'autres encore.

Mon UFR 918 : TEB et les personnes avec qui je partage le quotidien de la fac depuis 8 ans maintenant. Loïc Segalen qui m'a poussée à devenir sa directrice adjointe et qui a su me faire confiance et avec qui c'est un plaisir de bosser dans la bonne humeur. Tania Leulmi pour nos instants complices et son amitié, mais aussi Visotheary Rivière, complice des bureaux de l'UFR. Isabelle Bauwe toujours là pour solutionner les problèmes de salles, Olivier Kachnic, Anabela Guilliere, Laura Boutrin, Cécile Cadoux, Anthony Fradier (notre IT préféré, lapin bleu, scoot toujours) et Pierre Thery (le bricoleur de vivarium entre autre), des éléments indispensables au bon fonctionnement du système UFR et qui ont un vrai sens du service et pour leur accueil toujours chaleureux.

Ce travail de recherche n'aurait pas été possible sans l'aide de notre doctorant Fabien Trédez que j'ai co-encadré avec Nicolas Rabet. Fabien qui a fait connaissance du groupe des cirripèdes, a œuvré pour la réalisation des cycles de vie exigeants et a dû parfois faire avec mon côté « rigoureux ». Je remercie également les trois post docs qui ont travaillé pour et avec moi : Laure Bellec, Lee Ann Galindo, Patrick Mathews. Puis il y a eu deux étudiants de master 2, Baptiste Carton (sur le synchronisme cellulaire, qui a su allier travail et bonne humeur), Julien Massoni (sur les parasites de kangourou, mais pas que, car il est arrivé en L2 dans mon laboratoire et il est resté jusqu'à son M2 ; notre collaboration a été fructueuse avec trois publications à notre actif). Enfin 20 étudiants de master ou de licence se sont succédés suivant les projets de recherche : Florian Pellen, Yasmine Bellagha, Virginie Bocquet, Cédric Séguin, Aude Berleur, Aurélie Schindler, Marine Thibault, Fanny Poirrier, Aurélie Ruiz, Sandrine Terцерie, David Gérard, Lise Masselet, Valentin Djian, Sabrina Cordero, Emilie Aubin, Cassandre Aimon, Guillaume Volland, Guillaume Loentgen, Cathleen Petit, Nassima Assoul. Je les remercie toutes et tous pour leur travail rigoureux toujours fait dans la bonne humeur, avec un peu de chocolat et de thé ou café.

J'ai sûrement oublié des personnes et j'espère que celles-ci ne m'en tiendront pas rigueur, il est parfois difficile de faire une liste exhaustive des rencontres sur deux décennies.

Il y a d'autres personnes que j'ai rencontrées dans ma vie et qui comptent beaucoup pour moi je citerai Magali Péguet (ma Mag), qui est un pilier dans tous les moments de ma vie, une amie sincère, Virginie Michel ma pote de manipe rat pour l'éternité et Frédérique Parisot (Freddy) qui reste une amie fidèle depuis 37 d'années. Pierre Combrisson toujours là quand j'ai besoin et sur qui je peux compter.

Enfin j'aurais une pensée émue pour deux amis disparus trop tôt Stéphane Peigné et René D'Allesio.

Je dédis cette HDR à toute ma famille Carole, Thierry, Bertrand, Manon, Pierre, Nicolas, Thomas, Ambre, Eliza et Hannah.

Et surtout à mes deux canards ; le grand (Kurt) et le petit (Théo) qui partagent ma vie.

---

# Parcours personnel

## Fabienne AUDEBERT

✉ : 20 rue de la Montagne pavée  
91600 Savigny sur Orge  
☎ : 06.76.84.34.35

30 décembre 1967

### Situation actuelle :

Maitre de Conférences, Sorbonne Université, Co-responsable de l'Equipe BIODiversité, Plasticité, Adaptation et Conservation (BIOPAC), UMR BOREA, Directeur Pr Tarik Méziane.

Directrice adjointe UFR 918 Terre Environnement Biodiversité, Directeur Pr Loïc Segalen

✉ : 43 rue Cuvier, MNHN, UMR BOREA, 2<sup>ème</sup> étage, 75005 Paris

☎ : 01 40 79 31 60

✉ : [fabienne.audebert@sorbonne-universite.fr](mailto:fabienne.audebert@sorbonne-universite.fr)

## 1. Synthèse de carrière

### 1.1. Déroulement de carrière

- 2004-21** **Maitre de Conférences**, Université Pierre et Marie Curie (UPMC) puis Sorbonne Université (SU) (01/2018) dans trois laboratoires et sur différentes thématiques :
- 2014-19 UMR Biologie des Organismes et Ecosystèmes Aquatiques (BOREA 7208). MNHN-SU. Equipe Pr P. Keith
  - 2007-13 UMR Centre de Recherche sur la Paléo-biodiversité et les Paléo-environnements (CR2P 7207), MNHN-UPMC. Equipe Pr JY Dubuisson
  - 2004-07 Laboratoire Informatique et Systématique (LiS), Université Pierre et Marie Curie. Equipe Pr R. Vignes-Lebbe
- 2003-09** **Associate researcher**, Californian Academy of Science, San Francisco, Dpt Invertebrate Zoology and Geology. Dr G. Williams (3 mois d'été/an pendant 7 ans)
- 2001-03** **Attachée Temporaire à l'Enseignement et Recherche**, Université Pierre et Marie Curie, Laboratoire Parasitologie Evolutive. Equipe Pr C. Gabrion
- 2001** **Professeure remplaçante de Biologie** en classe de Terminale SMS et BTS ESF, Lycée de Jehan de Beauce, Chartres. (19h/ semaine durant le second trimestre)
- 1999-2000** **Vacataire au service financier**, Grande galerie de l'Evolution, MNHN, 5 mois
- 1995-99** **Vacataire collection** d'Helminthologie du MNHN Laboratoire de Biologie Parasitaire.

## 1.2. Formation universitaire et formation continue

- 2020 Formation pour **lutter contre les violences sexistes et sexuelles** –Sorbonne Université- dans le cadre de la mission référente égalité Homme-Femme
- 2019 Formation « **rédaction de rapport d'aptitude** » pour les agents du public
- 2013 Formation « **accompagner et encadrer un doctorant** » Institut de formation doctorale et société ASCEO, la gestion d'un projet de thèse, le quotidien de l'encadrant, objectifs et planification, ajuster l'information, risque et projets de thèse.
- 2004 à 12 Formations **APEC** (1 atelier par an – formation et remise à niveau)  
Enseigner l'insertion professionnelle à l'université ; le marché de l'emploi, l'entretien, les outils (CV et lettre), le stage première expérience professionnelle.
- 2003 Formation continue en **Biotechnologie** « Bio-informatique », Université Paris VII
- 2002 **DU de Formation spéciale à l'Expérimentation animale**, Université Paris V, Niveau 1 Protection légale et réglementaire des animaux d'expérience, l'animal de laboratoire : Organisation générale des expérimentations, Anatomie, Physiologie, éléments de zootechnie. Manipulations rat, souris et lapin.
- 1999 **Doctorat** de Sciences de la vie, Université de Paris Est Créteil (UPEC). Les Lagomorphes, hôtes « relais » dans l'évolution des Nématodes Trichostrongylina. Directrice : M-C. DURETTE-DESSET, DR CNRS, MNHN. Mention très honorable et félicitations du Jury.
- 1995 **DEA** "Interactions hôtes-parasites", Université de Paris Est Créteil (UPEC)
- 1994 **Maîtrise** Biologie des Organismes et des Populations, UPMC
- 1993 **Licence** Biologie des Organismes et des Populations, UPMC
- 1992 **DEUG B** Sciences de la Nature et de la Vie, UPMC

## 2. Activités pédagogiques

### 2.1. Présentation de l'activité d'enseignement

Depuis mon recrutement en 2004, j'ai enseigné de la licence 1 (cycle d'intégration) au master et dans différentes disciplines (Fig.1). J'ai suivi les étudiants au fil de leur cursus et j'ai interagi avec eux pour leur suivi en L1, leur orientation et leur insertion professionnelle jusqu'à la fin de leur cursus de master.

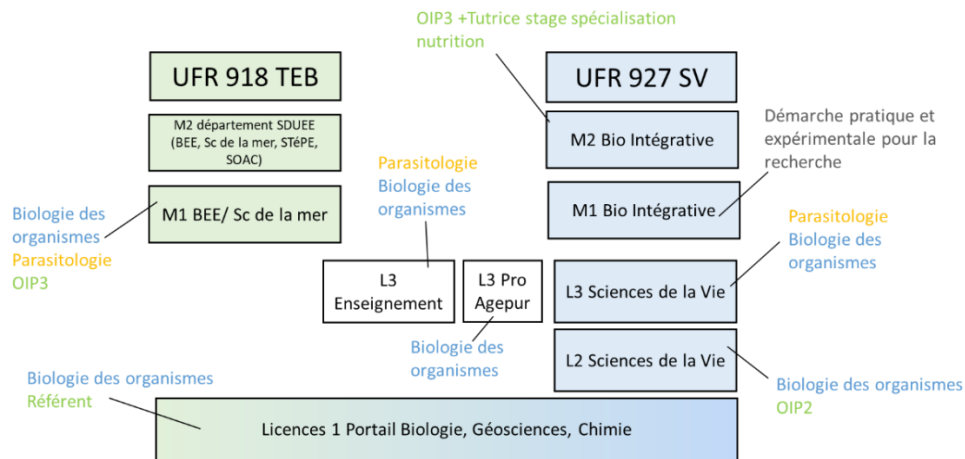


Figure 1 : répartition de mes enseignements à l'UPMC puis à SU de 2004 à aujourd'hui.

### 2.1.1. Biologie des Organismes

J'enseigne la **Biologie des Organismes en L2** (UE 'Organisation fonctionnelle des animaux' : 90h eq. TD par an) **en L3** (UE 'Biologie comparée et évolution des animaux' : 16h eq. TD par an). Dans le cadre de ces deux UE de tronc commun de la licence SV, je suis responsable de la séance de TP plan d'organisation d'un vertébré terrestre (en L2). Ce TP, toujours très apprécié des étudiants, leur permet d'observer le plan d'organisation de la souris. Je suis également responsable du TP nématodes plathelminthes (en L3). Ce dernier TP combine taxonomie, biologie des organismes, écologie et évolution. Les étudiants doivent comparer les organismes libres et parasites et faire une synthèse sur ces différents modes de vie en observant les différents groupes d'animaux. Enfin, jusqu'en 2010, j'ai participé à l'enseignement **de L1** (UE 'Diversité du vivant' : 30h eq. TD par an). Cette UE présentait l'intérêt d'interagir sur différentes disciplines de biologie : biologie animale, végétale, l'écologie et l'évolution. J'ai été **co-responsable de cette UE du tronc commun** du cycle d'intégration de 2004 à 2009. Je gérais 850 étudiants et 50 enseignants. Dans cette UE, en plus de mes enseignements aux étudiants inscrits en formation initiale, je me suis occupée pendant 4 ans des sections travailleurs (cours du soir). J'ai également participé durant 3 ans aux enseignements de la licence pro AGEPUR sur le faune du sol.

### 2.1.2. Parasitologie

Je suis force de proposition en **parasitologie**. J'ai construit au fil des années, différents enseignements dont je suis responsable et que j'ai monté entièrement, la parasitologie étant ma discipline de formation. J'enseigne donc en **L2** (UE 'les organismes modèles' 4.5h eq. TD) où les étudiants découvrent l'impact des parasites en recherche, agronomie et santé. En **L3** (UE 'les Ecdysozoaires' : 9h eq. TD par an) où j'ai développé un TP et un cours sur le modèle nématodes/tiques, (UE 'quelques grands domaines de recherche' : 4,5 eq. TD) où j'aborde la notion des vecteurs de maladie, (UE 'interactions durables évolution écologie' : 17h eq. TD) où nous faisons découvrir aux étudiants les différentes relations existantes entre les organismes. Je suis co-responsable de cette UE. Enfin j'ai monté et enseigné en **master 1** Systématique, Evolution et paléontologie, dans l'UE 'interactions durables en milieu marin et terrestre' : (48h eq. TD) jusqu'en 2015. Cette UE permettait d'aborder l'omniprésence des parasites dans le milieu marin et terrestre à la station de Banyuls sur mer. J'ai été co-responsable de cette UE qui était co-habilité avec l'UVSQ. Je continue à enseigner cette UE aux étudiants de M1 de l'Université de Versailles St Quentin, avec une collègue parasitologiste.

### 2.1.3. Orientation et Insertion professionnelle (OIP)

Dès mon arrivée à l'université en tant qu'ATER, je me suis investie dans l'enseignement de l'OIP, tout d'abord sur la base du volontariat puis lorsqu'il a fait partie du programme de formation initiale en 2012. J'enseigne **les UEs d'orientation de L2 et L3 et master 1 et 2** (60 à 96h eq.TD par an) et j'ai été **'référente' de L1** (16h eq.TD par an) jusqu'en 2018. J'ai suivi différentes formations auprès de l'APEC afin de pouvoir enseigner l'OIP. Lorsque que celle-ci est devenue obligatoire, j'ai **fait partie du groupe de travail sur le programme de l'OIP avant le déploiement** de cet enseignement en L1, L2 et master puis j'ai contribué à **la formation des enseignants** en L2 et L3 et master. Depuis 2012, je suis responsable de l'OIP du département SDUEE (4 masters) et j'ai **monté tout le programme OIP de master** pour les étudiants de Biologie (6 TD, plaquettes étudiant et enseignant, cahier des charges de l'étudiant, mode d'animation, formation des enseignants), avec l'aide d'une collègue (S. Collin) responsable du master Biologie intégrative. J'enseigne dans le département de SDUEE principalement dans le master BEE pour différents parcours. J'ai également enseigné dans le master Biologie intégrative dans le parcours 'nutrition Qualité Santé' en particulier pour le master pro 'Nutrition Qualité santé' (UE 'connaissance de l'entreprise' : 36 eq. TD/ an) jusqu'en 2016 et j'ai été **tutrice de stage M2** pendant 3 ans pour ce master.

**J'ai innové dans le programme OIP** en introduisant depuis 2014, **une séance TD CV et cover letter en anglais**, avec la collaboration de V. charrière (PRAG-SU anglais) afin de permettre aux étudiants de candidater pour des postes à l'international. En effet, dans notre département, les étudiants de master ont l'opportunité de suivre des enseignements supplémentaires avec le programme européen Climat KIC. Ce TD est indispensable pour leurs candidatures. Enfin, **depuis 10 ans, nous avons développé la journée des anciens du master (10 ateliers de 4 anciens)**. Cette journée permet aux étudiants de rencontrer les anciens diplômés de leurs masters sous forme d'atelier-discussion. Ce modèle de rencontre est un beau succès et il a été repris depuis peu par d'autres masters en biologie de SU (BIP et BMC).

Très préoccupée par le devenir de nos étudiants et doctorants, j'ai également suivi une formation sur le **management du doctorant** et les débouchés possibles incluant le privé. Je me tiens informée des passerelles possibles au vu des formations, de l'évolution du marché du travail et des compétences recherchées. Cela me permet de conseiller les étudiants soucieux de leur orientation ceci afin d'optimiser leur arrivée sur le marché du travail.

## 2.2. Temps de service dans les différentes UE

Mes enseignements se font **principalement en formation initiale et en présentiel**. Ils sont répartis entre la **licence (133h eq.TD en moyenne par an)** et le **master (92h eq. TD en moyenne par an)**. De plus, je bénéficie d'une décharge de 60h qui se répartit comme suit : 24h eq. TD pour la direction adjointe de l'UFR, de 24h eq. TD comme responsable de l'OIP sur le portail SDUEE et de 12h pour les différentes UE (OIP, Biologie des organismes, Parasitologie) pour **un total de 274 heures eq. TD en moyenne par an**. Vous trouverez dans les tableaux 1, 2 et 3 ci-joints la présentation synthétique par niveau et par nature.

Tableau 1 : enseignement en Biologie des organismes

début	fin	Niveau	UE	Responsabilités	N. h. eq TD	TP/TD/CM
2004	actuel	L2	Organisation fonctionnelle des animaux Communiquer en anglais sur un sujet de sciences Projet scientifique et technique: nutrition and health	responsable TP vert.	90	TP TD
2010	2019	L3 prof éc.			4	TD
2012	2016	M2			13	TD
2004	2015	L3	Biologie comparée et évolution des animaux Licence pro Agépur: écologie appliquée au paysage	responsable TP nématode/tique	16	TP TD
2011	2013	Lpro			12	CM/TP/TD

Tableau 2 : enseignement en Parasitologie

début	fin	Niveau	UE	Responsabilités	N. h. eq TD	TP/TD/CM
2014	actuel	L3 prof.ec.	Quelques grands domaines de recherche	co-responsable UE montage de l'UE	4,5	CM
2016	actuel	L3	Interactions durables, écologie et Evolution		17	TP TD
2015	actuel	L2	Les organismes non modèles: impact	création TP tique/nématode coresponsable de l'UE, montage	4,5	CM
2012	2015	L3	Quelle est la place des Ecdysozoaires dans la recherche ?		12	CM TP
2004	2015	M1	Interactions durables en milieux marin et terrestre		48	TP TD CM

Tableau 3 : enseignement en OIP

début	fin	Niveau	UE	Responsabilités	N. h. eq TD	TP/TD/CM
2014	2019	L2	Orientation et insertion professionnelle 2	responsable UE pour tout le portail SDUEE (4 masters)	20	TD
2012	actuel	M1	Orientation et insertion professionnelle 3		50	TD
2010	2018	L1	Référent 1	16 étudiants de section renforcée	16	TD / rdv ind
2011	2016	M2 pro	Connaissance de l'entreprise	Co-montage des supports de l'UE	36	TD
2013	2015	M2 pro	Stage de mémoire de spécialisation		Tutorat	10
2013	2015	Form. cont.	heure de formations à l'IP master	Formation aux enseignants de l'UE	16	CM TD
2004	2014	L3	Orientation et insertion professionnelle	Enseignement en Volontariat, non compté dans TDS	20	TD
2004	2014	M1	Orientation et insertion professionnelle	Enseignement en Volontariat, non compté dans TDS	20	TD

## 2.3. Responsabilités pédagogiques : direction et animation de formations, montage de formation

Je suis investie à plusieurs niveaux concernant les responsabilités en enseignement (Figure 2).

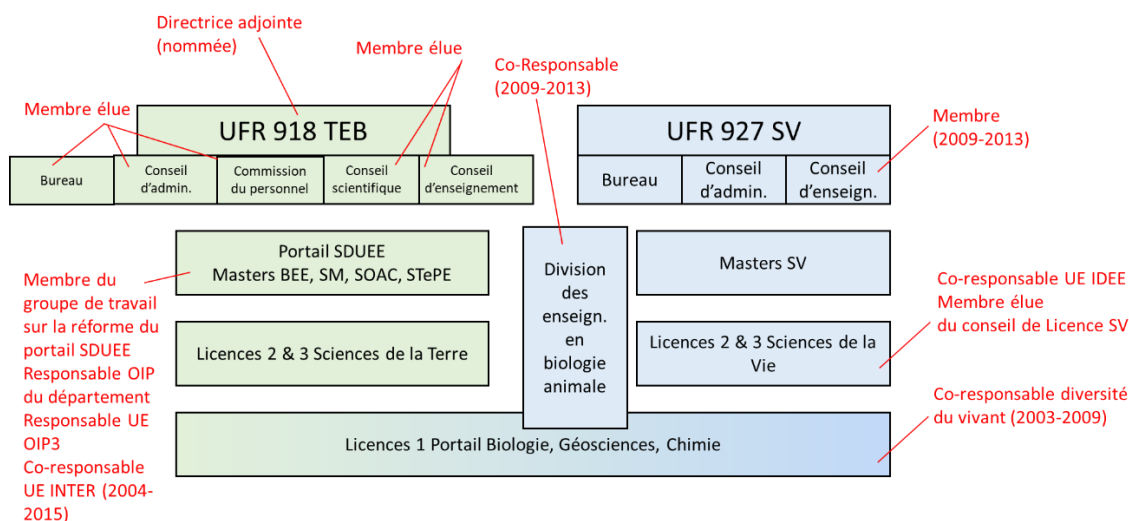


Figure 2 : Responsabilités en enseignement au sein de l'UPMC puis de SU (les dates sont indiquées que si ma responsabilité est terminée)

### 2.3.1. Réforme du département SDUEE

En 2016-2017 (1/2 jour/ semaine), **j'ai fait partie du groupe de travail**, missionné par la vice-présidence formation de l'UPMC, sur la réforme de l'ancien « Master » Sciences De l'Univers Environnement Ecologie (SDUEE) devenu « département » en 2018. Les réunions hebdomadaires, ont permis de définir les contours, le fonctionnement et les **contenus des quatre nouvelles mentions nationales** de Master (BEE ; Sciences de la mer ; SOAC et STéPE) qui sont incluses dans ce département SDUEE. Etant très impliquée dans l'OIP et ayant une bonne connaissance du marché du travail dans le département SDUEE, j'ai obtenu du groupe de travail la création d'une nouvelle UE de tronc commun 'Droit de l'environnement'. Cette UE est à mon sens nécessaire aux étudiants du département SDUEE. Elle a été mise en place à la rentrée de l'année universitaire 2017-18, pour les M1. J'ai également contribué, toujours au niveau du tronc commun mais en M2 à la création d'une UE 'projet' où l'étudiant développe un projet de recherche en relation avec le monde de l'entreprise. Cette UE a été mise en place pour les M2 en 2019. Depuis 2012 je suis **membre de l'EFU du master puis du département SDUEE**.

### 2.3.2. Responsable OIP du département SDUEE et responsable de l'UE de tronc commun

J'enseigne en insertion professionnelle depuis mon arrivée en 2004, j'ai fait partie de l'association du Service Economie et Vie de l'Entreprise (SEVE) constituée à l'époque d'enseignants bénévoles qui faisaient des TD en L2, L3 et master pour les étudiants intéressés par leur insertion professionnelle. Lorsque l'OIP est devenue obligatoire à l'UPMC en 2012, j'ai tout naturellement **participé à la mise en place des lignes directrices du programme de l'UPMC**. Ayant été formée par l'APEC, j'ai été pendant deux ans

formatrice des enseignants-chercheurs de l'université en particulier pour ceux intervenants en master. Depuis que l'enseignement de l'OIP est devenu obligatoire en L1, L2 et Master, j'ai pris à la fois, la responsabilité de l'OIP du département de SDUEE (500 étudiants, 4 masters) mais aussi, celle de l'UE de tronc commun au niveau de la première année de master (230 étudiants, 25 enseignants). Cette responsabilité implique d'être un intermédiaire entre les entreprises et les formations dispensées du département SDUEE mais également avec la vice-doyenne insertion professionnelle de SU, et le service d'Orientation et d'insertion de SU. Dans un futur très proche, la nouvelle maquette 2018-22 du département SDUEE (cf 2.4.1) permettra de mettre en place un conseil de perfectionnement. Mon expertise du marché du travail pour les étudiants de nos disciplines et des entreprises intervenants dans notre département de formation me permet d'être force de proposition.

### *2.3.3. Co-responsable UE Interactions Durables Evolution Ecologie de L3 : IDEE (3 ECTS puis 6 ECTS en 2020-21)*

Depuis 2016, **je suis co-responsable d'une UE au choix du S6 de la L3 'IDEE'**, avec deux autres collègues (75 étudiants, 12 enseignants). Cet enseignement présente les interactions durables dans le monde du vivant. Ces associations dynamiques (hôtes/symbiotes ou parasites) y sont étudiées à l'échelle du gène, de l'espèce et des communautés d'espèces dans un contexte écologique et évolutif. L'UE met en avant les **approches interdisciplinaires** (Biologie animale, végétale, écologie, évolution et microbiologie) intégratives et les mécanismes d'adaptation à la variabilité environnementale. Cet enseignement s'appuie sur des travaux pratiques qui présentent une démarche expérimentale et font appel à l'esprit critique des étudiants leur permettant ainsi de développer leur autonomie. Chaque séquence inclut un cours magistral illustré par une séance de travaux dirigés et/ou une séance de travaux pratiques. Certains TD s'effectuent sous la forme d'une pédagogie inversée : les étudiants préparent en amont et en ligne le cours magistral ce qui facilite l'assimilation des TD en présentiel.

Cet enseignement jusqu'alors dispensé pour 75 étudiants et 'au choix', sera intégré dans le tronc commun de la nouvelle coloration 'Biologie des organismes, Ecologie' de la licence Science de la Vie en septembre 2021 et passera de 3 ECTS à 6 ECTS. Cette évolution nécessitera donc de revoir le programme de cette UE et d'associer de nouveaux collègues à cet enseignement. Il est envisagé d'ouvrir cette UE à une section de 120 à 150 étudiants.

### *2.3.4. Co-responsable UE interactions Durables en milieu marin et terrestre M1 : INTER (6ECTS)*

De 2004 et jusqu'en 2015, j'ai été **co-responsable d'une UE de master 1 SDUEE**, avec un collègue (25 étudiants, 4 enseignants). Cette UE avait une co-habilitation réalisée avec l'Université de Versailles St Quentin et une collègue parasitologiste. Cet enseignement se présentait sous la forme de 2 semaines à l'observatoire océanologique de Banyuls-sur-Mer où les étudiants prenaient conscience de la diversité et de l'omniprésence des parasites chez les métazoaires. Les associations de type symbioses, lâches ou permanentes, étaient observées et analysées avant d'aborder les relations parasitaires stricto sensu. Nous y abordions les méthodes de collectes, la recherche des parasites sur différents modèles et leur diversité, l'identification des caractères morphologiques, la création d'une base de connaissances informatiques à l'aide du logiciel Xper.

### 2.3.5. Membre de conseils

Depuis 2018: **Membre élu du conseil de licence SV** de l'UFR de Biologie 927. Réflexion sur la nouvelle maquette de licence SV, contrat 2019-2024.

Depuis 2014 **Membre de l'EFU du département de SDUEE**

Depuis 2013: **Directrice adjointe de l'UFR** Terre, Environnement, Biodiversité (TEB, 918)

Se tenir au courant synthétiser et communiquer les informations liées à l'enseignement. Discuter des décisions à prendre (réformes pédagogiques, maquettes, recrutements), Synthétiser les besoins en enseignement des départements de formation (2 Masters : BEE et Sciences de la mer) pour les recrutements. Participer à la gestion des temps de service des EC. S'occuper de la distribution des TDS pour les ATER et nouveaux arrivants Enseignant-chercheurs.

Depuis 2012: **Membre du bureau et des conseils d'administration, scientifique et d'enseignement** de l'UFR TEB.

Réunion hebdomadaire du bureau afin d'assurer la gestion courante de l'UFR.

### 2.3.6. Division de Biologie animale

De 2009 à 2013, j'ai été **co-responsable de la Division des Enseignements** de Biologie animale (43 enseignants-chercheurs). Les fonctions liées à la division incluent (1) la participation au Conseil d'Enseignement de l'UFR des Sciences de la Vie(SdV) en tant que membre nommé, (2) la responsabilité de la mise en place des comités d'experts pour les recrutements des ATER, (3) un travail sur les demandes de postes pour la discipline et donc des bilans sur les temps de service des collègues (4) l'accueil et l'orientation des nouveaux arrivants PR MC ATER et CME et leur intégration aux équipes pédagogiques et tableau de service, et (5) le maintien de la cohérence et du dynamisme des enseignements de la discipline de la Licence 1 au master.

## 2.4. Diffusion

Depuis 2015, **enseignement** de l'UE INTER M1 (cf ci-dessus.) à l'**Université de Versailles ST Quentin** en Yvelines pour 20heq.

Depuis septembre 2012, nous avons développé avec trois collègues enseignants-chercheurs des activités **d'animation dans les classes de maternelles et primaires**.

Différents ateliers ont été mis en place :

- Atelier « plumes poils écailles » (maternelle/CP)
- Atelier « carnivore - herbivore - omnivore : histoire de dents » (maternelle / CP /CE1)
- Atelier « marcher courir sauter voler » (primaire CE1/CE2)
- Atelier « classification des animaux marins » (Primaire CE2/CM1/CM2)

2004-10 : **Fête de la Science** à l'UPMC et au MNHN sur divers ateliers toujours en relation avec l'utilisation et la valorisation des collections de l'UPMC ou du MNHN.

- La fossilisation des plantes
- L'identification des arbres et feuilles du jardin des plantes avec jeu de piste
- Parasite où es-tu ? mise en valeur de la collection patrimoniale pédagogique de l'UPMC

## 3. Responsabilités collectives

### 3.1. Responsabilités administratives universitaires

Comme présenté dans les figures 1, 2 et 3, je prends en charge un certain nombre de responsabilités à la fois en enseignement et en recherche mais aussi pour la collectivité.

#### 3.1.1. Direction adjointe de composante

##### 2013-2021 Directrice adjointe de l'UFR 918 TEB

Ma plus grosse charge à ce jour est la direction adjointe de l'UFR « Terre Environnement Biodiversité » dont vous trouverez la constitution et les chiffres en Figure 3.

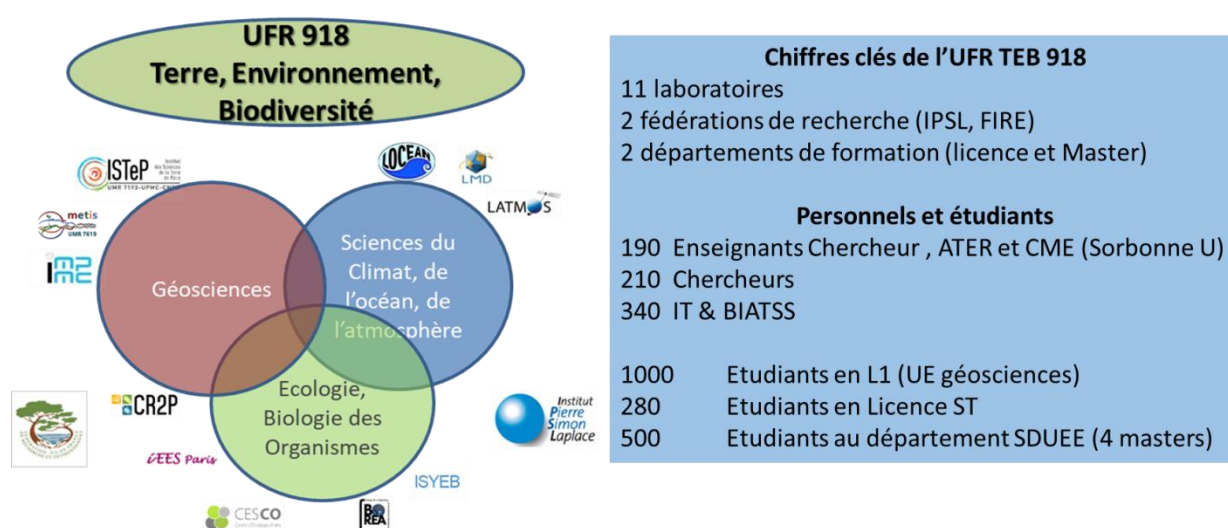


Figure 3 : schéma de l'UFR TEB et quelques chiffres

Mon rôle est de seconder le directeur (Pr Loïc Segalen) pour le soutien aux UMRs (onze), aux fédérations de recherche (deux) et aux deux départements de formation. Je contribue au pilotage de la révision des effectifs, à la mutualisation des moyens et je participe également au suivi des carrières des enseignants-chercheurs et des BIATSS. Je prends part au dialogue stratégique et au dialogue de gestion ainsi qu'à toutes les réunions qui concernent le fonctionnement et l'organisation de la composante.

En tant que directrice adjointe, je remplace quand cela est nécessaire, le directeur de l'UFR au conseil des composantes de la faculté des Sciences et d'ingénierie ou au niveau universitaire SU.

2017-21 : 4 conseils de composantes de la faculté des sciences et d'ingénierie de SU

2013-17 : 6 conseils de composantes de l'Université Pierre et Marie Curie

#### 3.1.2. Autres responsabilités

2020 **Présidente** de la commission PIU (Prime d'Investissement Universitaire) pôle 3 (Budget 224 000 euros sur 4 ans)

2012-21 **Membre élu de l'UFR 918**

Conseil de l'UFR 918

Membre de la commission des personnels de l'UFR 918

Membre du conseil des enseignements de l'UFR 918

- 2009-18 Membre de la commission recherche de l'UFR 918  
**Membre de la commission** (PIR) Prime Investissement à la Recherche Pôle 3-UPMC puis SU, pour la section 68.
- 2018 **Membre du groupe de travail sur la carrière** des enseignants chercheurs, niveau facultaire, piloté par Stéphanie Bonnot SU.
- 2016 **Membre du groupe de travail** de Human ressources for researchers (HR4R), labellisation européenne des contrats de chercheurs à l'UPMC, piloté par Jacques Malenfant, UPMC.

### *3.1.3. Responsable d'équipe à BOREA*

- 2019-2020 **Co- Responsable** équipe BIOPAC, FRE BOREA -Maquette 2019-2024. (27 statutaires)
- 2017-2018 **Adjointe du responsable** équipe Dispersion larvaire et organisation des communautés en milieu austral et insulaire tropical, UMR BOREA (17 statutaires) - Participation à la rédaction du projet HCERES et synthèse des données de tous les collègues de l'équipe enseignants- chercheurs et BIATSS.

## **3.2. Responsabilités locales ou nationales**

### *3.2.1. Jury de concours*

- 2020 Jury de concours poste maitre de conférences MCF4212 UVSQ 68  
Jury de concours interne ITRF- Technicien en caractérisation des matériaux- Bap B  
Présidente de concours externe ITRF-Ingénieur de d'étude en technique d'analyse chimique- Bap B  
Présidente de concours externe ITRF-Ingénieur de recherche en environnements géo-naturels et anthropisés- Bap A
- 2019 Jury concours externe ITRF-Ingénieur de recherche en environnements géo-naturels et anthropisés-Science participative Bap A
- 2018 Jury de concours poste maitre de conférences SU 65MCF0886  
Jury de concours externe ITRF-Technicien SVT 2018
- 2016 Jury de concours poste maitre de conférences MNHN 36Micropal. UMR CR2P
- 2014 Jury de concours poste maitre de conférences UPMC 68MC1408 UMR BOREA
- 2013 Jury de concours poste maitre de conférences UPMC 68MC0765-UMR SAE
- 2012 Jury de concours poste maitre de conférences UPMC 68MC1206-UMR PISC
- 2011 Jury de concours poste maitre de conférences UPMC 36/68MC1304-UMR CR2P  
Jury de concours poste maitre de conférences UPMC 68MC0817- FRE Banyuls
- 2010 Présidente jury de concours poste maitre de conférences 68MC0849 UMR PISC.

### *3.2.2. Autres*

- 2019 Vice-présidente concours ATER 67-68 SU
- 2017-18 Membre Commission avancement groupe X -SU
- 2013-18 Présidente des cds ATER pour la 68ème section à UPMC puis SU
- 2009-15 Représentante élue des Rang B pour la 68ème section UPMC

2009-15 Groupe des experts nommés par l'UFR 918 pour la section 68  
2006-09 Membre Commission avancement groupe X pour la 68ème section- UPMC  
Membre de la commission des spécialistes 68ème à UPMC  
Elue Bureau de la commission 68 rang B

### 3.3. Formation par la recherche -Encadrement de stage

#### 3.3.1. Encadrement de 3 Post doc

2019-20 **Patrick Matthews Delgado**, (100%) post doc, 1 an, Bourse FASEP (Brésil).  
Projet: Etude sur les parasites de vertébrés et d'invertébrés aquatiques

#### *Publications*

P. Mathews, O. Mertins, T. Milanin, A. P. Gonzales-Flores, L. L. Espinoza, F. Audebert, A. C. Morandini 2020. Molecular Phylogeny and taxonomy of a new *Myxobolus* species from the endangered ornamental fish, *Otocinclus cocama* endemic to Peru: A host-parasite coextinction approach. Acta parasitologica, accepté

P. Mathews, O. Mertins, L. Espinoza, T. Milanin, F. Audebert, A. Morandini. 2020. Taxonomy and 18S rDNA-based phylogeny of *Henneguya multiradiatus* n. sp. (Cnidaria: Myxobolidae) a parasite of *Brochis multiradiatus* native to Peru and Equator. Soumis a Microbial Pathogenesis.

2015-17 **Lee Ann Galindo** (50%), post doc. Co encadrant N. Rabet. Projet : Création d'une collection de sacculine extraite de la collection de carcinologie du MNHN. Collection de tissus et séquençage du CO1. Phylogénie du CO1  
Devenir : ATER puis CDD à l'université de Versailles St Quentin.

#### *Poster conférences internationales*

Galindo Lee Ann, Pellen Florian, Rabet Nicolas, Audebert Fabienne. 2018.  
Looking for Sacculina (Rhizocephala, cirripedia). Ninth international crustacean congress (ICC 9), Washington, 22<sup>th</sup>-25<sup>th</sup> May.

2014-16 **Laure Bellec** (50%), ATER. Co encadrant N. Rabet Projet : Mitogénomes de deux sacculines et analyse des recombinaisons mitochondriales.  
Devenir : Laure Bellec est maître de conférences à l'université de Bordeaux, UMR CNRS 5805 EPOC – OASU, équipe écologie aquatique

#### 3.3.2. Encadrement d'une Thèse

2012-15 **Fabien Trédez** (co encadrement 50% avec Dr N. Rabet-HDR), Ecole doctorale du Muséum, MNHN. Originalités du développement larvaire de la sacculine *Sacculina carcini*, parasite du crabe vert *Carcinus maenas*.  
Date : 1<sup>er</sup> octobre 2012- soutenue le 23 octobre 2015

Devenir : Fabien était déjà professeur agrégé lorsqu'il a commencé sa thèse, il est actuellement Professeur agrégé à l'université de Lille.

#### *Publication*

Fabien Trédez, Nicolas Rabet, Laure Bellec, Fabienne Audebert. 2017. Synchronism of naupliar development of *Sacculina carcini* Thompson, 1836 (Pancrustacea, Rhizocephala) revealed by precise monitoring. Helgoland Marine Research 70: 26 - DOI: 10.1186/s10152-016-0479-2.

#### *Communications orales internationales*

2. Baptiste Carton, Fabienne Audebert\*, Fabien Tredez, Lee Ann Galindo, Benoit Maury and Nicolas Rabet. 2018. Synchronism in the naupliar development of *Sacculina carcini* is explained by synchronized cell division. 9<sup>th</sup> international crustacean congress (ICC 9), Washington, 22<sup>th</sup>-25<sup>th</sup> May.

1. Trédez F\*, N. Rabet et Audebert F. 2014. Variation in larval development in Pancrustaceans: the case of *Sacculina carcini* (Cirripedia, Rhizocephala). 8<sup>th</sup> international crustacean congress (ICC-8) Frankfurt A. AM. , Germany, 18<sup>th</sup>-23<sup>th</sup> august.

#### *Communication orale nationale*

2. Trédez F\*, **Audebert F** et Rabet N. 2014. La sacculine mise à nue. Symposium Action Thématique MNHN Cycles Biologiques. Paris, France. 18 Novembre.

1. Trédez F\*, **Audebert F** et Rabet N. 2014. Variation in larval development in crustaceans: the case of *Sacculina carcini* (Pancrustacea, Cirripedia). 5<sup>èmes</sup> journées du réseau André Picard (JAP). Paris, France, 26-27<sup>th</sup> March.

#### *3.3.3. Niveau Master 2 (2 étudiants)*

- 2016 Baptiste Carton (100%), SDUEE, SEP, UPMC (6 mois) : Comparaison du développement larvaire, par une approche évo-dévo, de deux sacculines *Sacculina carcini* et *Sacculina gerbei* (Pancrustacea, Cirripedia, Rhizocephala). [Com.inter. 6]
- 2010 Julien Massoni (100%), SDUEE, SEP, UPMC (6 mois) : L'énigme de *Parastrongylus*. [Com. Inter. 2]

#### *3.3.4. Niveau Master 1 (13 étudiants)*

- 2021 Océane Hervé (50% avec Céline Gaudin- université de Caen) master science de la mer de Caen Etude de la communication chimique entre le crabe vert *Carcinus maenas* parasité par *Sacculina carcini* (Cirripèdes, Rhizocéphale), par l'analyse du peptidome et protéome de l'hémolymphe circulante. Mars à avril 2021
- 2017 Florian Pellen (100%) SDUEE, SEP, UPMC, (2mois et plus) Création de la collection patrimoniale du MNHN et Phylogénie des sacculines .
- 2013 Yasmine Bellagha (100%), SDUEE, FDM, UPMC (8 semaines) Enrichissement de la base Xper parasites de Lagomorphes.
- 2012 Virginie Bocquet (50%), SDUEE, OEM, UPMC (2 mois): Segmentation des larves de Cirripèdes.  
Cédric Séguin (50 %), BMC, FDM, UPMC (8 semaines): Segmentation des larves de Cirripèdes.

- 2011 Aude Berleur (50 %), SDUEE, FDM, UPMC (8 semaines): Métamorphose des Cirripèdes.  
Auréli Schindler (50 %), BMC, FDM, UPMC (8 semaines): Fixation des Cirripèdes.  
Marine Thibault (50%), BMC, FDM, UPMC (8 semaines): Cycle de vie de la sacculine.
- 2010 Fanny Poirrier (100%) SDUEE, SEP, UPMC (2 mois): Base sur les Trichostrongylina parasite de lagomorphes [**Com. inter 3**]
- 2009 Julien Massoni (100%), SDUEE, SEP, UPMC (2+4 mois) : Parasite Trichostrongles de rongeurs de Chine/ Cycle de vie de *Graphidium strigosum* [**P12, P13, P14**]
- 2008 Aurélie Ruiz (70%) SDUEE, SEP, UPMC (2 mois): site internet pour la base des Heligmonellinae
- 2007 Sandrine Terceirie (100%) SDUEE, SEP, UPMC (2 mois) : base de connaissances Heligmonellinae [**Com. inter 2**]
- 2005 David Gérard (100%) SDUEE, SEP, UPMC (2 semaines) : Rapport sur la description d'une nouvelle espèce *Ohbayashinema erbaevae*.
- 2004 Lise Masselet (100%), SDUEE, SEP, UPMC (2 mois) : La leishmaniose canine en bassin méditerranéen.

### 3.3.5. Stages niveau licence et BTS (10 étudiants)

- 2020-21 2020-21 Andréa Berne(20%) BTS technique de laboratoire ETSL Paris, 1/12/20 au 14/01/21, Histoire évolutive des crustacés , techniques de biologie moléculaire. co-encadrement N. rabet 20% et C. Bonillo 60%
- 2019-21 Valentin Djian (100%), L2, science de la vie Sorbonne Université (4 semaines et en bénévolat depuis). Implémentation de la base de connaissances sur les Sacculines, passage de Xper<sup>2</sup> à la version Xper<sup>3</sup>
- 2018 Sabrina Cordero (100%), L2, Smith College USA/ Université Paris Diderot (8 semaines) Etude phylogénétique des IR25 de crustacés- étudiante américaine
- 2014 Emilie Aubin (100%), L2, UPMC (8 semaines) Passage Xper<sup>2</sup> à la version Xper<sup>3</sup> de la base parasites de Lagomorphes
- 2012 Cassandre Aimon (50%), L2 SVT, Université de Bordeaux (7 semaines) : Base de connaissance sur les Cirripèdes.  
Guillaume Volant (50%), L3 SVT, UPMC (2 fois 2 mois) : Elevage de cirripèdes et biblio nématodes  
Guillaume Loentgen (30%), L3 SVT, UPMC (7 semaines): Expériences pédagogiques
- 2011 Cathleen Petit (50 %), L2 SVT, UPMC (3 semaines): Base de connaissances sur les Cirripèdes.
- 2007-08 Julien Massoni (100%), L3 SVT, UPMC (2 fois 3 mois): Cycle de vie de *Graphidium strigosum* [P13]
- 2003 Nassima Assoul (100%), Maitrise BOP, UPMC (3 mois) : Inventaire des parasites de la population de rats de l'île aux chevaux.

## 3.4. Financements

- 2019 **Porteuse** Appel à projet –coordination et transversalité FRE BOREA  
Financement de 2545 euros sur la communication chimique Crabe -Sacculine
- 2016 Action transversale intra UMR BOREA. Equipe 2 et Equipe 4  
Financement de 1500 euros transcriptome de la sacculine.
- 2016 Participante avec N. Rabet d'un projet accepté à l'ATM « Blanche » du MNHN,  
Financement de 3000 euros sur la morphologie et la cuticule des Cirripèdes.
- 2015 Action transversale intra UMR BOREA. Equipe 2 et Equipe 4

- Financement de 1500 euros étude en spectroscopie de masse de l'hémolymphe du crabe sain et du crabe sacculiné.
- 2015 Participante avec N. Rabet d'un projet accepté à l'ATM « forme » du MNHN, Financement de 1450 euros sur la morphologie et la cuticule des Cirripèdes.
- 2015 **Porteuse** d'un projet accepté à l'ATM « génomique et collection » du MNHN, Financement de 5100 euros sur le mitogénome 2 de la sacculine et Branchiopode.
- 2014 **Porteuse** d'un projet accepté à l'ATM « génomique et collection » du MNHN, Financement de 6537 euros sur le mitogénome 1 de la sacculine.
- 2014 Participante avec F. Trédez d'un projet accepté à l'ATM « biominérisation » du MNHN, Financement de 5300 euros imprégnation de la calcéine lors du développement des balanes.
- 2014 Participante avec N. Rabet d'un projet accepté à l'ATM « forme » du MNHN, Financement de 1300 euros sur la morphologie et la cuticule des Cirripèdes.
- 2014 **Porteuse** d'un projet accepté à l'ATM « Cycle » du MNHN, Financement de 5900 euros sur le cycle de la sacculine (Cirripèdes)
- 2013 Participante avec N. Rabet d'un projet accepté à l'ATM « forme » du MNHN, Financement de 1850 euros sur le projet Cirripède

## 4. Activités Scientifiques

### 4.1. Diffusion et rayonnement

#### 4.1.1. Activités éditoriales et rôle dans les collections

J'ai évalué les travaux de collègues dans le cadre **d'activité d'arbitre** pour cinq journaux internationaux de rang A : Acta parasitologica, Journal of Parasitology, Veterinary research, Veterinary parasitology, Journal of parasitic disease.

Nous avons créé avec Dr Lee Ann Galindo et un étudiant de master **une collection patrimoniale au MNHN** de Sacculines (350 spécimens environ), elles ont été enregistrées, photographiées. Une collection de tissus a également été prélevée. Cette collection a été réalisée dans le but de valoriser les récoltes de carcinologie faites durant les campagnes océanographiques du MNHN.

#### 4.1.2. Participation jury de thèse

- 2018 Examinatrice thèse de Maxime Endress -Université de Caen Normandie (10/04)  
 2015 Codirection thèse Fabien Trédez-MNHN-(23/10)

#### 4.1.3. Diffusion du savoir

- 2018-21 **Membre** de « International Crustacean Society »  
 2003-21 **Research Associate** à la Californian Academy of Sciences de San Francisco (Invertebrate zoology and geology department)  
<http://researcharchive.calacademy.org/research/izg/IZG%20Associates.html>  
 1996-2014 **Membre** de la Société Française de Parasitologie (SFP)

#### 4.1.4. Organisation de colloques, conférences, journée d'étude

Je suis mandatée avec 7 autres collègues, par le Dr Shirley Lim, présidente de l'International Crustacean Society pour organiser le congrès International des crustacés du 5 au 8 juillet 2021, 600 participants sont attendus.

## 4.2. Responsabilités scientifiques universitaires

Mes activités au sein de SU et de mon laboratoire sont présentées de façon synthétique sur la figure 4.

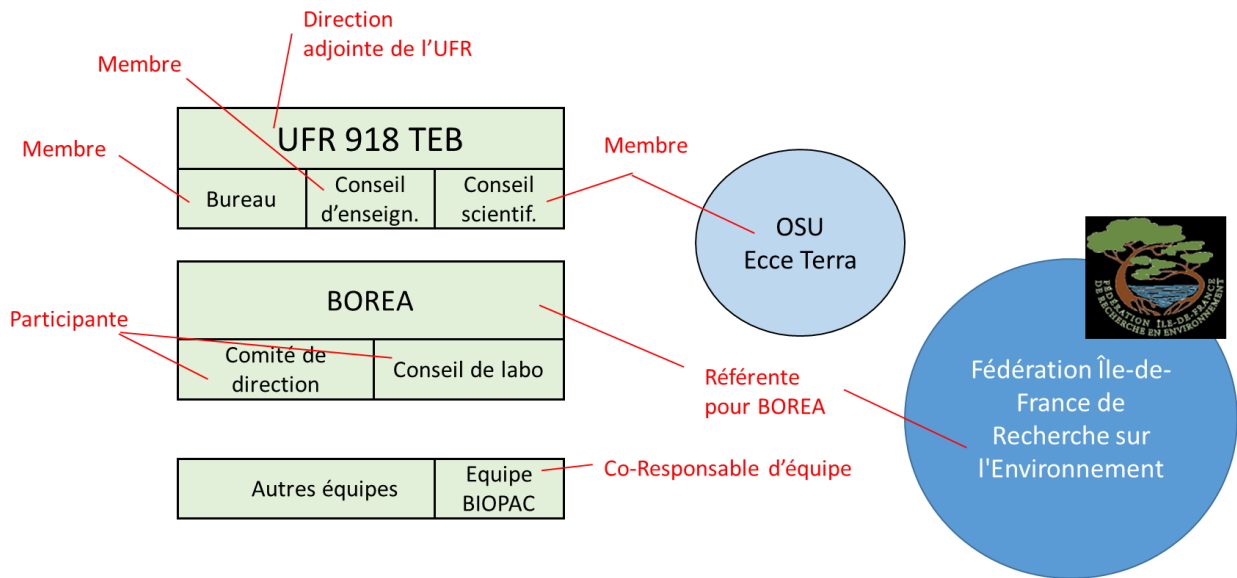


Figure 4 : Responsabilités de recherche au sein de l'UPMC puis SU et mon laboratoire BOREA

### 4.2.1. Animation équipe de recherche

Depuis 2017, je **suis co-responsable de l'une des 7 équipes** de UMR BOREA (17 statutaires dont 9EC+5 ITA+ 3 chargés de mission) devenue en janvier 2019 avec le contrat FRE, l'équipe BIOPAC (27 statutaires dont 10 EC + 7 ITA+ 10 chargés de mission).

Nous gérons l'animation scientifique de l'équipe au travers de réunions bimensuelles et séminaires. Nous y présentons nos projets, discutons des financements, de la vie de notre équipe en générale. J'ai été chargée d'une partie de l'élaboration du projet HCERES. Je suis très impliquée dans l'accompagnement des personnels ITA ; je fais passer des entretiens professionnels annuels, je corrige les rapports d'activités, j'aide à la rédaction de CV et je rédige les rapports d'aptitudes.

### 4.2.2. Direction adjointe et rôle au niveau scientifique

L'OSU Ecce Terra collabore étroitement avec l'UFR TEB puisque les deux structures ont le même directeur. Je siège donc de droit au conseil scientifique de l'OSU, ainsi qu'à celui de l'UFR. J'interviens au niveau de l'enseignement et de la gestion du personnel de l'UFR mais également au niveau de l'animation scientifique de l'UFR et de l'OSU. L'OSU propose au notre conseil scientifique commun (OSU UFR) les demandes de postes BIATSS sur lesquels le conseil d'administration statue.

#### *4.2.1. Référente BOREA pour la FIRE*

La fédération île de France de recherche sur l'environnement regroupe de nombreuses UMR dans le périmètre de notre UFR. J'ai été nommée par le directeur de BOREA référente. Mon rôle est de communiquer les informations à mon unité sur toutes les initiatives proposées par le FIRE (appels à projet, financement de thèse et post doc etc...) et de mettre en lumière les recherches de BOREA auprès de la fédération.

---

# Activités de recherche (2001-2020)

## 1. Avant propos

Lorsque j'ai débuté mes recherches, je me suis intéressée à une discipline passionnante la parasitologie et plus précisément à la parasitologie animale. Imaginer un monde d'organismes vivants présents autour de nous mais qui semblent invisibles, jusqu'à ce que vous regardiez attentivement à l'œil nu dans les cheveux de votre enfant, ou le pelage de votre animal, sous la loupe ou encore sous le microscope en salle de travaux pratiques avec vos étudiants. Chaque personne (enfant, étudiant, stagiaire, et adulte) à qui j'ai fait découvrir ce petit monde de l'invisible, a été marqué par cette vie souvent très active de ces organismes. Ce sont ces « petites bêtes » qui ont ponctué ma carrière de scientifique et je reste à ce jour, après plus de 26 ans, à faire de la parasitologie, extrêmement fascinée par cette vie cachée où il y a encore beaucoup à découvrir.

## 2. Introduction

En 1994, je débutais ma vie de parasitologue en rentrant au Museum national d'Histoire Naturelle pour mon DEA, avec un souhait, celui de travailler sur les cycles de vie des parasites. En effet, au cours de mes études en biologie parmi les cycles de vie étudiés il y avait celui de *Dicrocoelium dendriticum* communément appelé « la petite douve du foie », le cycle « star » s'il en existe un. Il était fascinant de découvrir le passage entre son hôte définitif, le mouton, et ses hôtes intermédiaires : le mollusque puis la fourmi. Les rencontres entre ces trois hôtes, semblent, quelque peu improbables dans le monde animal, et pourtant elles ont bien eu lieu et ont permis à cet organisme de réaliser son cycle et de se multiplier. Il a fallu à ce parasite une certaine adaptation, voir une manipulation de certains de ses hôtes pour aboutir au succès. Pour ce faire il y a eu une succession de phénomènes évolutifs.

Ma recherche porte sur l'étude de ces phénomènes évolutifs chez les « parasites ». Leur cycle de vie est pour certains très simple avec un cycle direct comme celui des nématodes Trichostrongylina ou des cirripèdes Rhizocephala (Sacculine) c'est à dire à un seul hôte et pour d'autres très complexes avec des cycles indirects comme celui cité plus haut de la petite douve avec plusieurs hôtes. Il est toujours fascinant de voir comment la présence de ces parasites peut induire des changements chez l'hôte ; changement morphologiques, changements de comportements, on parle alors de « manipulations parasitaire ». Tout ceci dans un but ultime, se nourrir pour survivre, se reproduire.

J'ai eu la chance tout au long de ces années de recherche en parasitologie de travailler sur ces organismes extraordinaires. Tout d'abord les nématodes trichostrongles parasites exclusivement de vertébrés terrestres, puis les cirripèdes rhizocéphales parasites de crustacés du milieu aquatique. Mon objectif a été d'essayer de comprendre l'évolution de ces parasites à travers 2 grands thèmes qui ont fait l'objet de mes recherches :

- 1- Les cycles biologiques : morphogénèse et chronologie
- 2- l'étude de la systématique morphologique et moléculaire, phylogénie des parasites

# Chapitre 1 : Les cycles biologiques : morphogénèse et chronologie

## 1. Les nématodes Trichostrongylina

Les nématodes Trichostrongylina sont des vers ronds très fins (Fig. 1B) comme des cheveux (tricho : poils, cheveux en grec) que l'on trouve dans le tube digestif de leurs hôtes, les vertébrés terrestres. Il existe un dimorphisme sexuel entre le mâle et la femelle (Fig. 1B), le mâle plus petit présentant des spicules (organe copulateur) et une bourse caudale (Fig. 1C) formée de trois lobes, soutenus par des côtes (sorte de doigts) qui lui servent à attraper la femelle (Fig. 1A) lors de l'accouplement. Leur cycle présente une phase libre dans le milieu extérieur et une phase parasite. L'infestation, se fait soit par pénétration de la larve<sup>3</sup> à travers la peau, soit par son ingestion par voie buccale. Le cycle est direct à un seul hôte (Fig.1)

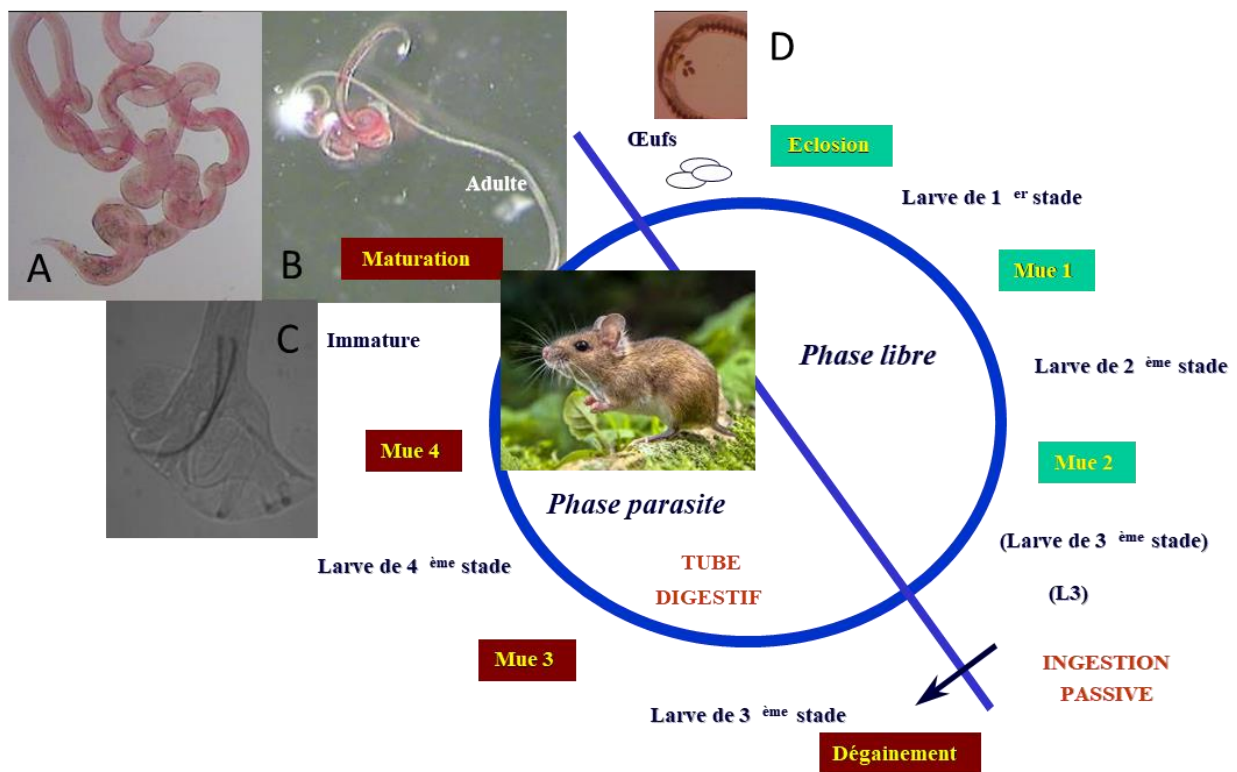


Figure1 : Cycle de vie d'un nématode Trichostrongylina, A : femelle d'*Heligmosomoides* sp. B. mâle et femelle d'*Heligmosomoides* sp. C Bourse caudale du mâle d'*Heligmosomoides* sp, D. ponte de femelle d'*Heligmosomoides* sp

J'ai débuté cet axe de recherche sur les cycles biologiques des parasites lors de mon DEA puis de ma thèse. J'ai travaillé dans un premier temps sur les trichostrongyles. Ils constituent un des groupes numériques les plus importants, sont présents chez la plupart des vertébrés terrestres et sont distribués dans le monde entier. La classification du groupe, basée principalement sur des caractères morphologiques et sur l'évolution de ces caractères a été proposée par Durette-Desset et Chabaud (1977, 1981). La confrontation des nombreuses données morphologiques concernant les parasites, jointes aux données paléobiogéographiques fournies par les hôtes a permis aux auteurs de proposer un arbre phylétique de ce groupe qu'ils ont élevé, en 1993, au rang de sous-ordre. Les Trichostrongylina sont divisés en trois super-familles: les Trichostrongyloidea,

les Molineoidea et les Heligmosomoidea. Il est remarquable de constater que seuls les lagomorphes font partie du spectre d'hôtes de chacune des trois super-familles (Fig.2) et que, d'un point de vue phylétique, ils occupent une position "relais" entre des hôtes d'apparition plus ancienne tels que les oiseaux ratites, les amphibiens, les taupes, les musaraignes, le pangolin (devenu célèbre en 2020) et hôtes ayant peu évolué depuis l'apparition de leurs ancêtres à l'Eocène et des hôtes d'apparition plus récente (Miocène ou Pliocène) comme les ruminants ou les rongeurs arvicolidés (Durette-Desset et Chabaud, 1977).

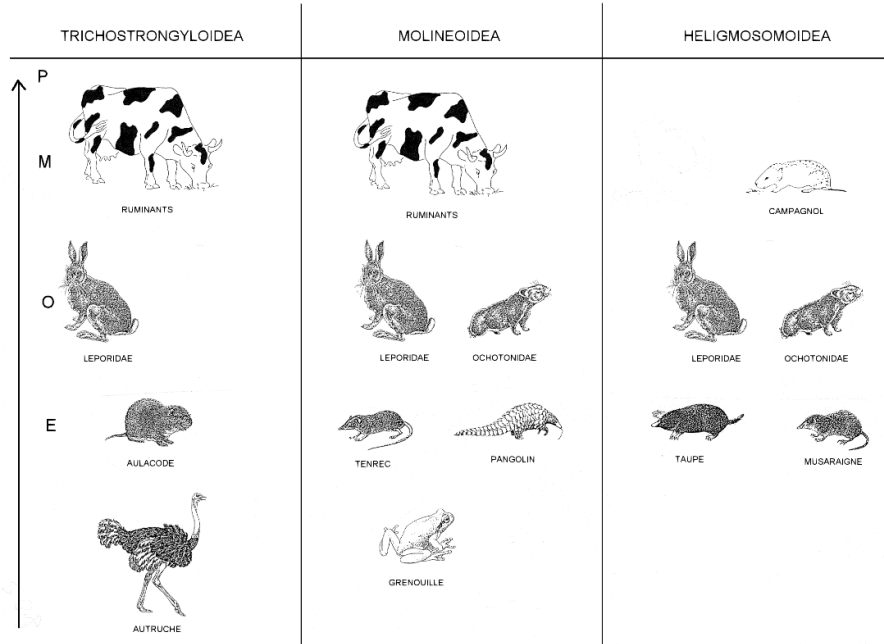


Figure2 : Position phylogénétique des Trichostrongles parasites de lagomorphes dans chacune des trois superfamilles E : Eocène, O : Oligocène, M : Miocène, P : Pliocène. D'après Audebert, 1999.

Ce passage entre des groupes d'hôtes appartenant à des lignées différentes, est un phénomène très général chez les trichostrongles et a été désigné par Chabaud en 1965, comme le phénomène de capture, repris par les anglo-saxons sous le nom de "host-switching". Le nématode est capable de passer d'un groupe d'hôtes à un autre groupe d'hôtes, en subissant un isolement qui aboutit à une spéciation plus ou moins grande. Chez les trichostrongles, il y a rarement évolution parallèle entre la lignée de l'hôte et celle du parasite. Dans chacune des trois super-familles, les captures se seraient faites chez des hôtes ayant le même régime alimentaire, c'est à dire les gros mangeurs d'herbe, lagomorphes, ruminants et rongeurs arvicolidés.

Cette hypothèse est étayée par la biologie des parasites. Alors que chez la majorité des trichostrongles, le stade infestant est dégainé, c'est-à-dire que la mue 3 a eu lieu dans le milieu extérieur, la pénétration se fait par voie cutanée et il existe une migration par voie pulmonaire que l'on rencontre chez les trichostrongles apparus avant et durant l'Eocène. Chez les herbivores stricts, un nouveau type de cycle apparaît avec persistance de la larve engainée, un mode de pénétration uniquement buccal avec dégainement de la L3 dans l'estomac et la réduction de la migration qui est seulement tissulaire chez l'hôte vertébré. L'objectif principal de mon étude était d'infirmier ou de confirmer pour chaque super-famille, le rôle des lagomorphes dans l'évolution des trichostrongles en utilisant principalement les données biologiques et morphologiques. Mon travail a porté sur les points suivants:

1) réaliser un ou plusieurs cycles de parasites de lagomorphes dans chacune des trois super-familles.

2) réaliser le cycle de parasites de ruminants chez un modèle lagomorphe ; le lapin ou l'ochotone ou chez les rongeurs arvicolidés (campagnol), pour apprécier le niveau de parenté entre les parasites de lagomorphes et ceux de ruminants ou de rongeurs arvicolidés.

## 1.1. Les nématodes Trichostrongyloidea

### 1.1.1. Le cas des *Trichostrongyloidea* parasites de lagomorphes

#### a. Les Trichostrongylidae

Mon premier objectif a consisté à réaliser le cycle d'un trichostrongyle du lapin *Trichostrongylus retortaeformis* (Dujardin, 1845) chez son hôte naturel, la réalisation de ce cycle devant servir de référence pour l'étude d'autres cycles de parasites appartenant à ce sous-ordre. Différents aspects ont été abordés : la morphogénèse, la chronologie du cycle et la distribution du parasite chez l'hôte (Audebert et al, 2000a). Le matériel provenait d'une souche expérimentale de l'INRA de Nouzilly.

#### - La morphogénèse

Cette étude est la première description du développement morphologique de *T. retortaeformis*, parasite intestinal (Fig.3) et bien que le genre *Trichostrongylus* ait une réelle importance vétérinaire, il existait peu de données sur la morphogénèse de ces parasites. Nous avons pu mettre en évidence que les stades libres possèdent 16 cellules intestinales. La L3 a une queue avec trois tubercules comme pour *T. rugatus* (Beveridge et Barker, 1983). Enfin chez la L3 de *T. retortaeformis*, il existe de petites expansions latérales. Ces structures sont également présentes chez *T. colubriformis* (Wharton, 1986) et *T. rugatus* (Barker et Beveridge, 1983) (Fig. 3).

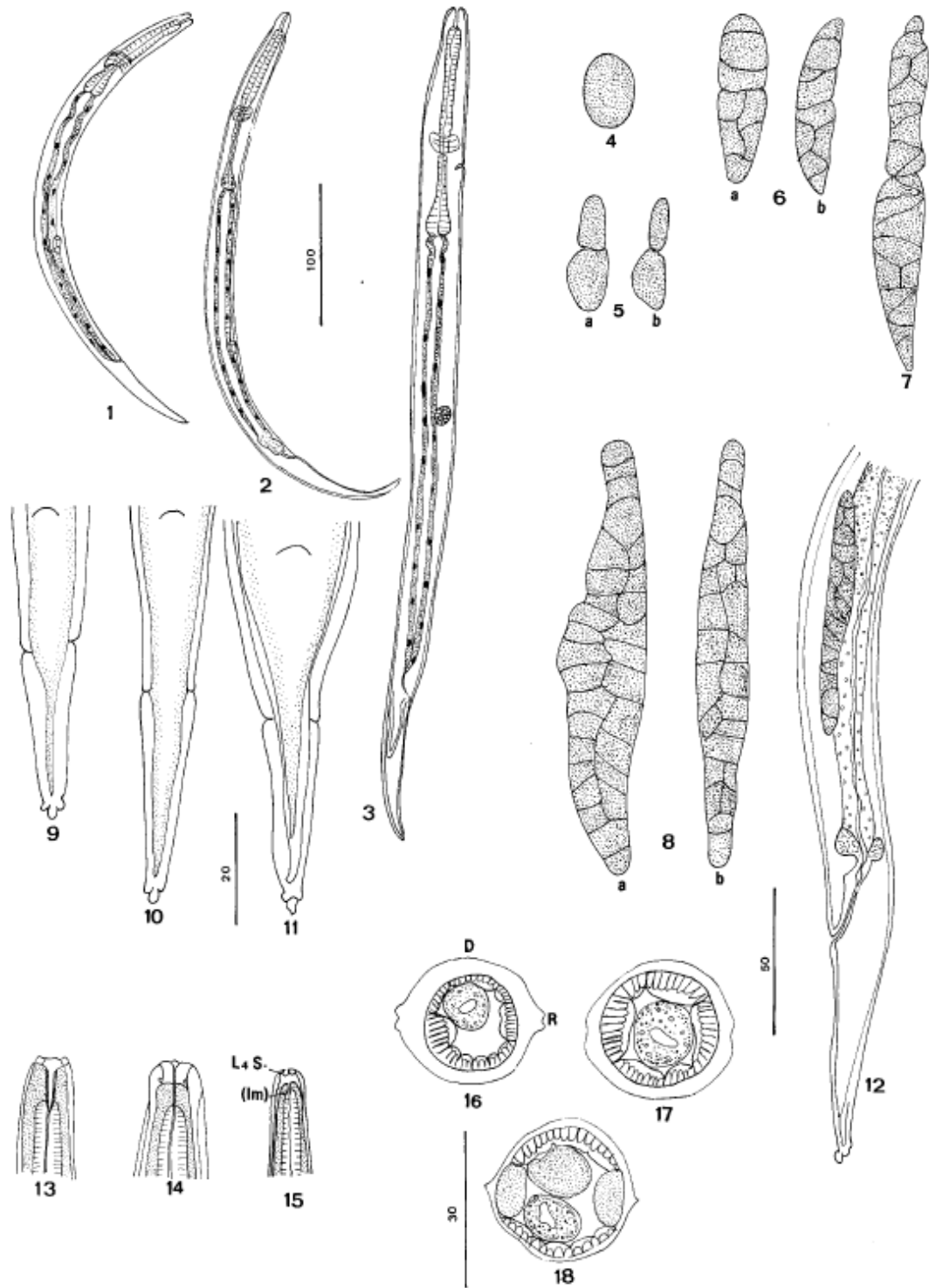


Figure 3: Figs 1–18. Morphogénèse des stades libres et parasites de *Trichostrongylus retortaeformis*. 1–3. Stades libres. 1. L1 à 4h après éclosion. 2. L2 à 2 jours après éclosion. 3. (L3) à 5 jours après éclosion. 4–8. Ebauches génitales. 4. L3, primordium génital. 5. mâle, (a) vue ventrale, (b) vue latérale droite à 1 jour. 6. Mâle, (a) Vue ventrale (b) vue latérale gauche à J2 après infestation. 7. mâle, vue ventrale à DPI 2. 8. Femelle, (a) vue ventrale (b) vue latérale gauche à DPI 2. 9–12. Queues. 9. L3, vue ventrale à DPI 1. 10. L3, femelle, vue ventrale à DPI 2. 11. L3, mâle, vue ventrale à DPI 2. 12. (L4), femelle, vue latérale gauche à DPI 2. 13–15. Têtes. 13. L3, vue médiane à DPI 1. 14. (L4), femelle, vue médiane à DPI 2. 15. L4, mâle, vue latérale droite à DPI 5. 16–18. Coupes transversales au milieu du corps. 16. L3 à DPI 2. 17. (L4), femelle à DPI 2. 18. L4, mâle, à DPI 4.

HPH, heures après l'éclosion; DPH, jours après l'éclosion; DPI, jours post l'infestation; (L3), L3 gainé dans la cuticule de L2; (L4), L4 gainée dans la cuticule de L3; L4 S, gaine du L4; (Im), ver immature gainé dans la cuticule de L4; R, à droite; D, dorsal. Echelles: 1, 2, 3, 100 mm; 4–11, 13–17, 20 mm; 12, 50 mm; 18, 30 mm. D'après audebert et al. (2000a)

L'identification du sexe peut se faire sur les L3 parasites à partir du 2<sup>ème</sup> jour post infestation grâce à l'élongation et la position de l'ébauche génitale des larves (Fig.4). Enfin nous avons observé que 80% de la population de parasites est retrouvée au niveau du premier tiers de l'intestin de l'hôte.

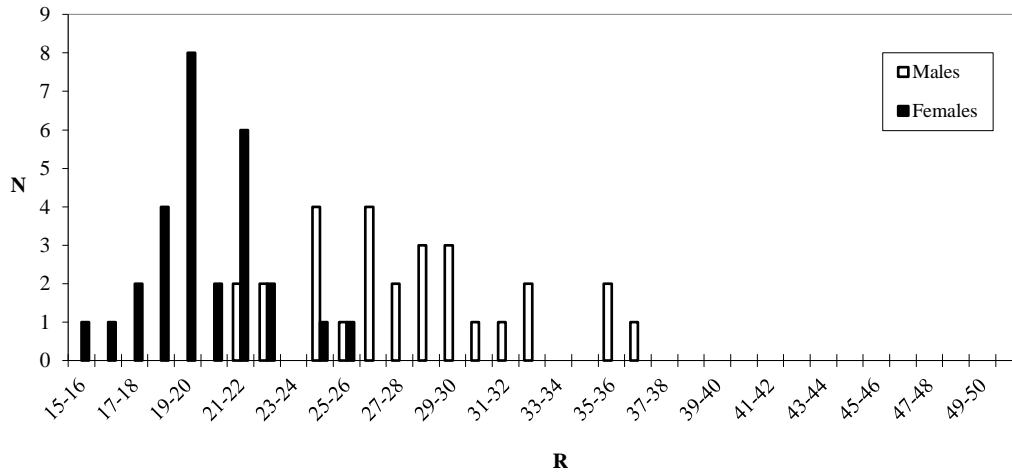


Figure 4 : Identification des sexes sur les L3 parasites à J2 post infection, de *Trichostrongylus retortaeformis*. En ordonnées (N) nombre de spécimens collectés dans chaque classe, En abscisse, (R) classes, chaque classe représente le ratio en pourcent (R) De la distance entre le milieu du primordium génital et l'extrémité postérieure du corps sur la longueur totale du corps de la larve. L'ébauche génitale se développant aussi bien vers l'avant que vers l'arrière du corps, le choix de l'hémi-ébauche permet de mieux apprécier la migration de l'ébauche vers l'arrière. A J2 post infestation, la migration du primordium génital vers l'arrière est significative. D'après Audebert et al., (2000a)

#### - La chronologie du cycle de vie

Notre étude a porté à la fois sur les stades libres et les stades parasites, ce qui nous a permis de mettre en évidence très peu de différences dans la chronologie avec les cycles de *Trichostrongylus* parasite de ruminants (Audebert et al., 2002 b). Cette similarité des cycles de vie chez les parasites de lagomorphes et de ruminants, confirme notre hypothèse sur les relations entre le genre *Trichostrongylus* et ces deux groupes d'hôtes (Durette-Desset, 1985).

#### - Les migrations du parasite chez l'hôte

Enfin, avec ce modèle, je me suis intéressée aux migrations du parasite dans l'intestin grêle du lapin (Audebert et al., 2003 a). Avec le Dr Vuong nous avons observé qu'entre 12h post infection et 5 jours, 2 à 16% des parasites sont au niveau des capillaires du stroma de la muqueuse intestinale, le reste de la population étant dans la lumière. Les auteurs ayant travaillé sur *T. retortaeformis* (Barker et Ford, 1975) et sur *Trichostrongylus spp.* parasites de ruminants (Barker, 1974, 1975 ; Coop et Angus, 1975 ; Taylor et Pearson, 1979 et Barker et Beveridge, 1983) parlent de « tunnel » sous l'épithélium, ce que nous avons interprété comme la lumière des cryptes glandulaires. Nous avons considéré compte tenu de nos observations que la présence des vers dans le stroma des villosités est le résultat d'une migration active. Ford en 1971 observait que 0.05% de sa population de *T. colubriformis* était dans les canaux lymphatiques drainant la muqueuse intestinale du mouton. D'un point de vue évolutif, cette migration peut être interprétée comme un « souvenir ancestral » de la migration sanguine des nématodes Strongylida tels que les ankylostomes (Chabaud, 1955). Cette migration dans les tissus de l'hôte est connue chez les deux autres superfamilles ; en effet, chez *Nematodirus battus* (Molineoidea) il y a une « profonde pénétration (Mapes et Coop, 1972) et une formation de pseudokystes chez *Heligmosomum mixtum* et

*Heligmosomoides* sp. (N'Zobadila et al., 1996) (Heligmosomoidea). Le fait que peu de larve entrent dans la muqueuse peut être interprété comme un processus évolutif qui tend à aller vers la disparition de cette migration (N'Zobadila et al., 1996). En effet chez *Nematodirus abnormalis* il n'y a plus aucune migration (Beveridge et al., 1985).

#### b. Les Haemonchidae

Après la réalisation du cycle d'un Trichostrongylidae chez son hôte naturel, le lapin, nous avons été amenés à réaliser le cycle d' Haemonchidae *Graphidium strigosum* (Dujardin, 1845) chez son hôte naturel qui est également le lapin. Là encore il s'agissait d'avoir un cycle qui nous permette des comparaisons avec les parasites de Ruminants. Le matériel qui a servi pour l'étude provient d'une souche sauvage prélevée dans les estomacs de lapin de garenne pris à l'arboretum de Chèvreloup, en France. Ce travail a été finalisé et publié avec un étudiant, J. Massoni, (Massoni et al., 2011).

##### -La morphogénèse

Les stades libres présentent 16 cellules intestinales, l'œsophage des L1 et L2 est rhabditoïde et devient strongyloïde chez la (L3). La vésicule céphalique absente, la queue de la L3 pointue et celle de la L4 et de l'adulte arrondie. Une aile latérale est présente chez la L3 mais absente chez la L4. Il est possible de distinguer le sexe des larves à J8 post infection, versus J6 pour *H. contortus* (Veglia, 1916).

Morgan (1928) et Threlkeld (1934) avaient étudié les stades libres de *Teladorsagia circumcincta* et Veglia (1916) *Haemonchus contortus* tous deux Haemonchidae parasites de ruminants. Nos résultats, sont cohérents avec ces auteurs et montrent que ce stade de 16 cellules intestinales (Fig. 5) est retrouvé chez tous les Trichostrongyloidea (Audebert et Durette-Desset, 2007). Les stades parasites présentent également une morphogénèse identique à celle de *H. contortus*, (Veglia, 1916).

##### -la chronologie du cycle de vie

Les œufs éclosent entre 14h et 18h et la première mue apparait en même temps chez les Haemonchidae de lagomorphes et ceux de ruminants. (Veglia, 1916 ; Threlkeld, 1934). La phase parasite de *G. strigosum* a été décrite par Wetzel et Enigk (1937) et leurs résultats sont différents de nos observations : la mue 3 commence à 2 jours post infestation (JPI) alors que qu'elle est à 9 JPI (Fig 6). La 4<sup>ème</sup> mue est entre 7 à 18 JPI contre 24 JPI et enfin la période prépatente (date d'apparition des premiers œufs) dure 13 jours comparée à 42 jours pour nos expériences. Par contre Nickel et Haupt (1986) ont une 3<sup>ème</sup> mue à 8 JPI et les adultes apparaissent à 34 JPI, et la période prépatente est de 40 jours. Ces résultats semblent plus en accord avec les nôtres. Cependant, Wetzel et Enigk (1937) expliquent qu'ils observent une différence dans la durée de la période prépatente en fonction de la dose d'infestation, à savoir plus la dose infestante est faible, plus la période prépatente est courte. Mais Cabaret (1981) donne une période prépatente de 35 jours avec 100 larves et nous avons utilisé 200 larves. Cette hypothèse de Wetzel et Enigk (1937) est réfutable. Cabaret (1981) suggère qu'il peut y avoir différents facteurs qui affectent la période prépatente tels que l'âge des larves, leur physiologie, la durée de conservation au froid et également la période à laquelle les hôtes sont infectés. Sur ce dernier point Michel, (1974) suggère qu'il peut y avoir des arrêts de développement du parasite.

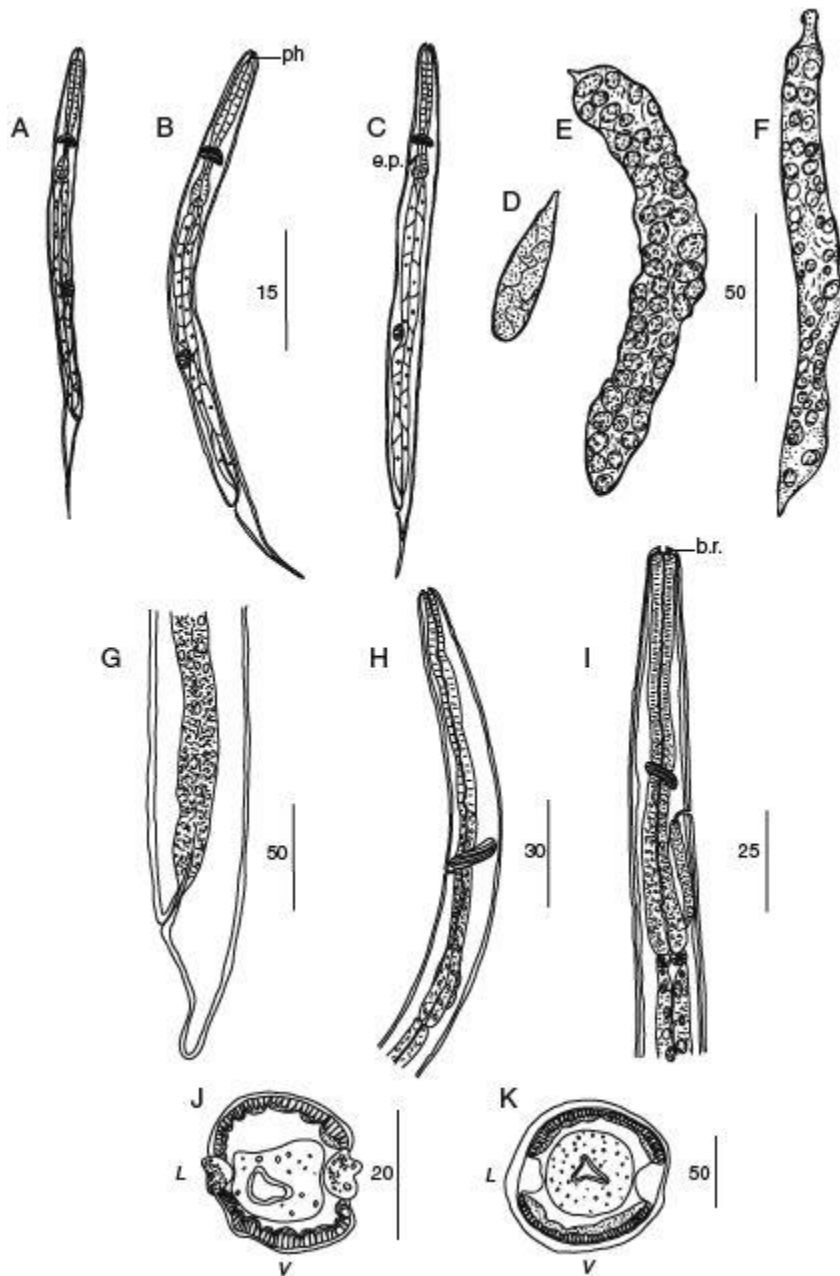


Figure 5: Morphogénèse des stades de vie libres et parasites de *Graphidium strigosum* (Dujardin, 1845). Stades de vie libres (a – c). L1 de 21 h après éclosion, vue latérale droite; b L2 de 49 h après l'éclosion, vue latérale gauche; c (L3) par 5 DAH, vue latérale gauche. Stades parasitaires (d – k). d – f L3 ébauche génitale; d à 5 DAI; e à 6 DAI; f à 7 DAI; g Queue L3 à 7 DAI, vue latérale gauche; h, i extrémités antérieures; h L3 à 1 DAI, vue latérale gauche; i (L4) à 8 DAI, vue latérale droite. j – k Sections transversales au milieu du corps, j L3 à 2 DAI; k L4 à 14 DAI. b.r. Anneau buccal, DAI jour après infection, DAH jour après éclosion, e.p. pore excréteur, larve L1 du premier stade, larve L2 du deuxième stade, (L3) larve 3 enveloppée dans la cuticule L2, larve 3 L3, (L4) larve 4 enveloppée dans la cuticule L3, larve L4 4, l gauche, ph. pharynx, v face ventrale. Echelles: a–c 15 μm, d–g, k 50 μm, h 30 μm, I 25 μm, j 20 μm. (Massoni et al., 2011)

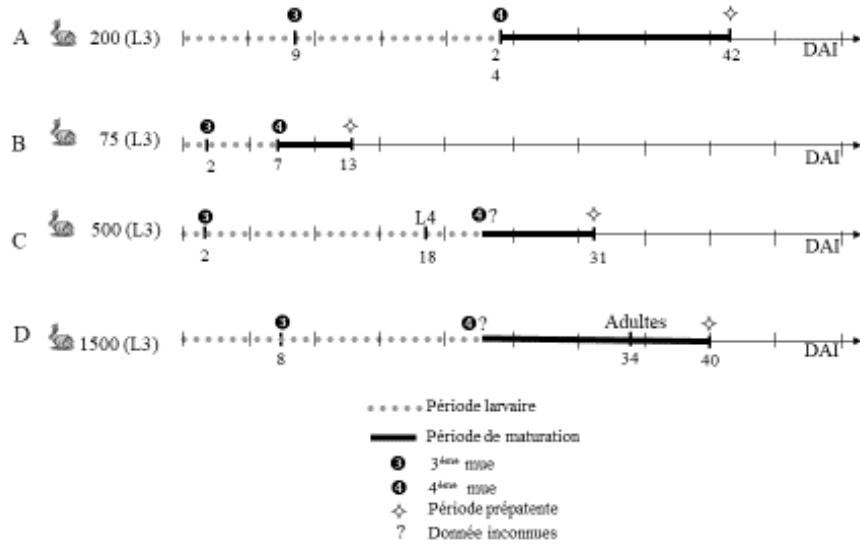


Figure6: Phase parasite du cycle de *Graphidium strigosum* chez le lapin. A. nos données avec 200 (L3), B. Wetzel et Enigk, 1937 avec 75 (L3), C. Wetzel et Enigk, 1937 avec 500 (L3) Mue 4: pas de donnée, D. Nickel et Haupt, 1986 avec 1500 (L3) Mue 4: pas de donnée. DAI Jour après infestation

### 1.1.2. Le cas des *Trichostrongyloidea* parasite de ruminants

#### a. Les Trichostrongylidae

Deux autres cycles parasitaires ont été réalisés à l'aide de souches expérimentales fournies par l'INRA de Tours ; ceux de *Trichostrongylus colubriformis* (Giles, 1952), de *Trichostrongylus vitrinus* (Loos, 1905). Ces deux espèces parasitent l'intestin grêle des ruminants (mouton, chèvre ou vache). Ces deux cycles ont été testés chez un hôte expérimental le lapin. Le but de cette étude était de corroborer en utilisant des critères biologiques, les hypothèses établies sur des critères morphologiques sur l'évolution du genre *Trichostrongylus* chez différents hôtes. Chez le lapin, seulement deux espèces de *Trichostrongylus* ont été étudié : *T. retortaeformis* parasite de lagomorphes (Ford, 1971 ; Haupt 1973 ; Audebert et al., 2000 et 2002) et *T. axei* (Cobbold, 1879), un parasite de ruminant (Haupt et Nickel, 1975, Lyons et al., 1987, 1996). Nous avons également des données sur la présence de *Trichostrongylus spp.*, parasites de ruminant, infectant naturellement les lagomorphes : *T. colubriformis* chez le lapin (Roberts, 1935) et chez le lièvre (Skimore 1932) et un seul mâle de *T. vitrinus* retrouvé chez le lapin (Roberts, 1935). Le lapin avait souvent été utilisé comme modèle expérimental pour *T. colubriformis* afin de tester le taux d'infection de différentes souches (Ciordia et al., 1966 ; Purvis et Sewell, 1971, 1972) ou pour des études histopathologiques (Besubik et al., 1988 ; Hoste et Mallet, 1990). Ces deux espèces se développent chez l'hôte expérimental avec une production d'œufs. Ceci n'est pas surprenant, puisque ces deux espèces ont été retrouvées comme parasite du lapin ou du lièvre dans le milieu naturel. Cependant le taux d'installation du parasite est plus faible chez *T. vitrinus* que chez *T. colubriformis*. Ces résultats peuvent indiquer que *T. colubriformis* est plus proche phylogénétiquement de *T. retortaeformis* que de *T. vitrinus*. Morphologiquement ceci peut s'expliquer ; *T. colubriformis* présente une bourse caudale très similaire à *T.*

*retortaeformis*, sauf au niveau de la côte dorsale : en effet, les côtes 9 et 10 divergent au même niveau de la côte dorsale chez *T. retortaeformis*, alors que la divergence des côtes 9 est plus proximale chez *T. colubriformis* (Audebert et al., 2003 b).

Toutes les infestations de *Trichostrongylus spp.* de ruminant sur le lapin donnent les mêmes résultats : un allongement de la période prépatente comparée à celle de *T. retortaeformis* chez le lapin, son hôte naturel. Cet allongement semble dû à un allongement de la période larvaire. Audebert et al., (2002 b) ont souligné que dans les infections expérimentales chez les hôtes naturels, la période prépatente des *Trichostrongylus spp.* de ruminant est plus longue que chez *T. retortaeformis*. Cette adaptation aux ruminants semble principalement associée à l'apparition tardive de la quatrième mue. Cette mue semble donc être un point clé du cycle de vie. La comparaison des cycles de vie obtenus chez le lapin et chez les ruminants a montré que l'apparition de la mue 4 était (Fig. 7) : (1) courte chez le lapin infecté par *T. retortaeformis*, spécifique de cet hôte, (2) légèrement plus long pour les *Trichostrongylus spp.* spécifiques de ruminant chez les ruminant et enfin (3) plus longues chez les lapins infestés par des parasites de ruminants. Le transfert de *Trichostrongylus spp.* des lagomorphes vers les ruminants ainsi que des ruminants vers les lagomorphes peut se produire par de légers changements dans la cinétique du développement. Ces résultats sont compatibles avec les hypothèses émises sur les relations phylogénétiques chez les Trichostrongylinea (Durette-Desset, 1985, Durette-Desset et al., 1999).

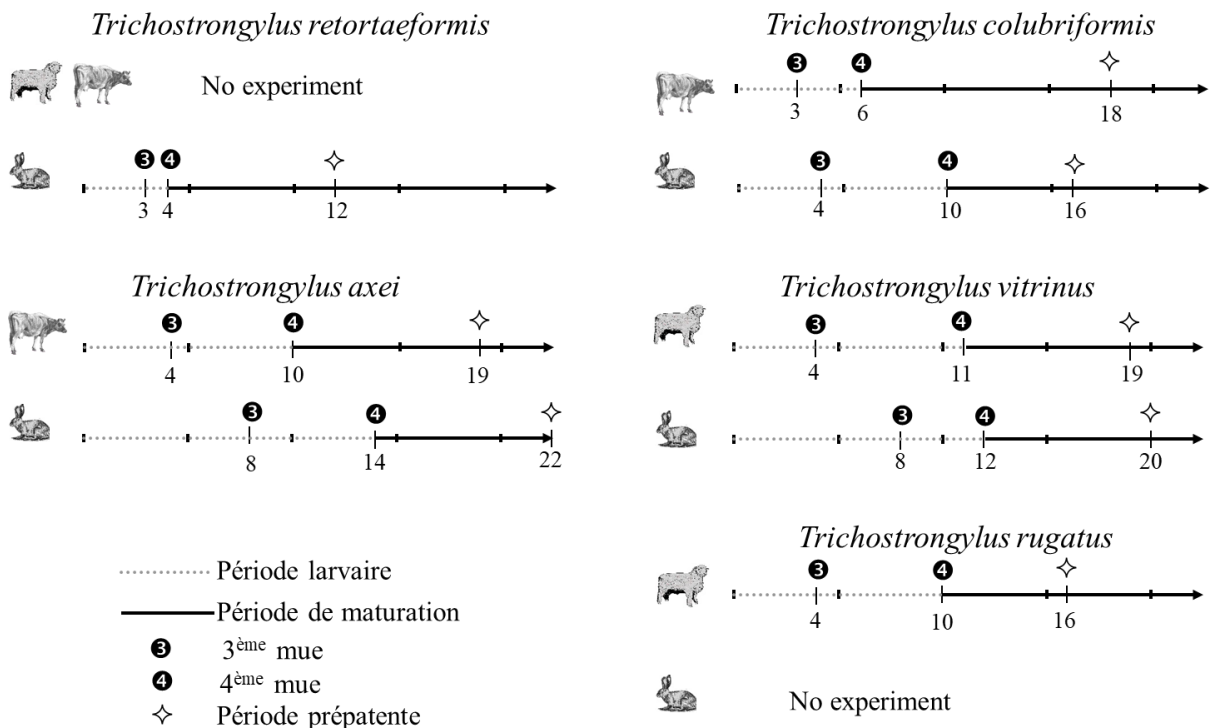


Figure 7: Chronologie de la phase parasite du cycle de *Trichostrongylus spp.* chez l'hôte naturel et l'hôte expérimental. *Trichostrongylus colubriformis* chez le veau (Douvres, 1957, Bizzel and Ciordia, 1965), *Trichostrongylus vitrinus* chez le mouton (communication personnelle, Pierre Taranchon, Merck, France), *Trichostrongylus axei* chez le veau (Douvres, 1957) et chez le lapin (Haupt and Nickel, 1975), *Trichostrongylus rugatus* chez le mouton (Beveridge and Barker, 1983)

## b. Les Haemonchidae

Nous avons tenté de réaliser les cycles de *Teladorsagia circumcincta* et *Haemonchus contortus*, Haemonchidae, parasites de la caillette de ruminants sur le lapin, comme

hôte expérimental. Tous les bilans parasitaires après infection par ces deux parasites étaient négatifs à l'exception d'une de nos infestations à 5000 larves de *Teladorsagia circumcincta* où nous avons retrouvé à 12h PI, 8 L3 dans l'estomac et 1 dans l'intestin. Zebrowska-Plata (1980) a observé que *T. circumcincta* était incapable d'atteindre la maturité sexuelle chez les lapins et que le développement n'avait lieu qu'avec 5 000 larves ou plus (L3). Wood et Hansen (1960) ont aussi essayé d'infester 75 lapins avec 100 000 *H. contortus* (L3) en utilisant un inoculum mélangé avec des larves de *Trichostrongylus colubriformis* (L3). Cependant, aucune larve de *H. contortus* n'a été observée à la nécropsie. Dans une seconde expérience, ils ont administré 100 000 *H. contortus* L3 dégainées artificiellement (dont on a enlevé la cuticule de la L2 en les passant sur des billes par frottement) à deux lapins. Le lapin autopsié à 16 JPI contenait huit femelles immatures et cinq mâles immatures, tandis que le lapin autopsié à 21 JPI avait un mâle adulte et une femelle adulte. Hutchinson et Slocombe (1976) ont confirmé que le développement n'est possible qu'avec des larves dégainées d'*H. contortus* L3. En utilisant 500 (L3), ils ont trouvé des mâles et des femelles immatures à 12 JPI et 35 JPI. Avec 200 000 (L3), ils ont trouvé une forte proportion de L4 inhibée, ainsi que des femelles adultes contenant des œufs non embryonnés, aucun mâle adulte et aucun œuf dans les fèces. Hutchinson et Slocombe (1976) ont suggéré que ce faible taux de d'installation d'*H. contortus* chez les lapins était due à la différence de pression partielle de dioxyde de carbone entre l'estomac du lapin et du rumen et de la caillette des ruminants. En ce qui concerne les Haemonchidae de ruminants, Rogers et Sommerville (1968) avaient déjà noté la nécessité de niveaux élevés de dioxyde de carbone pour le dégainement des larves (L3) d'*H. contortus* et Sommerville (1964, 1966) a noté la même chose pour le développement de L4.

En conclusion, il est possible de reproduire un cycle de vie parasitaire limité de *T. circumcincta* chez le lapin en utilisant des larves (L3) engainées, bien que les vers adultes ne produisent pas d'œufs dans les fèces. Chez *Haemonchus*, un cycle de vie parasitaire est possible chez le lapin si des larves utilisées sont dégainées artificiellement. Cependant, Il y a des arrêts de développement au stade immature et les vers ne parviennent pas à maturité complète. Ces observations sont en accord avec les connaissances phylogénétiques actuelles, car le genre *Teladorsagia* est morphologiquement plus proche des autres parasites lagomorphes (*Hyostromylus* et *Graphidium*) que ne l'est *Haemonchus* (Durette-Desset et al., 1999).

Nous avons cependant comparé la phase parasitaire de ces parasites de ruminants avec celle de *G. strigosum* (fig. 8). Certains auteurs ont étudié le cycle biologique des *Haemonchidae*, parasites des ruminants. Chez *Ostertagiinae*, le cycle de vie de *T. circumcincta* a été étudié chez les moutons (Threlked, 1934, Sommerville, 1953, 1954, Denham, 1969 et Dash, 1985) et celui d'*Ostertagia ostertagi* (Stiles, 1892) chez le veau (Threlked, 1946, Douvres, 1956 et Rose, 1969). Chez les *Haemonchinae*, le cycle de vie de *Haemonchus placei* (Place, 1893) a été étudié chez le veau (Bremner, 1956) et *H. contortus* chez le mouton (Veglia, 1916, Silverman et Patterson, 1960, Coadwell et Ward, 1975, Dash, 1985) (fig. 8).

D'après nos expériences, la période larvaire de *G. strigosum* chez les lagomorphes est plus longue que celle des *Haemonchidae* chez les ruminants, et la période de maturation de la quatrième mue à la période prépatente est également plus longue. Malgré la variabilité de la phase parasitaire chez les ruminants, la période larvaire est toujours terminée dans les 11 JPI et la période prépatente ne dépasse pas 24 JPI (Fig.7). Chez *Graphidium*, la période larvaire est de 24 JPI et la période prépatente est de 42 JPI. Chez *H. contortus*, qui présente le cycle de vie le plus court, la période larvaire représente 82% de la période prépatente. Chez *H. placei*, qui présente le plus long cycle de vie, la période larvaire est de 46% de la période prépatente. Chez *G. strigosum*, ce



## 1.2. Les nématodes Molineoidea

Les Molineoidea sont la seconde super-famille des Trichostrongylina (Fig. 2), ils parasitent les amphibiens, tenrecs, pangolins etc..., les lagomorphes (lapin, lièvre et ochetone) et les ruminants. Chez les Molineoidea, nous avons étudié les *Nematodirinae* parasite de lagomorphes et de ruminants. Tout comme les Trichostrongyloidea ils ont un cycle direct avec une particularité ; les trois premiers stades larvaires se développent à l'intérieur de l'œuf jusqu'à la (L3), alors que chez les Trichostrongyloidea, c'est le stade L1 qui sort de l'œuf.

La sous-famille des Nematodirinae (Molineoidea, Molineidae) regroupe à la fois des parasites de lagomorphes et de ruminants, morphologiquement caractérisée par la présence d'une corona radiata et une division totale de la côte dorsale.

### 1.2.1 *Le cas des Molineoidea parasite de lagomorphes et de ruminants chez leurs hôtes naturels*

#### a. Chez les lagomorphes

Aucun cycle de vie de Molineoidea parasite de lagomorphes n'a été étudié. J'ai choisi le cycle de vie de *Nematodiroides zembrae* (Bernard, 1965) comme modèle de référence pour le développement des Nematodirinae chez le lapin, son hôte naturel. La morphogénèse de *Nematodiroides zembrae* présente des caractéristiques communes suivantes: (1) les stades de vie libre ont 8 cellules intestinales; (2) les L4 ont une vésicule céphalique et une corona radiata; (3) Les queues L1 et L2 sont en forme de fouet; et (4) L3 ont deux ailes latérales bifides et les L4 présentent un synlophe avec 10 crêtes cuticulaires orientées du ventre vers le dos avec un axe d'orientation confondu avec l'axe sagittal. (Fig. 9).

#### b. Chez les ruminants

Cinq cycles de cinq espèces appartenant au genre *Nematodirus* ont été étudiés chez les ruminants (cf Anderson, 2000). Trois cycles de vie ont été étudiés chez le mouton, *Nematodirus abnormalis*, Mai 1920 par Beveridge et al. (1985), *N. battus* Crofton et Thomas, 1951 par Thomas (1957, 1959a, 1959b) et Mapes et Coop (1972), et *N. spathiger* (Railliet, 1896) par Kates et Turner (1955). Deux cycles de vie ont été étudiés chez les veaux, *N. helvetianus* May, 1920 par Herlich (1954) et *N. filicollis* (Rudolphi, 1802) par Thomas (1959a, 1959b).

La morphogénèse de *Nematodirus* spp. chez les ruminants présente les mêmes caractéristiques que celle du genre *Nematodiroides* chez les lagomorphes. La seule différence concerne un élément du synlophe. Chez *Nematodirus abnormalis* les crêtes sont orientées perpendiculairement à la paroi du corps. Il n'y a pas d'axe d'orientation (Fig.10). Les synlophes des L4 des autres espèces de *Nematodirus* n'ont pas été décrites. Tête: L4 a une vésicule céphalique et une corona radiata. En vue apicale, l'ouverture buccale est arrondie, il y a 4 papilles externes, 4 papilles céphaliques et 2 amphides (Fig.10 : 2, 5). Synlophe: L3 a deux ailes latérales bifides (Fig. 10: 1, 4) et L4 a un synlophe symétrique par rapport à l'axe sagittal avec 10 crêtes cuticulaires (Fig.10 : 3, 6).

Les cycles de vie des Nematodirinae chez leurs hôtes naturels sont les suivants: (1) les deux premières mues ont lieu dans l'œuf; (2) la phase libre du cycle dure de 10 à 15 jours à 24 °C; (3) les larves infestantes (L3) sont engainées; (4) l'infection se produit par voie

orale; infection par voie cutanée n'a pas été tenté; (5) Mue 3 se produit à 6 JPI (jour post infestation) chez *Nematodiroides* et entre 4 et 7 JPI chez *Nematodirus spp.*; et (6) la quatrième mue se produit à 12 JPI chez *Nematodiroides* et entre 10 et 12 JPI chez *Nematodirus*. La seule différence marquée est que la période prépatente est plus longue pour les *Nematodiroides* (21-22 jours) que pour les *Nematodirus spp.* (14 jours).

La comparaison avec les cycles de vie connus de *Nematodirus spp.* chez les ruminants (cf Anderson, 2000) nous a permis de vérifier si les données biologiques (morphogenèse et cycle de vie) sont conformes avec les données systématiques et phylétiques concernant les Nematodirinae (Audebert et al., 2002a).

D'un point de vue systématique les Nematodirinae des lagomorphes et des ruminants sont proches, étant les seuls chez les Molineidae à présenter une *corona radiata* et une division totale de la côte dorsale. Cependant, les 2 groupes sont différenciés par leur synlophe: chez les *Nematodiroides*, les crêtes cuticulaires ont un axe d'orientation dirigé du côté ventral au côté dorsal, tandis que chez *Nematodirus* les crêtes cuticulaires sont orientées perpendiculairement au corps. D'après Durette-Desset (1985) le synlophe de *Nematodiroides* est plus évolué que celui de *Nematodirus spp.*

Les données biologiques (morphogenèse et chronologie du cycle de vie), confirment les données systématiques. De plus, il est intéressant de noter que le caractère « synlophe » des larves de *Nematodiroides* du fait de crêtes orientées du ventre vers le dos (Fig. 9. 9) est plus « évolué » que celui de *Nematodirus* qui présente des crêtes perpendiculaires à l'axe du corp. D'un point de vue phylétique, ce caractère est significatif. Selon Durette-Desset (1979) et Durette-Desset et Chabaud (1981) la sous-famille des Nematodirinae s'est divisée environ vers la fin de l'Oligocène en 2 lignées évolutives, une chez les ruminants avec peu de changements du synlophe chez l'adulte et un autre chez les lagomorphes avec une grande diversification de ce synlophe. Les données fournies par la morphogenèse prouvent que cette division était déjà présente chez les stades larvaires, mais ceci ne permet ni de confirmer ni de réfuter l'hypothèse de rôle relais des lagomorphes dans l'évolution des Molineoidea (Audebert et al., 2002a). J'ai donc continué ces recherches sur les parasites de ruminants.

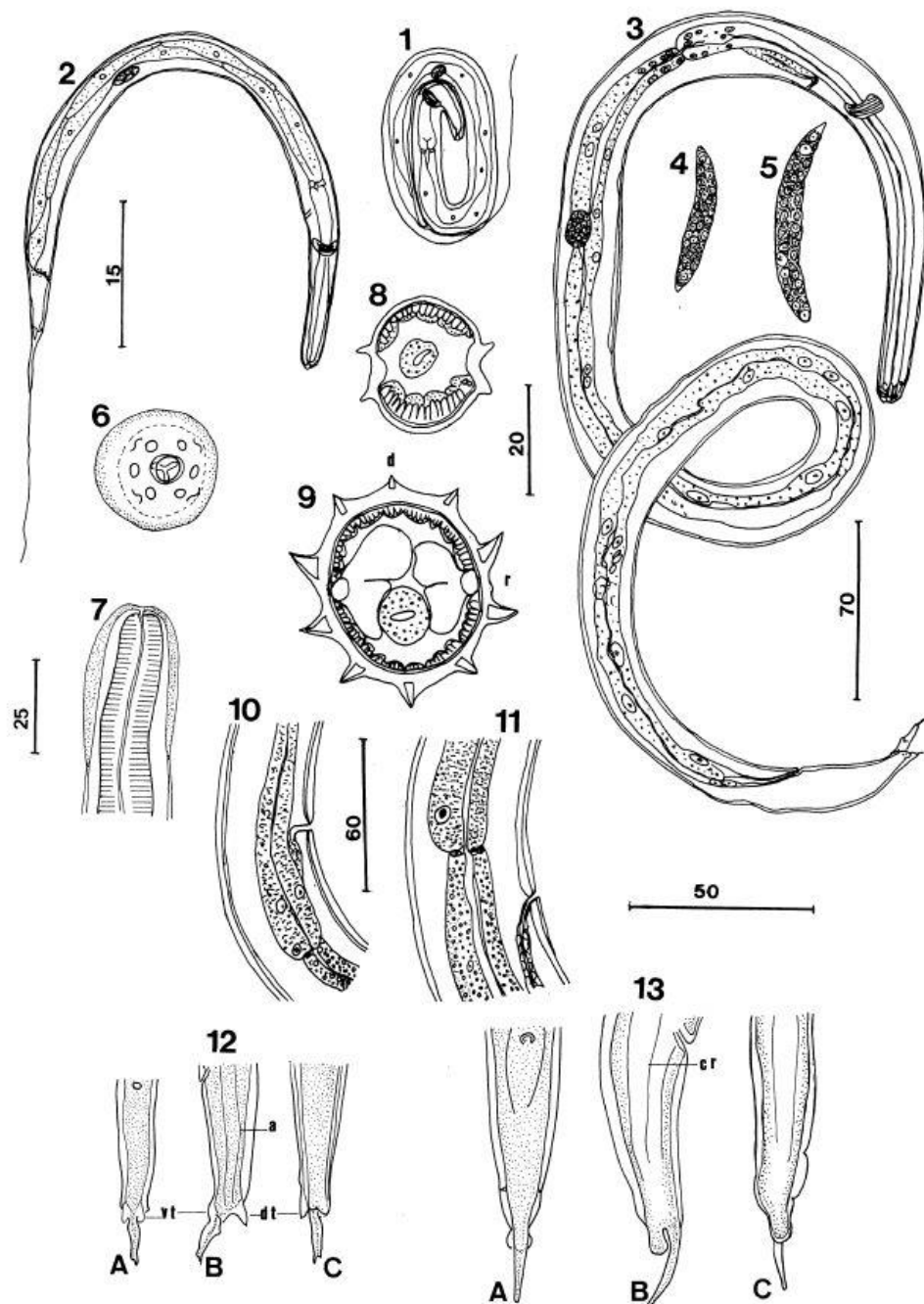


Figure 9: 1-2. Stades larvaires libres et parasites de *Nematodiroides zembrae* (Bernard, 1965) parasite de lapin. (1.) L2, dans l'oeuf 5 jours après la coproculture; (2.) (L3), dans l'oeuf 9 jours après la coproculture, vue latérale droite. Figures 3-13. Stades parasites de *Nematodiroides zembrae* (Bernard, 1965). (3.) L3, à 3 DAI, vue latérale droite. (4-5.) L3, ébauche génitale. (4.) à 4 DAI, vue latérale gauche. (5.) à 5 DAI, vue latérale droite. (6-7.) Tête. (6.) L4, mâle, à 10 DAI, vue apicale. (7.) L4, femelle, à 10 DAI, vue latérale droite. (8-9.) Coupes transversales au milieu du corps. (8.) L3 à 3 DAI; (9.) L4, mâle, à 8 DAI. (10-11.) Détail du pore excréteur et de la jonction œsophago-intestinale, vue latérale droite. (10.) (L4), femelle à 7 DAI; (11.) Im., mâle, à 18 DAI. (12-13.) Queue. (12.) L3, à 3 DAI; A. vue ventrale, B. vue latérale gauche, C. vue dorsale. (13.) L4, femelle, à 7 DAI; A. vue ventrale, B. vue latérale droite, C. vue dorsale. Abréviations: DAI: jours après l'infection; (L3): L3 enveloppée dans la cuticule de L2; (L4): L4 enveloppée dans la cuticule de L3; Im.: Ver immature. a: alae, cr: crête cuticulaire, d: côté dorsal, dt: extrémité dorsale, r: côté droit, vt: extrémité ventrale. Barres d'échelle: 1, 2: 15 µm; 3-5: 70 µm 6, 8-9: 20 µm; 7: 25 µm; 10-11: 60 µm; 12-13 (A,B,C): 50 µm. d'après Audebert et al., (2002).

### 2.2.2. *Le cas des Molineoidea parasite de ruminants chez un hôte expérimental le lapin comparaison avec les cycles sur l'hôte naturel*

Nous avons choisi d'étudier le cycle de vie de *Nematodirus spathiger*, parasite de ruminant, chez le lapin, un hôte expérimental et de le comparer à celui de *N. battus* parasite de ruminant également réalisé chez le lapin (Gallie, 1972, 1973 a, b) ainsi qu'aux cycles de vie de *Nematodirus spp.* décrits chez leur hôte naturel (cf Anderson, 2000).

Comme nous l'avons vu plus haut, les cycles de vie de cinq espèces du genre *Nematodirus* ont donc été étudiés chez leur hôte naturel, le mouton pour *N. abnormalis* (Beveridge et al., 1985), *N. battus* (Thomas, 1957, 1959 a, b), *N. spathiger* (Kates et Turner, 1955) et le veau pour *N. helvetianus* (Herlich, 1954) et *N. filicollis* (Thomas, 1959 a, b). Néanmoins, l'étude de ces cycles de vie dans un hôte expérimental n'a été réalisée que pour *N. battus* (Gallie, 1972, 1973 a, b). Knigth (1977), Hoste et Fort (1992) et Hoste et al. (1993) ont montré que le développement de *N. spathiger* est possible chez le lapin, (les œufs sont présents dans les fèces de l'hôte) mais le but de leurs expériences était de limiter l'utilisation des lapins comme hôtes expérimentaux aux études histopathologiques. Le but de cette étude du cycle d'un parasite de ruminant sur le lapin, était de corroborer en utilisant des critères biologiques, les hypothèses établies sur des critères morphologiques sur l'évolution des Nématodirinae. Tout comme cela avait été fait pour la super famille des Trichostrongyloidea (voir plus haut)

#### a. Morphogénèse

La plupart des données sur la morphogénèse des stades parasitaires des espèces du genre *Nematodirus* ont été fournies par Beveridge et al. (1985) pour *Nematodirus abnormalis*; Thomas (1957, 1959a), Mapes et Coop (1972) pour *N. battus*; Boulenger (1915), Thomas (1957, 1959a) pour *N. filicollis*; Herlich (1954) pour *N. helvetianus*; Boulenger (1915), Dikmans et Andrews (1933), Kates et Turner (1955), Thomas (1957) pour *N. spathiger*. Nos résultats pour *N. spathiger* apportent des compléments sur la tête, la queue et le synlophe de cette espèce mais également sur le genre *Nematodirus* pour lequel seules la tête et le synlophe de *N. abnormalis* ont été décrits par Beveridge et al. (1985).

À l'opposé des autres caractères, les queues présentent des différences selon le nombre et la forme des pointes caudales. La queue de la L3 de *N. abnormalis*, *N. battus* et *N. helvetianus* possède trois pointes caudales. Chez *N. abnormalis*, il y a une pointe dorsale et deux pointes latéro-ventrales de taille équivalente (Fig.10 : 8); chez *N. battus*, il y a une longue pointe médio-ventrale et 2 petites protubérances triangulaires situées du côté dorsal, à deux niveaux différents (Fig.10 : 9, 10); chez *N. helvetianus*, il existe une pointe médiane plus longue que les extrémités ventrales et dorsales (Fig.10 : 13). Cependant, il n'est pas possible de savoir si les pointes dorsales et ventrales sont doubles ou non puisque Herlich (1954) n'a pas fourni de dessin en vue médiane. Chez *N. filicollis* [selon Boulenger, 1915 (Fig.10 : 11 ab) mais pas Thomas, 1957 (Fig.10 : 12 ab)] et *N. spathiger* [d'après nos résultats mais pas Dikmans et Andrew, 1933 ; ni Thomas, 1957] il y a 4 pointes, la plus longue médiane, une petite dorsale un peu plus développée que la 2 ventrale (Fig.10 : 7 ac).

Les queues des L4 de *N. abnormalis* (Fig.10 : 15), *N. helvetianus* (Fig.10 : 21) et *N. spathiger* (Fig.10 : 14 ac) sont similaires avec un long filament médian et un gonflement

circulaire à la base de ce filament. Chez *N. battus* et *N. filicollis*, il n'y a pas de changements importants entre les queues de la L3 et de la L4. Chez *N. battus*, la protubérance proximale disparaît (Fig.10 : 16, 17) et chez *N. filicollis*, il n'y a pas de changement si l'on interprète correctement les dessins de Boulenger (1915) (Fig.10 : 18) et de Thomas (1959 a) (Fig.10 : 19). Il est intéressant de noter que les queues femelles de l'adulte [ou immatures (Fig.10 : 20)] sont toutes semblables entre elles et semblables à celles de *N. abnormalis*, *N. helvetianus* et *N. spathiger*. Cela signifie que pour ce caractère, *N. battus* et *N. filicollis* sont moins « évolués » que les trois autres espèces.

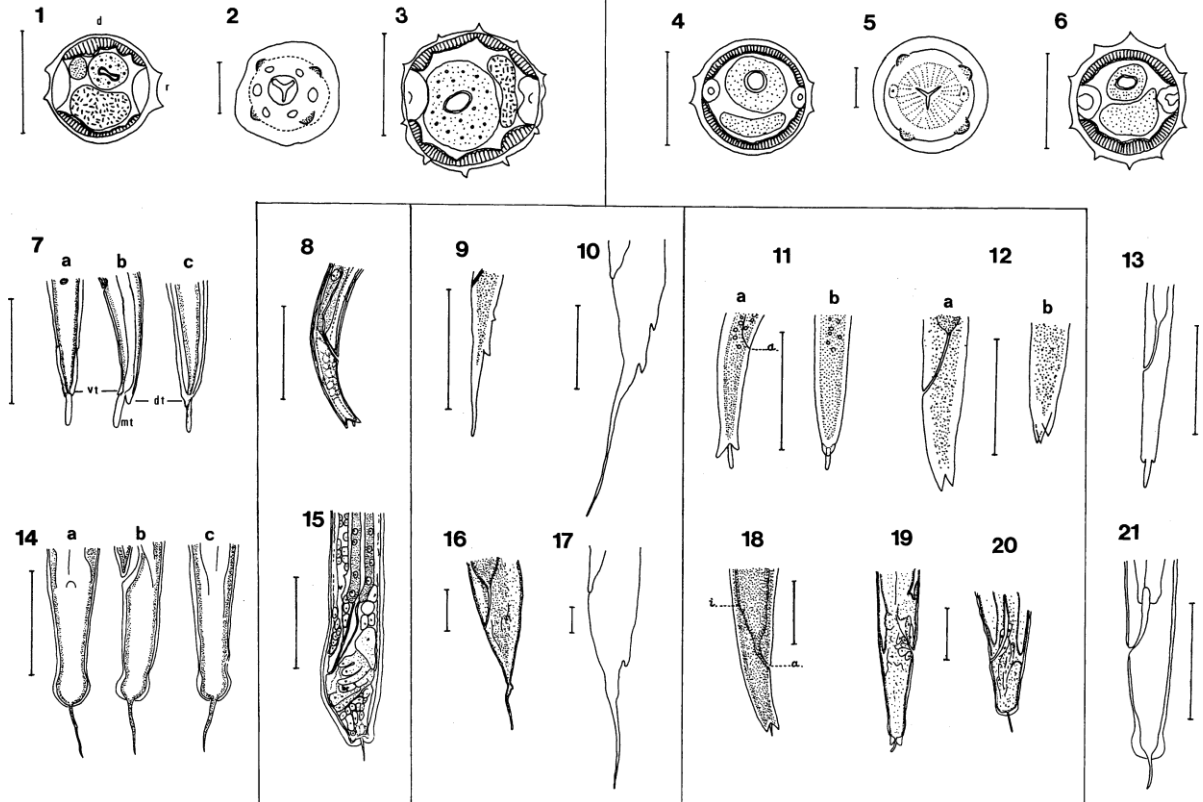


Figure 10. 1-21 Têtes, synlophes et queues de larves parasites de *Nematodirus* spp. Figures. 1-3, 7a-c, 14 a-c *Nematodirus spathiger*. 1 synlophe L3, 2 tête, 3 synlophe L4, 7 a-c queue L3: une vue ventrale, b vue latérale gauche, c vue dorsale, 14 a-c queue L4: une vue ventrale, b vue latérale gauche, c vue dorsale. Figures. 4-6, 8, 15 *Nematodirus abnormalis*. 4 synlophe L3, 5 tête, 6 synlophe L4, 8 queue L3, vue latérale droite, 15 queue L4, vue latérale gauche. Figs 9, 10, 16, 17 *Nematodirus battus*. 9, 10 queues L3, vues latérales gauches 16, 17 queue L4, vues latérales gauche, Fig. 11-12, 18-20 *Nematodirus filicollis*. 11, 12 queues L3, 11a vue latérale droite, 11b vue dorsale, 12a vue latérale gauche, 12b vue ventrale, 18, 19 queues L4, vues latérales droites, 20 queue femelle immature, vue latérale gauche. Figures. 13, 21 *Nematodirus helvetianus*. 13 queue L3, vue latérale gauche, 21 queue L4, vue latérale gauche. a: anus, i: intestin. Figures. 4, 5, 6, 8, 15 d'après Beveridge et al., 1985 (fig., 7, 11, 13, 19, 22), (copyright 1985, The Helminthological Society of Washington). Figures. 9, 12 a, b d'après Thomas, 1957 (figures 3,4). Figures 16, 19, 20 d'après Thomas, 1959 a (figures 7, 12, 13) (copyright 1957, 1959, Cambridge University Press). Figures. 10, 17 d'après Mapes et Coop, 1972 (fig. 1a, b) (copyright 1972, Cambridge University Press). Figures. 11 a, b, 18 d'après Boulenger, 1915 (figures 2, 5) (copyright 1915, Cambridge University Press). Figures. 13, 21 d'après Herlich, 1954 (planche II, fig. A, E) (copyright 1954, Allen press, inc). Les figures 1, 2, 3, 7 a-c, 14 a-c ce travail. Barres d'échelle: Figs. 1, 3, 7 a,b,c, 14 a,b,c: 0.03 mm. Figs. 2, 10, 17: 0.02 mm. Figs. 4, 6, 9, 11 a,b, 12 a,b, 16, 18, 19, 20: 0.05 mm. Fig. 5: 0.01 mm. Figs. 8, 13, 15, 21: 0.1mm.

## b. Chronologie du cycle de vie

Nous avons étudié en détail pour la première fois chez un hôte expérimental, le lapin (Fig. 11), le cycle de vie de *Nematodirus spathiger* parasite du mouton dont le cycle a été étudié par Kates et Turner (1955). Les deux cycles sont très similaires, cependant, il y a un allongement de la période prépatente qui dure trois semaines chez le lapin contre deux semaines chez le mouton. Cet allongement résulte à la fois de l'allongement

de la période larvaire (13 jours contre 11 jours) et de celui de la période de maturation (8 jours contre 3 jours) (Fig. 11).

Gallie (1972, 1973 a, b) a étudié le cycle de vie de *N. battus*, un autre parasite du mouton chez le lapin. Comme chez *N. spathiger*, il y a aussi un allongement de la période prépatente dû à l'allongement de la période larvaire (10 jours contre 8) et de la période de maturation (15 jours contre 14). Mais la durée de la période prépatente est similaire chez les deux hôtes (14 jours chez le mouton, 15 jours chez le lapin). Ceci souligne que, chez l'hôte expérimental, l'allongement de la période larvaire est partiellement compensé par la brièveté de la période de maturation par rapport à la période prépatente. Nous interprétons ces résultats comme une meilleure adaptation à l'hôte expérimental chez *N. battus* que chez *N. spathiger*.

A partir des données précédentes qui nous ont permis de comparer le cycle de vie de *N. battus* et de *N. spathiger* chez leur hôte naturel et chez un hôte expérimental, nous en déduisons que

- 1- Plus la période prépatente est courte, plus le parasite est adapté à son hôte naturel.
- 2- Lorsque la période prépatente a une durée similaire chez 2 espèces, l'espèce ayant la période larvaire la plus courte est la plus adaptée à son hôte.

Selon nos hypothèses précédentes, ces cycles de vie peuvent être classés comme suit, en tenant compte de leur degré d'adaptation à leur hôte (Fig.11):

- Période prépatente de 14 jours: *N. filicollis*, *N. spathiger* et *N. battus*. L'espèce *N. battus*, ayant la période larvaire la plus courte (8 jours) semble plus adaptée que *N. spathiger* (11 jours) et que *N. filicollis* (12 jours).
- Période prépatente de 19 jours: *N. abnormalis* avec une période larvaire de même durée que *N. filicollis* mais avec un allongement de la période de maturation.
- Période prépatente de 21 jours: *N. helvetianus* avec à la fois un allongement des périodes larvaire et de maturation.

En conclusion, *N. battus* paraît être le parasite le mieux adapté à un switch entre l'hôte naturel et l'hôte expérimental (Fig.11).

### c. Répartition et taux de réussite

Nous avons constaté (Audebert et al., 2002a) que la localisation de *Nematodiroides zembrae*, parasite naturel du lapin, parasite expérimental du lapin, dans l'intestin de son hôte est plus antérieure que celle de *Nematodirus spathiger* parasite expérimental du lapin. Cette localisation postérieure de *N. spathiger* peut résulter d'une adaptation provoquée par quelques différences concernant, l'environnement chimique (pH, plus ou moins de mucus, et sels biliaires) entre l'intestin grêle du lapin et celui du mouton. Selon Kates et Turner (1955), la dernière mue de *N. spathiger* apparaît de 11 à 15 JPI chez l'hôte naturel, le mouton (Fig. 11). Chez le lapin, cette mue ne se produit qu'à partir de 13 JPI et près de la moitié de la population n'a pas toujours mué au 23 JPI (fin de l'expérience). De plus, nous avons observé une perte de 83% des vers, de 10 à 15 JPI chez le lapin. Ces deux observations semblent indiquer que c'est lors de la transformation du stade L4 en ver immature qu'on constate une mauvaise adaptation du parasite à son hôte expérimental.

Seuls, les cycles de vie de *N. spathiger* et de *N. battus*, parasites naturels des moutons, ont été réalisés chez le lapin. Chez cet hôte, le taux de réussite de *N. spathiger* est de 9,53% et de 14,52% pour *N. battus* (Gallie, 1972). Ces résultats suggèrent que *N. battus* pourrait être mieux adapté que *N. spathiger* à l'hôte expérimental. Pour information, le

taux de succès de *N. spathiger* chez les moutons est de 38% (Kates et Turner, 1955) alors que celui de *N. battus* n'est pas connu.

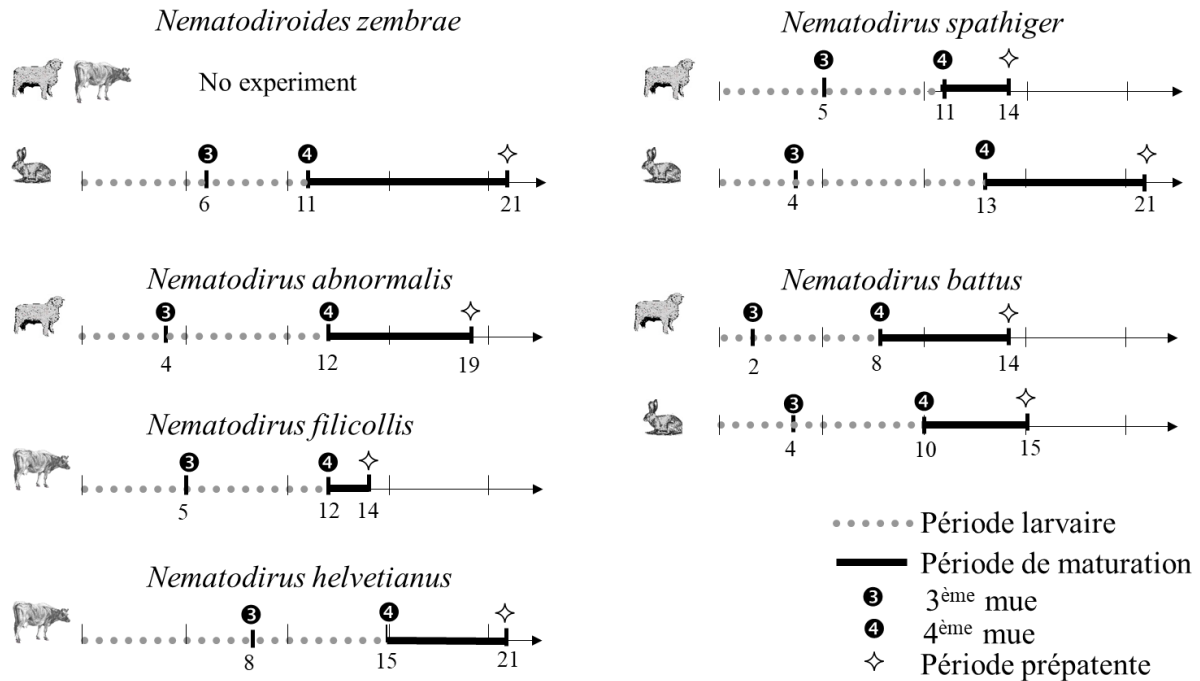


Figure 11: Chronologie du cycle de vie de *Nematodiroides zembrae* and *Nematodirus spp.* chez leur hôte naturel et expérimental. *Nematodiroides zembrae* chez le lapin (Audebert et al., 2002), *Nematodirus abnormalis* chez le mouton (Beveridge et al., 1985), *N. filicollis* chez le veau (Thomas, 1959 a), *N. helveticus* (Herlich, 1954), *N. spathiger* chez le mouton (Kates and Turner, 1955), *N. battus* chez le mouton (Mapes and Coop, 1972), et chez le lapin (Gallie, 1972).

### 1.3. Les nématodes Heligmosomoidea

Les Heligmosomoidea sont la troisième super-famille des Trichostrongylina, parasite de vertébrés terrestres (Fig. 2). Ils parasitent les insectivores (musaraignes, taupes...) les lagomorphes (lapin, lièvre, ochetone) et les rongeurs dont les Arvicolinae (campagnol) et les Murinae (mulot, souris...). Ils présentent tous un enroulement en forme d'hélice d'où leur nom.

Plus précisément, parmi ces Heligmosomoidea, les Heligmosomidae parasitent les lagomorphes avec le genre *Ohbayashinema* mais également les écureuils terrestres avec le genre *Citellinema* Hall, 1916 et les rongeurs Arvicolinae et Murinae avec les genres *Heligmosomum* Railliet & Henry, 1909 et *Heligmosomoides* Hall, 1916. Tous ces genres sont très proches morphologiquement.

#### 1.3.1. Le cas des Heligmosomoidea parasite de lagomorphes

A partir de fèces d'*Ochotona daurica* (Lagomorpha) récoltés en Bouriatie (Russie, bord du lac Baikal), par le Dr Durette-Desset, nous avons obtenu une souche parasitaire d'un Heligmosomidae, *Ohbayashinema erbaevae* Durette-Desset et al., 2000.

La morphogénèse et la chronologie du cycle biologique d'*Ohbayashinema erbaevae*, parasite naturel d'*Ochotona daurica* en Bouriatie ont été étudiées en détail chez un hôte expérimental, *Ochotona rufescens rufescens*.

#### a. Morphogénèse

Les stades libres L1, L2 et (L3) sont morphologiquement très similaires (Fig.12). Elles présentent 20 cellules intestinales pour chaque stade, le pharynx est bien différencié, de même taille entre la L1 et la L2 et un peu plus court chez la (L3). La L1 et la L2 ont un œsophage rhabditoïde (avec un renflement médian comme chez les Rhabditida) et la (L3) a un œsophage strongyloïde (sans renflement). Cet œsophage représente un tiers de la longueur du corps. Le primordium génital est identique pour les deux premiers stades (10µm) et situé à 45% de la pointe caudale. Il est plus large pour la (L3) 18µm, et est situé à 41% de la pointe caudale (Fig. 12).

L'identification du sexe n'est possible qu'au stade L4 avec un élargissement de la queue du mâle à deux jours et demi. La L4 est différenciée de la L3 par les points suivants ; absence de pharynx (Fig.12.6), ailes latérales bifides pour la L3 (Fig.12.7) et le synophe de la L4 avec trois crêtes ventrales orientées de droite à gauche avec deux petites crêtes latérales. Les immatures se différencient des L4 par l'apparition de la vésicule céphalique et du synophe (cf Durette-Desset et al., 2000).

Pour chaque expérience, une description morphologique des différents stades du cycle biologique a été fournie, la morphogénèse et la chronologie du cycle biologique (paragraphe suivant), d'*O. erbaevae* apparaissent identiques à ceux de deux genres de la famille des Heligmosomidae, *Heligmosomum* et *Heligmosomoides* parasites de rongeurs arvicolidés. Ces données confirment l'appartenance des trois genres à la même famille. La présence d'une branche génitale postérieure non fonctionnelle chez la femelle d'*O. erbaevae*, branche qui représente le primordium génital postérieur des femelles didelphes, conforte la position systématique du genre *Ohbayashinema* entre le genre didelphe *Citellinema* parasite des écureuils de terriers néarctiques et les genres monodelphes *Heligmosomum* et *Heligmosomoides* parasites de rongeurs arvicolidés holarctiques.

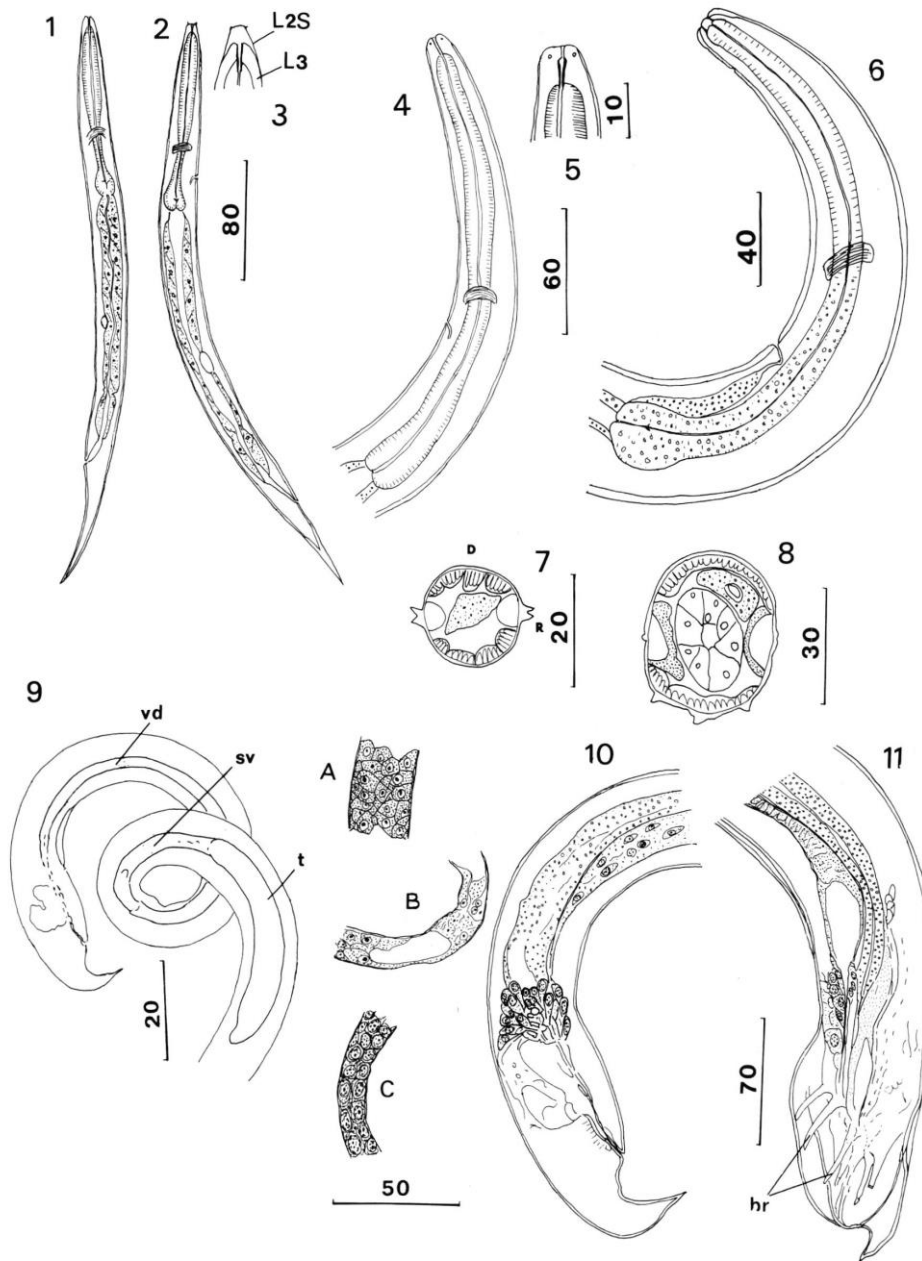


Figure 12: Stades libres et parasites d'*Ohbayashinema erbaevae* Durette-Desset et al., 2000. 1-3. Stades libres: 1. L1 à DPH 1; 2. (L3) à DPH 4; 3- (L3), tête, à DPH 4. 4-11. Stades parasites. 4-6. Extrémités antérieures: 4. L3, vue latérale gauche, à DPI 2; 5. L3, tête, vue latérale, à DPI 2. 6. L4, mâle, vue latérale gauche, à DPI 3. 7-8. Coupes transversales au milieu du corps. 7. L3 à DPI 1. 8. (L4), mâle, à DPI 2.5. 9-11. Développement de l'ébauche génitale du mâle. 9. L4, vue latérale droite, à DPI 2.5; 10. L4, queue, vue latérale droite à DPI 2.5; 11. (Im.), Queue, vue latérale gauche, à DPI 4.5. Légende: DPH: jours après l'éclosion; DPI: jours après l'infection; (L3); L3 engainée dans la cuticule de L2; (L4): L4 engainée dans la cuticule de L3; (Im.): Ver immature engainé dans la cuticule de L4. Abréviations: D: dorsale, R droite, L2 S: gaine de L2; br: cotes bursales; sv: vésicule séminale (B); t: testicule (C); vd: *vas deferens* (A). Barres d'échelle: 1, 2: 80 µm; 3, 5: 10 µm; 4: 60 µm; 6: 40 µm; 7: 20 µm; 8: 30 µm; 9: 20 µm; 9A, 9B, 9C: 50 µm; 10,11: 70 µm. D'après Audebert et al.,(2001)

## b. Chronologie du cycle et distribution le long de l'intestin

Des ochotones sains sont infestés par voie buccale avec des larves d'*O. erbaevae* et sacrifiés à un jour post-infestation (J1) jusqu'à 15 jours. À J1, toutes les larves sont dégainées et se trouvent dans l'intestin grêle. Certaines vont pénétrer la muqueuse. A

J2.5, la plupart des larves sont au stade L4 et sont présente jusqu'à J4. La troisième mue a lieu entre J2.5 et J3. A J3, les premiers immatures engainés apparaissent. Ils sont présents jusqu'à J5. La dernière mue a lieu entre J4 et J4.5. La période prépatente dure huit jours et la période patente de deux à 12 semaines.

La distribution d'*O. erbaevae* tout au long de l'intestin grêle des Ochotones ou lièvres siffleurs a été déterminée. Les courbes de régression très significatives et différentes, de la distribution des vers sur toute la longueur de l'intestin grêle, démontrent que des mouvements des parasites se produisent pendant le développement d'*O. erbaevae* dans l'ochotone, avec les stades larvaires qui s'étalent le long de l'intestin et les parasites adultes qui remontent progressivement vers le pylore (Fig. 13). Ces distributions correspondent à celles trouvées dans les infections naturelles. Les sept pikas capturés en Bouriatie en 1997 (Durette-Desset et al, 2000) étaient tous parasités avec entre 2 à 22 nématodes ( $X = 8$ ). En effet, chez six ochotones sur sept, toute la population de vers était uniquement composée d'adultes et se trouvait dans la boucle du duodénum, immédiatement derrière le pylore.

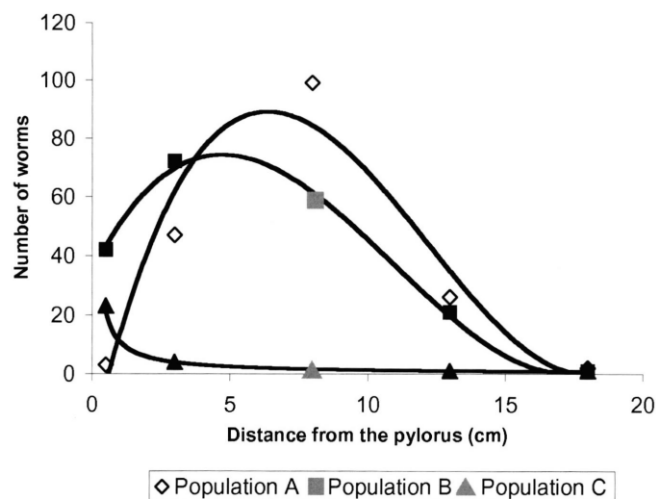


Figure 13: Distribution d'*Ohbayashinema erbaevae* Durette-Desset *et al*, 2000 le long de l'intestin grêle d'ochotone en fonction du stade de développement. L'intestin grêle est divisé en 5 segments: le premier correspond à l'anse duodénale, les segments 2 à 5 sont de longueur équivalente. L'axe x correspond aux différents segments intestinaux du pylore au caecum; l'axe y correspond au nombre de vers.

- Population A: L3, L4, Im. sont décrits avec une régression polynomiale du 3ème ordre  $y = 0,11x^3 - 4,21x^2 + 39,67x - 22,52$  ( $r = 0.956$ ;  $P < 0.01$ )

- Population B: les adultes prépatents sont décrits avec une régression polynomiale du 3ème ordre  $y = 0,07x^3 - 2,5x^2 + 18,55x + 34,44$  ( $r = 0.998$ ;  $P < 0.01$ )

- Population C: les adultes en période patente sont décrits avec une régression polynomiale du 3ème ordre  $y = 10,98X^{-0.9395}$  ( $r = 0.980$ ;  $P < 0.01$ ).

### 1.3.2. Le cas des *Heligmosomoidea* parasite de rongeurs *Arvicolinae* et *Murinae*, comparaison avec le cycle d'*Ohbayashinema*

Grâce aux travaux de N'Zobadila et al (1996a, b) nous avons pu comparer le cycle d'*Ohbayashinema erbaevae* à ceux d'une espèce d'*Heligmosomum* et de trois espèces d'*Heligmosomoides*. Il s'agit de *Heligmosomum mixtum* (Dujardin, 1845) et *Heligmosomoides laevis* (Dujardin, 1845) parasites des rongeurs arvicolidés présents en région paléarctique ; *Heligmosomoides p. polygyrus* (Dujardin, 1845) un parasite de

rongeurs Murinae de la région paléarctique et *H p. bakeri* Durette-Desset et al, 1972, un parasite de rongeurs Murinae et Sigmodontinae des Etats-Unis.

Le cycle de vie du parasite des ochotones (Audebert et al, 2001), comparés à celui des campagnols et des mulots, étudiés par N'Zobadila (1996a, b) sont similaires, en particulier en ce qui concerne la rapidité d'exécution de leur développement (durée de la période prépatente respectivement huit jours pour *Ohbayashinema*, de neuf à douze jours chez *Heligmosomoides* spp. et 13 à 14 chez *Heligmosomum*). Les principales caractéristiques des cycles de vie connus des Heligmosomidae sont les suivants : 1) La période de vie libre dure de trois à six jours à 24° C. 2) Les larves infectieuses sont gainées. 3) L'infection se produit par voie orale ; l'infection par voie cutanée n'a pas été tentée. 4) Toutes les larves se dégagent dans l'estomac pendant les premières heures après l'infestation. 5) Les larves sont présentes principalement dans le premier quart de l'intestin pour *Ohbayashinema* et dans la première moitié de l'intestin chez d'autres espèces d'Heligmosomidae. 6) La durée de la mue 3 est variable mais rapide: 12 heures chez *Ohbayashinema*, un jour chez *Heligmosomum*, un à deux jours chez *Heligmosomoides*. 7) La durée de la mue 4 est variable mais rapide: deux jours pour *Ohbayashinema*, un jour pour *Heligmosomum* et *Heligmosomoides*.

Deux cycles sur hôte expérimental ont été tentés sans succès : *Heligmosomoides laevis*, parasite intestinal du campagnol sur ochotone et *Ohbayashinema erbaevae* parasite d'ochotone sur campagnol.

---

Après avoir travaillé de nombreuses années sur les cycles parasitaires des Nématodes Trichostrongylina, j'ai souhaité faire **un travail de synthèse sur mes données récoltées, sur plus de 12 ans**. Les aspects descriptifs des cycles, la morphologie, la morphogénèse et l'étude comparée des modalités de transmission avec en particulier la discussion du rôle des Lagomorphes comme hôte « relais » dans l'évolution des Trichostrongylina ont donc fait l'objet d'une publication de synthèse (Audebert et Durette-Desset, 2007), que je souhaite développer ici.

**Pour confirmer ou infirmer ce rôle « relais » des lagomorphes dans l'évolution des Trichostrongylina (Nematoda)**, les points suivants ont été étudiés en synthétisant les travaux précédents sur le sujet : (1) la chronologie des cycles biologiques (27 cycles ont été réalisés chez l'hôte naturel, Lagomorphes, Ruminants ou Rongeurs arvicolinés et murinés ; 14 chez l'hôte expérimental) ; (2) la phase parasite chez l'hôte naturel, (3) la phase parasite chez l'hôte expérimental et l'adaptation qui en découle; (4) la morphogénèse (cf tableau 1 ci-dessous, dans Audebert et Durette-Desset, 2007).

## 1.4. Synthèse du travail sur les cycles des nématodes Trichostrongylina et le rôle relais des lagomorphes

### 1.4.1. Chronologie des cycles de vie chez l'hôte naturel

#### a. Stade libre

La durée de la phase libre est à peu près similaire de trois à neuf jours chez les Trichostrongyloidea et les Heligmosomoidea (Tab. 1), alors que la durée est plus longue (de 8 à 30 jours) chez les Molineoidea. Cette différence peut s'expliquer par le fait que chez les Molineoidea, les stades libres L1, L2 et L3 se développent dans l'œuf, et ce ne sont que les (L3) qui sortent dans le milieu extérieur. Chez les Trichostrongyloidea et les Heligmosomoidea, ce sont les L1 qui sortent dans le milieu extérieur.

b. Stade parasite

La durée de la période larvaire est de quatre à 15 jours chez les Trichostrongyloidea, de 10 à 15 chez les Molineoidea et de quatre à sept chez les Heligmosomoidea. La durée de la période de maturation est de deux à 16 chez les Trichostrongyloidea, de deux à 10 chez les Molineoidea et de quatre à huit chez les Heligmosomoidea. La durée de la période prépatente varie de 11 à 30 jours chez les Trichostrongyloidea, de 14 à 21 jours chez les Molineoidea et de huit à 14 jours chez les Heligmosomoidea (Tab.1). Cette durée peut être corrélée avec l'écologie de l'hôte. La stratégie « r » ou dite de « savane » est caractérisée par un cycle de reproduction court et une espérance de vie courte, alors que la stratégie « k » dite de « forêt » est caractérisée par un cycle de reproduction long et une espérance de vie plus longue. **En effet, les hôtes herbivores étudiés ici, sont de type « r » et nous considérons que leurs parasites présentent également ce type de stratégie avec un rythme rapide de reproduction.**

*1.4.2. Phase parasite chez l'hôte naturel ; comparaison entre les cycles de vie des lagomorphes et chez les ruminants/ rongeurs arvicolinés et murinés*

Chez les Trichostrongyloidea, la période larvaire est plus courte chez les lagomorphes que chez les ruminants ou équivalente. La période de maturation est plus courte chez les ruminants. La période prépatente est plus courte ou équivalente chez les ruminants (Fig. 14 A, B). Chez les Molineoidea, la période larvaire est plus longue chez les lagomorphes que chez les ruminants et la maturation est plus longue ou équivalente. La période prépatente est équivalente ou plus longue chez les lagomorphes que chez les ruminants (Fig.14 C). Chez les Heligmosomoidea, la période larvaire et la période de maturation sont plus courtes chez les lagomorphes que chez les rongeurs arvicolinés. La période prépatente est plus courte chez les lagomorphes (Fig. 14D). Les résultats sont différents dans les trois superfamilles.

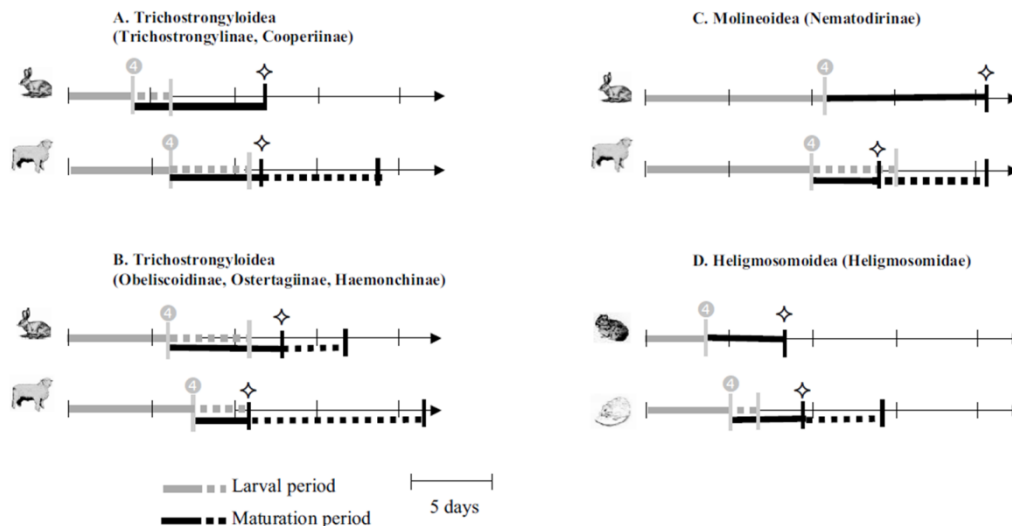


Figure 14 : Chronologie du cycle de vie parasitaire chez l'hôte naturel; comparaison entre lagomorphes / ruminants et lagomorphes / rongeurs arvicolineae A: *Trichostrongylus retortaeformis* chez le lapin et *T. axei*, *T. colubriformis*, *T. vitrinus*, *Cooperia curticei*, *C. oncophora*, *C. pectinata*, *C. punctata* chez les ruminants. B: *Obeliscoides cuniculi cuniculi*, *O. c. multistriatus*, *Graphidium strigosum* chez le lapin et *Teladorsagia circumcincta*, *Haemonchus contortus*, *H. placei*, *Ostertagia ostertagi* chez les ruminants. C: *Nematodiroides zembrae* chez le lapin et *Nematodirus anormalis*, *N. battus*, *N. filicollis*, *N. helvetianus*, *N. spathiger* chez les ruminants. D: *Ohbayashinema erbaevae* chez ochotone et *Heligmosomoides laevis*, *H. polygyrus polygyrus*, *H. p. bakeri*, *Heligmosomum mixtum* chez les rongeurs arvicolineae. La période prépatente est divisée en «la période larvaire», illustrée en clair et «la période de maturation» en foncé. Dans le cas de plusieurs espèces, la ligne continue correspond aux espèces ayant la période larvaire la plus courte et la période de maturation la plus courte. La ligne pointillée correspond aux autres espèces. Afin de simplifier la synthèse des données la première date de la chronologie pour chaque espèce a été conservée. Echelle: 5 jours. D'après Audebert et al, (2007)

#### 1.4.3. Adaptation à l'hôte expérimental le lapin ; phase parasite des parasites de ruminants ou rongeurs arvicolineae; comparaison entre le cycle chez l'hôte naturel et chez l'hôte expérimental

Dans chaque cas où l'établissement d'un parasite chez un hôte expérimental est encore possible, **l'adaptation se traduit par un allongement de la période larvaire dû principalement à l'apparition tardive de la mue 4, à l'exception des Molineoidea où la durée de la période larvaire chez l'hôte naturel et l'hôte expérimental ne changent pas** (Fig. 15).

Chez les Trichostrongyloidea, l'une des hypothèses avancées pour expliquer l'incapacité des Haemonchidae à mener à bien leur cycle de vie est que l'acidité de l'estomac des lapins est insuffisante pour permettre le développement des larves. Le lapin est un hôte « anormal » pour les parasites des ruminants, et puisque le tube digestif est très différent de celui des ruminants, il est concevable que le schéma de croissance ainsi que la morphologie des vers puissent être influencés par différents facteurs associés à un habitat inhabituel.

Tableau 1 : Synthèse des données sur les cycles de vie des Trichostrongylinea chez les hôtes naturels, lagomorphes, ruminants et rongeurs arvicolinés.

Species	Host	Location	Morphogenesis	Free living stage	Parasitic stage			
			NIC of (L3)	Appearance of (L3) DAC	Moult 3 DAI	Moult 4 DAI	Arrested development	Prepatent period
<b>Trichostrongyloidea</b>				<b>Free larva</b>				
<i>Tr. retortaeformis</i>	L	intestine	16	5	3 & 5	4 & 6	(L4)	12 & 13
<i>Tr. colubriformis</i>	R	intestine	16	4	3 to 4	6 & 10	(L4)	18 & 21
<i>Tr. vitrinus</i>	R	intestine	16	3 to 5	4	11	L3	19
<i>Tr. axei</i>	R	intestine	16	4	4 to 6	10	L3	19
<i>Tr. rugatus</i>	R	intestine	16	3	4 to 6	10	absent	16 to 18
<i>G. strigosum</i>	L	stomach	16	3 to 5	2 to 9	11	L4	13
<i>Te. circumcincta</i>	R	stomach	16	4 to 6	3 to 4	8	L4	18
<i>H. contortus</i>	R	stomach	16	3	3	9 to 11	(L4)	11
<i>H. placei</i>	R	stomach	ud	ud	2	11 to 15	L4	24 & 30
<i>Os. ostertagi</i>	R	stomach	16	5 to 6	3	7 to 10	L4	23
<i>O. cuniculi cuniculi</i>	L	stomach	16	6	3 to 5	6 to 14	(L4)	16 to 20
<i>O. cuniculi multistriatus</i>	L	stomach	ud	7 to 8	3	8 to 11	(L4), L4	16 to 22
<i>C. curticei</i>	R	intestine	16	9	4	8 to 10	L4	15
<i>C. oncophora</i>	R	intestine	16	5	4	10	(L4)	17 to 22
<i>C. pectinata</i>	R	intestine	16	ud	3	8 to 10	L4	14 to 17
<i>C. punctata</i>	R	intestine	16	3 to 4	3	7 to 8	ud	12 to 16
<b>Molineoidea</b>				<b>In shell</b>				
<i>Nes. zembrae</i>	L	intestine	8	10 to 15	6	11	absent	21
<i>Nus. abnormalis</i>	R	intestine	8	16	4	12 to 14	(L4)	19
<i>Nus. battus</i>	R	intestine	8	28 to 30	4	10 to 12	L4 and Im	14
<i>Nus. filicollis</i>	R	intestine	8	24 to 27	5	12	L4 and Im	14 to 21
<i>Nus. belvetianus</i>	R	intestine	8	8 to 20	8	15	L4	21
<i>Nus. spathiger</i>	R	intestine	8	14	5	11	L4	14
<b>Heligmosomoidea</b>				<b>Free larva</b>				
<i>Oh. erbaevae</i>	L	intestine	20	4 to 5	2.5	4	absent	8
<i>Hes. laevis</i>	AR	intestine	20	4	2.5	5	absent	9 to 12
<i>Hes. polygyrus polygyrus</i>	AR	intestine	20	6	3 to 4	5 to 7	absent	11
<i>Hes. polygyrus bakeri</i>	AR	intestine	20	6	4	6	absent	11
<i>Hum mixtum</i>	AR	intestine	20	3	2.5	6	absent	13 to 14

Abréviations: *Tr.*: *Trichostrongylus*, *G.*: *Graphidium*, *Te.*: *Teladorsagia*, *H.*: *Haemonchus*, *Os.*: *Ostertagia*, *O.*: *Obeliscoides*, *C.*: *Cooperia*, *Nes.*: *Nematodiroides*, *Nus.*: *Nematodirus*, *Ob.*: *Obbayashinema*, *Hes.*: *Heligmosomoides*, *Hum.*: *Heligmosomum*. ud: données non disponibles, NIC: nombre de cellules intestinales, L: lagomorphes, R: ruminants, AR: rongeurs arvicolinae, DAI: jour après infestation, DAC: jour après coproculture, L3: larve de stade 3, (L4): larve de stade 4 gainé de cuticule L3, L4: larve du stade 4, Im: ver immature; n ° à n °: même auteur, deux données, n ° & n °: auteurs différents. Afin de simplifier la synthèse des données, la première date de la chronologie de chaque espèce a été retenue.

Chez les Heligmosomoidea, le cycle de vie chez l'hôte expérimental est impossible bien que morphologiquement *Obbayashinema* et *Heligmosomoides* soient très proches. Ceci est conforme aux observations de N'Zobadila (1994), en particulier sur le genre *Heligmosomoides*. Cet auteur a réalisé des infestations croisées entre *H. p. bakeri* Durette-Desset et al, 1992, un parasite de la souris domestique originaire des USA avec *H. p. polygyrus* (Dujardin, 1845) un parasite d'*Apodemus sylvaticus* en d'Europe. Dans des conditions expérimentales, le cycle de vie de la *H. p. polygyrus* chez la souris ne se développe que jusqu'au stade immature et les vers adultes sont expulsés à J9 post infestation. Le cycle de vie d'*H. p. bakeri* chez *Apodemus*, par contre, a une période de maturation plus longue. À J16, fin de l'expérience, les vers sont toujours au stade immature. En outre, le taux d'établissement des deux espèces est très faible, respectivement 3 et 4 %. Dans de ce groupe, les caractéristiques biologiques concernant la spécificité parasite apparaissent donc plus marquées que la spécificité morphologique. Cette observation biologique a été confirmée par des données moléculaires (Cable et al., 2006), montrant que ces deux sous espèce sont finalement deux espèces séparées.

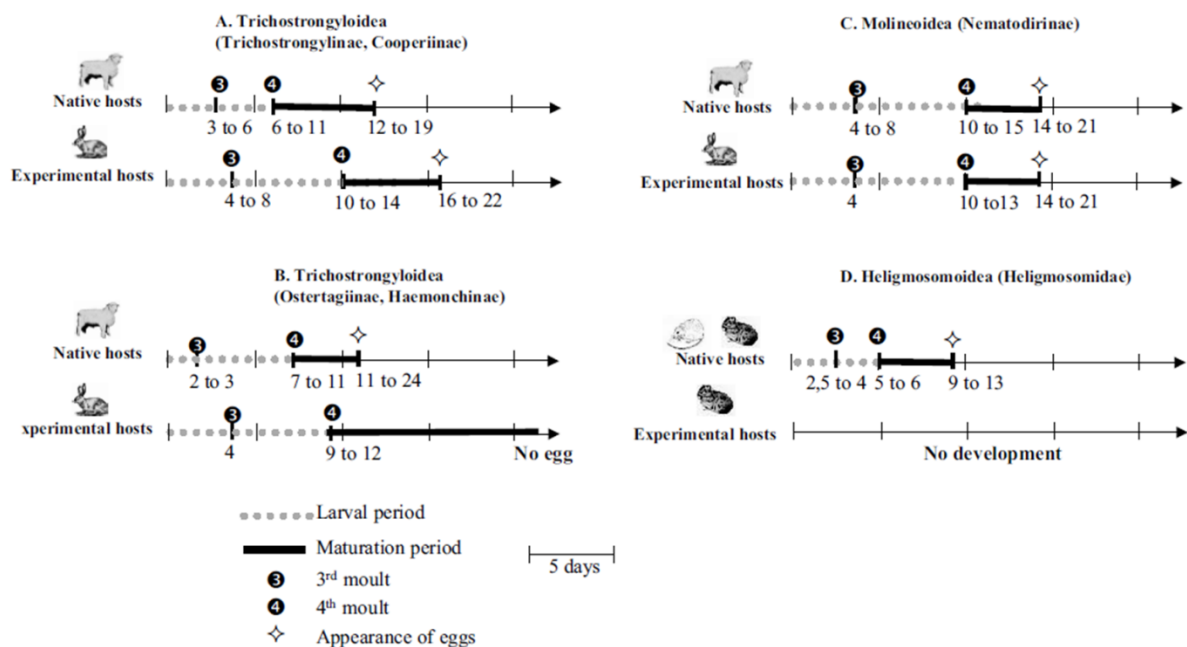


Figure 15: Chronologie du cycle de vie parasitaire; comparaison entre l'hôte naturel et l'hôte expérimental.  
 A: *Trichostrongylus axei*, *T. colubriformis*, *T. vitrinus*, *Cooperia curticei*, *C. oncophora*, *C. pectinata*, *C. punctata* chez les ruminants comparés avec *Trichostrongylus axei*, *T. colubriformis*, *T. vitrinus*, *Cooperia curticei*, *C. punctata* chez l'hôte expérimental, le lapin. B: *Teladorsagia circumcincta*, *Haemonchus contortus*, *H. placei*, *Ostertagia ostertagi* chez les ruminants par rapport à *Teladorsagia circumcincta*, *Haemonchus contortus*, *Ostertagia ostertagi* chez un hôte expérimental, le lapin. C: *Nematodirus anomalalis*, *N. battus*, *N. filicollis*, *N. helvetianus*, *N. spathiger* chez les ruminants par rapport à *N. battus*, *N. spathiger* chez un hôte expérimental, le lapin. D: *Heligmosomoides laevis*, *H. polygyrus*, *H. p. bakeri*, *Heligmosomum mixtum* chez les rongeurs arvicolineae comparé à *Heligmosomoides laevis* chez un hôte expérimental, l'ochotone.  
 Echelle: 5 jours

#### 1.4.4. Localisation des stades larvaires dans la muqueuse digestive et arrêt de développement.

Selon Chabaud (1955), le cycle de vie ancestral des Strongylida (type *Ancylostoma*), commence par la pénétration cutanée de larves infectieuses dégainées L3, suivie par une migration des larves via le système circulatoire ou le système lymphatique jusqu'aux poumons. Les larves sont ensuite expulsées en toussant et avalées, arrivant ainsi à leur site définitif, l'intestin. C'est le cas de nombreux Trichostrongylina. Les Trichostrongylina, traités ici, sont des parasites d'hôtes dont l'alimentation est herbivore, comme les lagomorphes, les ruminants et les rongeurs Arvicolineae et Murinae. Ils ont un cycle de vie complètement différent avec pénétration des larves infestantes engainées (L3) par voie orale (ingestion) et l'absence de migration pulmonaire. **Cependant, la maturation intra-tissulaire présente chez les stades larvaires des cycles de vie ancestraux est remplacée chez ces parasites, par une pénétration des larves dans la muqueuse gastrique ou intestinale. Cette pénétration est soit superficielle ou profonde, selon le genre du parasite.** Ce phénomène met en évidence le fait qu'une phase intra-tissulaire est essentielle au développement larvaire. **Cette maturation dans la muqueuse semble avoir donné lieu à une autre adaptation.** En effet, chez certains parasites, on observe un arrêt temporaire du développement (Tab.1). Cela peut être

interprété comme un phénomène adaptatif afin de limiter le nombre de parasites présents (dans le cas d'infestations répétitives ou massives) ou pour préserver le parasite lorsque les conditions sont défavorables dans l'environnement naturel, par exemple les influences saisonnières sur les larves infectieuses au pâturage (Levine, 1963; Eysker, 1997; O'Connor et al., 2006). Les réponses immunitaires de l'hôte peuvent également, inhiber le développement normal de la phase parasite du cycle de vie (Eysker, 1978, Christensen et al., 1992). Chez les Heligmosomidae, cet arrêt de développement n'existe pas puisque les larves quittent le pseudokyste qui disparaît au début de la période de patente. Dans ce cas, les pseudokystes peuvent représenter le dernier stade nécessaire à la maturation des larves (N'Zobadila et al., 1996b).

#### 1.4.5. Morphogénèse

Dans la classification actuelle, principalement basée sur la morphologie des adultes, les parasites Trichostrongylina de lagomorphes sont présents dans les trois superfamilles (Durette-Desset, 1985) (Fig.2). **L'étude de morphogénèse ainsi que l'ontogénèse montre que trois caractères morphologiques confirment fortement cette classification en trois super-familles (Fig. 16).**

(1) le nombre de cellules intestinales des stades libres : les différences observées chez trois superfamilles semblent être corrélées à deux stratégies larvaires différentes. Chez les Trichostrongyloidea et les Heligmosomoidea, les œufs éclosent tôt, la phase libre et l'apport nutritif se font dans l'environnement externe. Le développement a lieu dans un délai de quatre à six jours chez les Trichostrongyloidea (16 cellules intestinales) et de trois à six jours chez les Heligmosomoidea (20 cellules intestinales) (Tab. 1). Chez les Molineoidea (Nematodirinae) la stratégie est différente; les étapes de la vie « libre »; se font dans l'œuf aux dépens des réserves de vitellus, ce qui se traduit par un lent développement de 10 à 28 jours (huit cellules intestinales).

(2) La forme de la queue des larves : la forme des queues des stades larvaires (L1 à L4), est caractéristique des deux groupes d'hôtes (lagomorphes/ruminants) ou lagomorphes/rongeurs) dans chacune des trois super-familles (Fig. 16).

(3) La forme des ailes latérales de la L3 et le synlophe de la L4 (Fig.16) : chez la L3, la forme des ailes latérales est différente chez les trois superfamilles, mais similaires au sein d'une même superfamille chez les deux groupes d'hôtes. Le synlophe de l'adulte est un caractère essentiel définissant les trois superfamilles. Chez la L4, ce synlophe est déjà préétabli comme pour l'adulte; absent chez les Trichostrongyloidea, avec une symétrie bilatérale chez les Molineoidea, sans symétrie bilatérale chez les Heligmosomoidea. Ce caractère apporte une preuve supplémentaire de la valeur systématique du synlophe et de la validité de ces 3 super-familles.

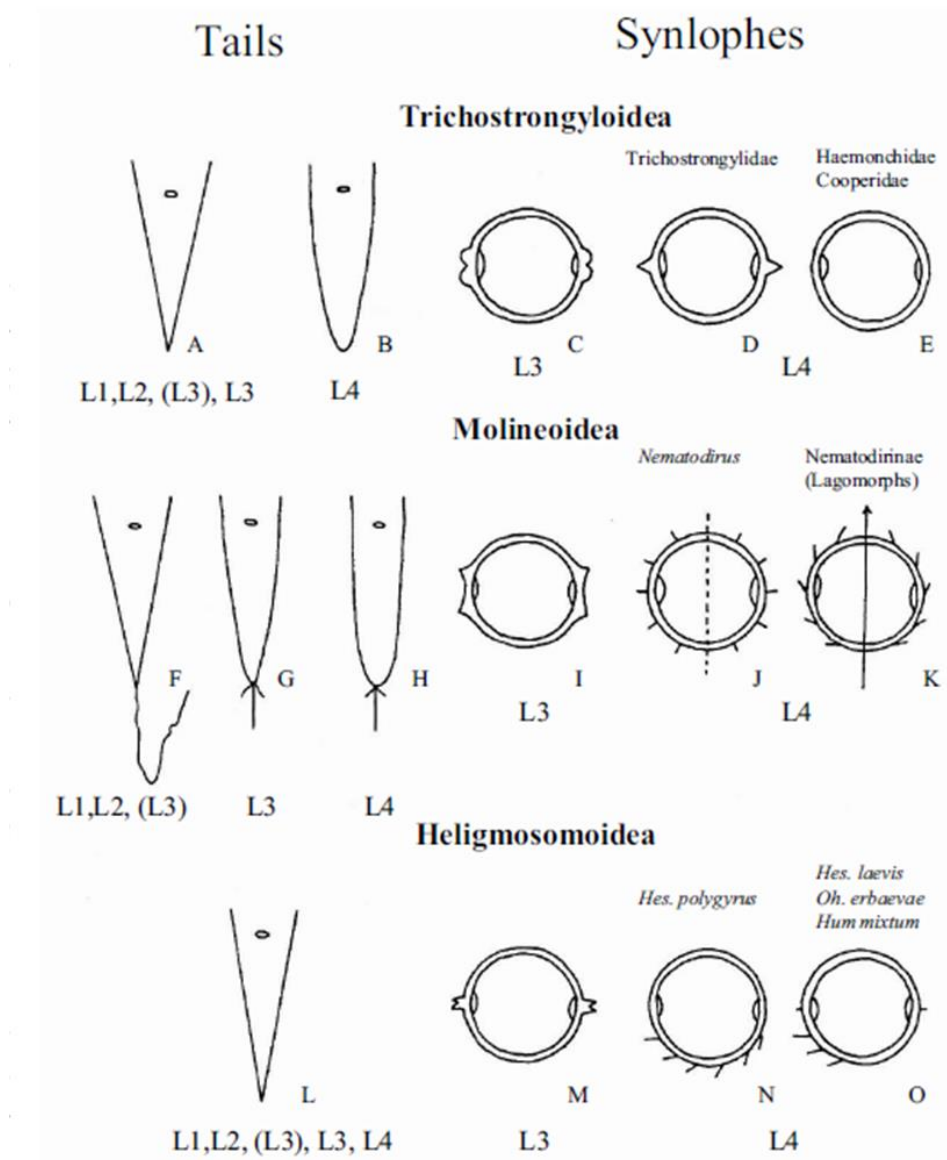


Figure 16: Caractéristiques morphologiques des larves de Trichostrongyloidea au cours de l'ontogenèse; queues et synlophes. A-E: Trichostrongyloidea, A-B: queues, C-E: coupes transversales au milieu du corps. F-K: Molineoidea, F-H: queues, I-K: coupes transversales au milieu du corps. L-O: Heligmosomoidea, L: queues, M-O: coupes transversales au milieu du corps. Abréviations: L1: larve du stade 1, L2: larve du stade 2, (L3): larve du stade 3 engainée dans la cuticule L2, L3: larve du stade 3, L4: larve du stade 4. *Oh*: *Ohbayashinema*, *Hes*: *Heligmosomoides*, *Hum*: *Heligmosomum*. D'après Audebert et al, (2007)

Le but de ces études était de déterminer si la morphogénèse, les données biologiques et moléculaires s'opposaient à l'hypothèse du rôle « relais » des lagomorphes dans l'évolution des parasites Trichostrongyloidea. Avant notre travail, cette hypothèse reposait uniquement sur l'évolution morphologique des parasites corrélée aux données fournies par les hôtes : données actuelles et paléobiogéographiques. Toutes les données (chronologie du cycle de vie, adaptation à l'hôte expérimental, migration tissulaire, morphogénèse et phylogénie moléculaire cf chapitre biologie moléculaire) sont en accord. **Toutes ces données confirment que les lagomorphes peuvent être considérés comme des hôtes "relais" dans l'évolution des Trichostrongyloidea.**

## 2. Les Cirripèdes Rhizocephala

En 2012, j'ai voulu changer de thématique scientifique et je me suis intéressée aux crustacés cirripèdes et particulièrement aux cirripèdes parasites les Rhizocephala (Sacculines). Le groupe des Cirripèdes est un groupe très intéressant pour comprendre les relations intraspécifiques et interspécifiques. En effet, à l'intérieur même de ce groupe, il existe trois taxa les Acrothoracica, les Thoracica et les Rhizocephala. Ces trois taxa présentent des morpho-anatomies très différentes à l'état adulte (Fig. 17a), mais ils passent tous par des stades larvaires nauplius et cypris, ce qui a permis de les classer ensemble dans le groupe des Cirripèdes. Les relations de l'animal avec le substrat peuvent être très variées : on trouve aussi bien des animaux sessiles fixés sur un minéral comme les balanes ou encore les anatifes fixées les unes à côté des autres sur un rocher ou un bois flotté (Fig.17a), ou un cirripède fixé sur un organisme vivant tel que la balane sur la peau d'une baleine ou l'Acasta fixée à l'intérieur de l'éponge mie de pain qui lui offre un refuge, ou encore les rhizocéphales parasites de crabes, crevettes et autre crustacés. C'est lorsque le cirripède se fixe sur un organisme vivant que les « degrés de relations » peuvent aller de la simple phorésie (moule/balane), à un « mutualisme » (éponge mie de pain/Acasta) et aboutir au stade ultime de parasite (crabe vert/Sacculina). Mon projet de recherche est d'étudier ces différentes interactions à la fois au niveau des cycles biologiques, la morphologie des différents cirripèdes, la morphogénèse des larves, la façon dont ils « choisissent » leur hôte qui peut être hautement spécifique (cas de phorésie entre la balane et la baleine) et la possibilité d'une coévolution avec leurs hôtes. L'hétérogénéité des stades adultes chez les cirripèdes, contraste avec la grande constance morphologique des stades larvaires. Les Cirripèdes constituent, donc, un modèle d'étude pertinent pour la compréhension des étapes clés conduisant à l'apparition du parasitisme, mode de vie essentiel dans l'évolution.

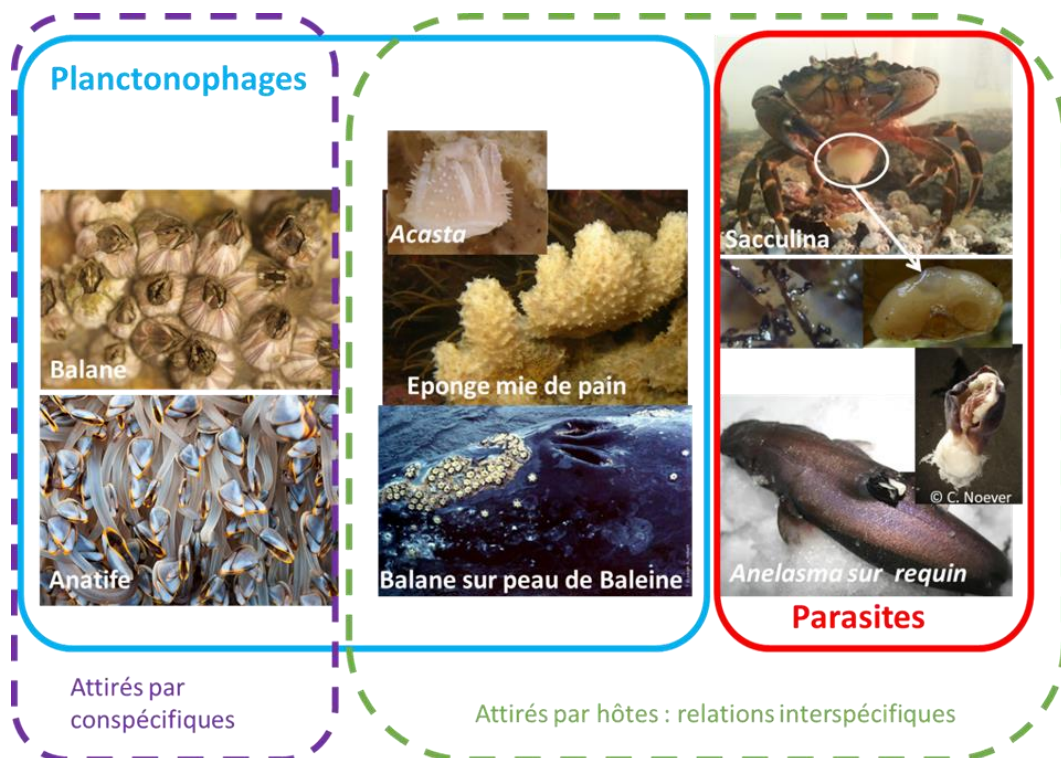


Figure 17a : Différentes morpho-anatomies adultes des Cirripèdes, différents modes de vie fixés et par conséquent différentes relations intra ou interspécifiques, différents types de nutrition.

Les Rhizocéphales présentent un cycle direct à une seul hôte (comme les Nématodes Trichostrongyline). Je prendrai l'exemple du cycle des sacculines (Rhizocéphale) pour expliquer leur cycle de vie. Le développement larvaire de *Sacculina carcini* passe par quatre stades naupliens connus et un stade cypris (Fig. 17b) (Delage 1884 ; Walker 1988 ; Collis et Walker 1994). La cypris femelle donnera un kentrogone qui se fixe sur le crabe hôte. Ce kentrogone injecte dans le crabe un vermigon, qui se développe en un réseau de racines internes. Puis, un externa bourgeonne à partir de l'interna et fait saillie sous l'abdomen du crabe. La cypris mâle se fixe sur l'externa vierge et se métamorphose en trichogone. Ce dernier s'implante dans la masse viscérale, devenant le mâle adulte réduit à un testicule. La sacculine devient alors fertile, produit des embryons qui se développent en larves. Le cycle est alors bouclé (Fig. 17b).

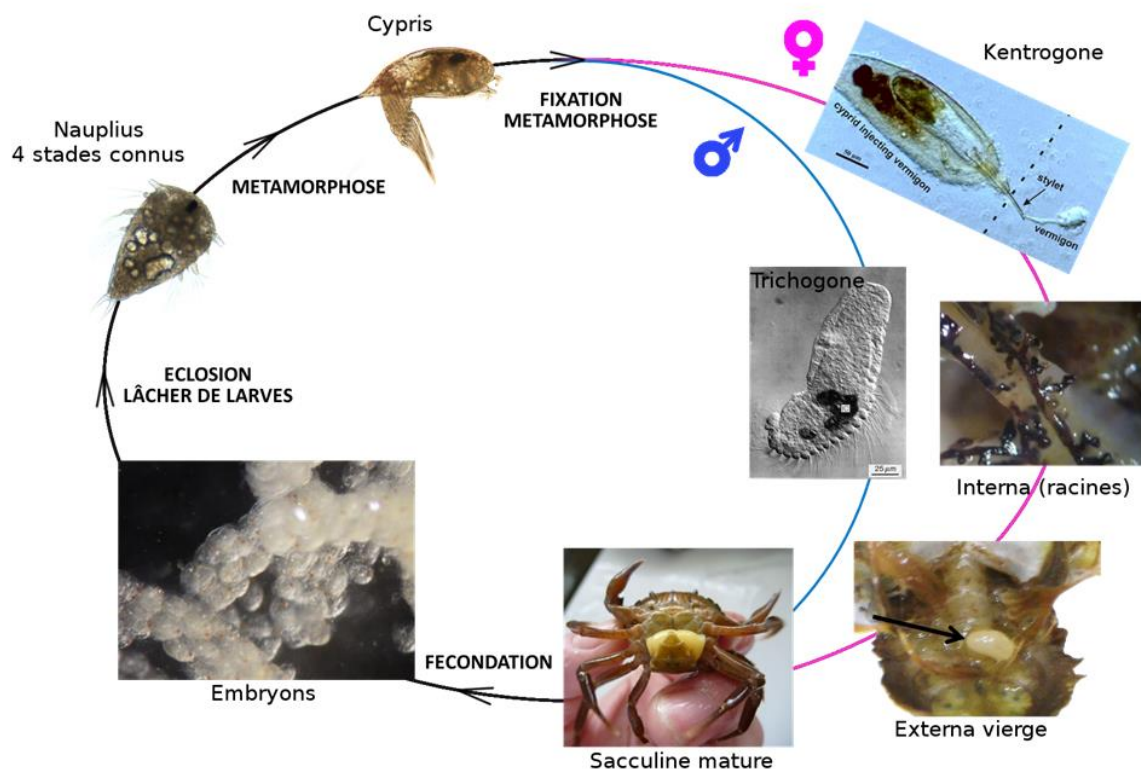


Figure 17b : Cycle biologique de *Sacculina carcini*. La phase post-larvaire mâle est symbolisée en bleu, la phase post-larvaire femelle en rose. La flèche noire indique l'externa vierge faisant saillie sous l'abdomen du crabe (photographies du kentrogone et du trichogone issues respectivement de (Pérez-Losada et al. 2009) et (Hoeg 1987b).

Pour mieux comprendre l'évolution du parasitisme dans ce groupe, nous avons choisis différents cirripèdes.

Deux Thoracica ; *Balanus amphitrite* et *Semibalanus balanoides* (Linnaeus, 1767) « non parasite » qui présentent une vie fixée sur du minéral ou sur un autre organisme.

Deux Rhizocephala ; *Sacculina carcini* Thompson, 1836, qui parasite à l'état adulte, le crabe vert *Carcinus maenas* (Linnaeus, 1758) ainsi que *Sacculina gerbei* Guérin-Ganivet, 1911 qui parasite de *Cancer pagurus* Linnaeus, 1758.

## 2.1. Chez les Cirripèdes Thoracica, les balanes

Nous avons pu boucler un cycle de vie en laboratoire sur le campus de Sorbonne Université; sur une balane sessile *Balanus amphitritae* espèce introduite en France métropolitaine mais provenant des zones tropicales (fixation sur les coques des bateaux). Nous avons

directement étudié les larves de *Semibalanus balanoides* à partir d'individus pêchés dans le milieu naturel et ramenés au laboratoire. Ces études ont été menées avec différents stagiaires de master, mais n'ont pas donné lieu à une publication, le cycle étant connu. L'intérêt était de le faire en laboratoire, et qu'il **serve de référence**, afin de pouvoir comparer avec les cycles de Rhizocephala.

## 2.2. Chez les Cirripèdes Rhizocephala, les sacculines

Nous avons débuté l'étude du cycle de vie d'un cirripède parasite *Sacculina carcini* dans un second temps. *Sacculina carcini* fait partie d'un groupe hautement spécialisé de cirripèdes parasites (Rhizocephala) qui utilisent des crabes (*Carcinus maenas*) en tant qu'hôtes pour mener à bien la phase reproductive de leur cycle de vie. Enfin nous avons élevé également au laboratoire *S. gerbei*. Je ne traiterai pas cette dernière espèce dans ce mémoire, ayant rencontré quelques problèmes de résultats sur le cycle.

En 2012, nous avons eu l'opportunité avec mon collègue N. Rabet (HDR) d'obtenir un financement de thèse afin de démarrer le projet « sacculine » ; **Fabien Trédez a donc réalisé une thèse de 2012 à 2015** dans notre laboratoire sous notre direction, c'est son travail que je vais développer ici et celui de **Baptiste Carton qui a effectué son master 2** avec moi sur le synchronisme cellulaire.

### 2.2.1. La chronologie du cycle de *Sacculina carcini* et synchronisme des pontes

Le premier travail de Fabien Trédez a été d'étudier le développement des nauplius de *S. carcini* à partir d'un suivi très précis de trois pontes différentes issues de trois spécimens crabes (Trédez et al., 2017). Les nauplii étaient échantillonnées toutes les 4 h, depuis la libération des larves (au moment de la ponte) jusqu'au stade de cypris. Sur les neuf pontes obtenues dans des conditions de stress, les nauplius 1 (N1) étaient toujours présentes et une ponte était constituée d'un mélange de N1 et de N2. Parmi les 34 pontes obtenues dans des conditions normales dans les aquariums, les N2 était généralement le premier stade échantillonné. Nous avons étudié le développement larvaire au fil du temps sur sept pontes différentes dans des conditions naturelles : deux pontes mâle, une ponte femelle et quatre pontes mixtes. Les durées des stades larvaires étaient similaires parmi les trois pontes échantillonnées toutes les 4 h (une ponte de mixte, deux pontes mâles). Ces observations ont été confirmées chez les quatre autres pontes échantillonnées moins régulièrement (une ponte femelle, trois pontes mixtes). La date de mue est indiquée par la présence des exuvies dans les échantillons. Le développement larvaire dure 108 h à 18 °C du stade nauplius 1 jusqu'au stade cypris. Les stades nauplius sont renumérotés de 1 à 5. Les larves de Nauplius 1 (N1) éclosent en conditions normales dans l'interna de la sacculine. Les N2 sont libérées de l'interna et durent entre 12 et 16 h. Les N3 apparaissent entre 12 et 16 h après la libération de la ponte dans le milieu extérieur. Les N4 apparaissent dans le milieu extérieur entre 28 et 32 h et dure environ 16h ; et les N5 apparaissent entre 44 et 48 h et durent environ 64h. Le stade cypris apparaît entre 108 et 112 h et peuvent vivre jusqu'à 2 semaine à 4°C. Cette chronologie précise obtenue par échantillonnage tous les 4 h, lui a permis de montrer que le développement larvaire de *S. carcini* est remarquablement synchrone au sein d'une même ponte. En outre, les durées des stades nauplius sont identiques entre les pontes obtenues à partir de différents spécimens. Ce développement larvaire synchrone a été observé chez les Rhizocephala (Walossek et al., 1996, Queinnec et al., 1999), mais à notre connaissance, il n'a jamais été auparavant démontré jusqu'à ce travail. Ce synchronisme ressemble à celui observé chez les embryons de plusieurs espèces d'amphipodes dont *Parhyale hawaiensis* (Browne et al., 2005). **Nous pensons que, comme chez ces embryons, les nauplius étant lécithotrophes (donc avec des réserves vitellines**

restreintes), cela permet un développement larvaire synchrone et qu'il se peut que ce développement synchrone de *S. carcini* soit lié à son mode de vie parasite. La lécithotrophie chez les nauplii est apparu plusieurs fois parmi les crustacés (Martin et al., 2014). Dans plusieurs cas, on constate que la lécithotrophie concerne les espèces parasitaires : chez un Thoracica *Anelasma squalicola* (Frost, 1928) et chez la plupart des espèces d'Ascothoracida et de Facetotecta (Hoeg et al., 2014), et chez les Copepoda (Martin et al., 2014).

### 2.2.2. Morphologie des nauplius de *S. carcini*

Les morphologies des stades nauplius et cypris ont été redécrites grâce au suivi toutes les quatre heures, ce qui nous a permis d'identifier un nouveau stade nauplius et donc d'affirmer qu'il y a 5 stades et non 4 comme décrits précédemment (Walker 1988 ; Collis et Walker, 1994) (Tab.2).

Table 2. Terminologies utilisées pour les stades nauplius chez différentes espèces

Stades larvaires	Espèces			
	<i>S. carcini</i> (Cette étude)	<i>S. carcini</i> <sup>1</sup>	<i>Briarosaccus tenellus</i> <sup>2</sup>	<i>Polyascus polygenea</i> <sup>3</sup> <i>Sacculina pilosella</i> <sup>4</sup> <i>Peltogasterella gracilis</i> <sup>5</sup> <i>Heterosaccus papillosus</i> <sup>6</sup>
1 <sup>er</sup> stade	N1	N1	N0	N1
2 <sup>d</sup> stade	N2	N2	N1	N2
3 <sup>ème</sup> stade	N3		N2	N3
4 <sup>ème</sup> stade	N4	N3	N3	N4
5 <sup>ème</sup> stade	N5	N4	N4	N5

N0 to N5, stades nauplius 0 à 5. <sup>1</sup> Walker 1988; Collis et Walker 1994, <sup>2</sup> Walossek et al. 1996, <sup>3</sup> Korn et al. 2000, <sup>4</sup> Korn et Rybakov 2001, <sup>5</sup> Rybakov et al. 2002, <sup>6</sup> Ponomarenko et al. 2005

Nous avons comparé nos résultats aux travaux antérieurs de Walker (1988). Nos analyses statistiques montrent que les mâles sont significativement plus longs que les femelles de N2 à N5, ce qui confirme les observations précédentes. Nous avons également observé que nos longueurs de N4 et N5 étaient plus courtes que les stades correspondants étudiés par Walker (1988). Comme nos mesures diffèrent de celles de Walker (1988), il n'est pas possible de déterminer si les stades nauplius étudié précédemment est N2 ou N3. La longueur du corps et la longueur de la furca sont significativement différentes dans ces stades et peuvent être utilisées pour distinguer N2 de N3 au sein d'un même sexe (Trédez et al, 2017).

Par rapport aux observations morphologiques précédentes (Collis et Walker, 1994), les deux épines des cornes frontales de nos observations sont situées antérieurement et postérieurement plutôt que dorsalement et ventralement. Dans nos observations, la deuxième partie de l'antennule de *S. carcini* gonfle progressivement de la N2 à N5, alors que Collis et Walker (1994) ont trouvé un gonflement seulement dans N3 et N4. Notre N1 est identique à leur N1 et notre N4 est similaire à leur N3, sauf que nous n'observons les épines latérales qu'en N5. Notre N5 est clairement la même larve que leur N4. De plus, nous avons trouvé deux caractères N5 non décrits précédemment sur les antennes. Tout d'abord, la soie postaxiale (S5) est réduite par rapport à celle de la N4 (Fig. 18.b et 19c). Deuxièmement, l'insertion de S5 change entre les stades N4 et N5 de la deuxième à la

troisième partie de l'antennule. S5 doit être observée à travers la cuticule pendant la mue, pour s'assurer qu'il s'agit de la même soie de la N1 à N5. De plus, les pigments rouges dans la région postérieure sont utiles pour identifier les larves N5 tardives (Fig 20 e). Par comparaison, nous pouvons conclure que notre N2 est similaire à leur N2. Dans les deux descriptions des N2, la soie préaxiale (S1) n'est pas réduite. De plus, les rames de la furca de la N2 sont légèrement plus épaisses et plus courtes que chez la N3 et présentent de longues et nombreuses petites soies. Ainsi, leur N2 correspond à notre N2. De ces comparaisons, nous concluons que notre N3 est un stade nauplius non décrit auparavant par Collis et Walker (1994).

**Ce qu'il faut retenir de ce travail c'est qu'il est possible de discriminer les nauplius des différents stades par :** (1) l'orientation des cornes frontales (figs.18 a, e, i, m, q, 19a) (2) la morphologie des soies de l'antenne chez les nauplius 3, 4 et 5. (figs. 18 c, g, k,o,s, 19b) (3) la forme du telson et de la furca chez tous les stades nauplius (figs.18 b,f,j,n,r, 19c).

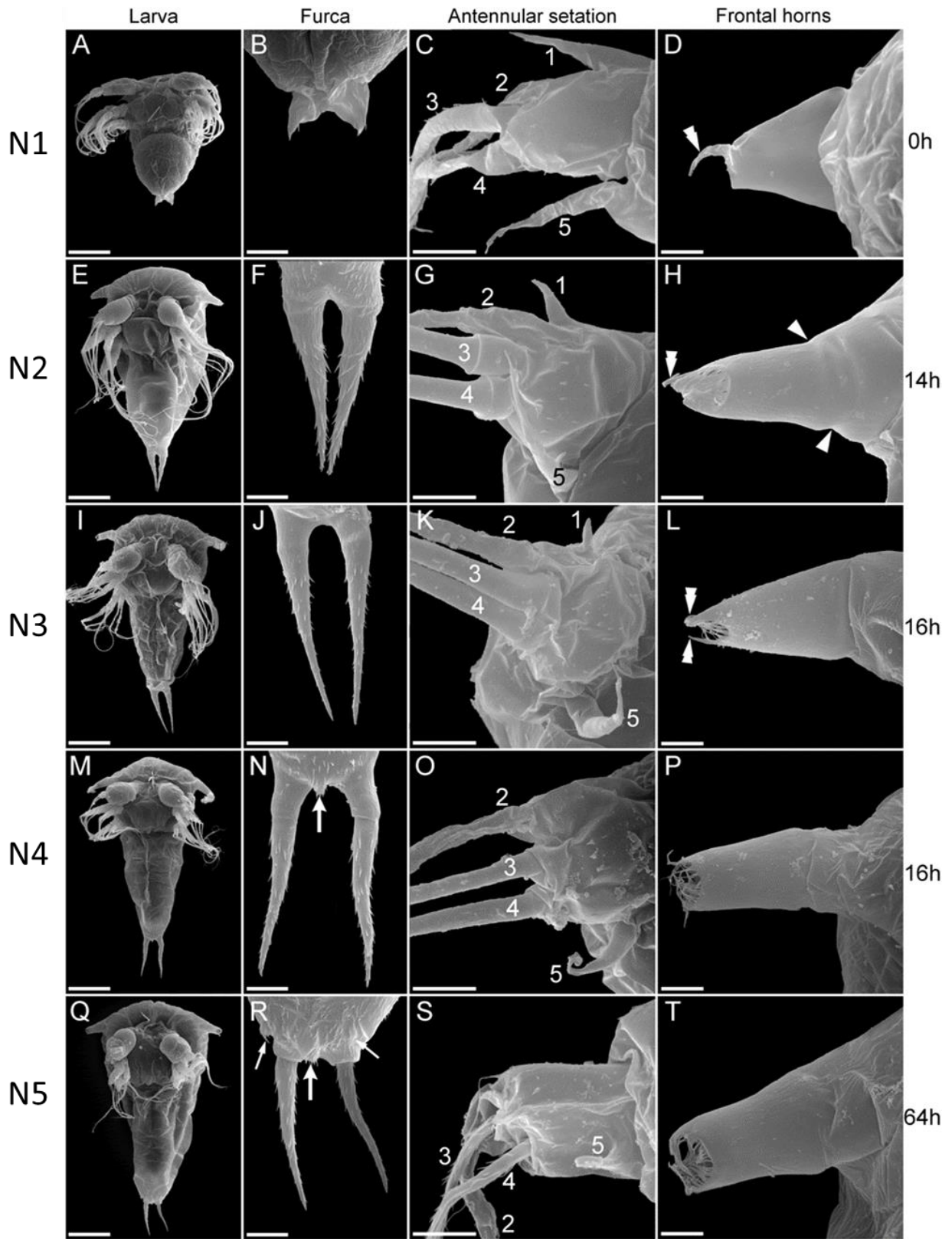


Figure 18: Nauplius de *Sacculina carcini* en microscopie électronique à balayage. A, E, I, M, Q: Larve en vue ventrale, respectivement de la N1 à la N5. Barre d'échelle: 50  $\mu$ m. B, F, J, N, R: partie postérieure avec les rames de la furca respectivement de la N1 à la N5. La large flèche indique le tubercule entre les deux rames de la furca. La petite flèche montre un décrochement avec une épine. Barre d'échelle: 10  $\mu$ m. C, G, K, O, S: soies (numérotées) de l'antennule respectivement de la N1 à la N5. Barre d'échelle: 5  $\mu$ m. D, H, L, P, T: Cornes frontales respectivement de la N1 à la N5. Les flèches indiquent les séparations discrètes de la corne en 3 portions. Les doubles flèches montrent les épines distales. Barre d'échelle: 5  $\mu$ m. D'après Tredez et al, (2017)

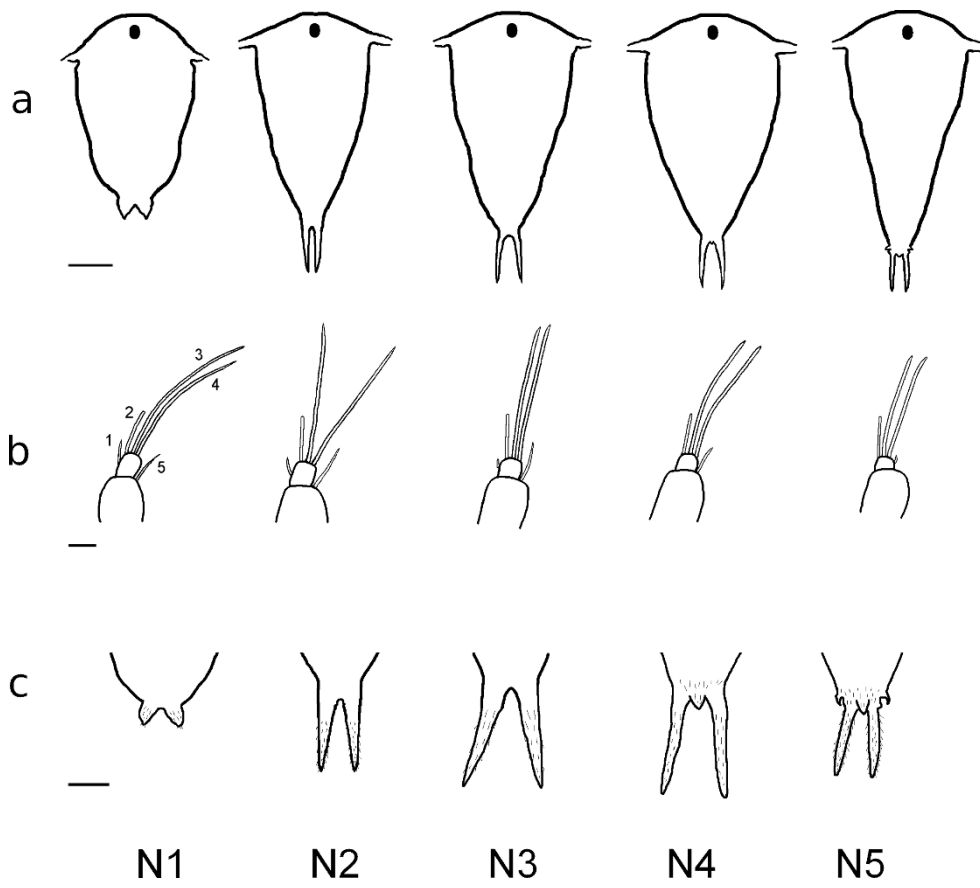


Figure 19 : Dessin des caractères morphologiques des stades nauplius de *Sacculina carcini* Thompson, 1836. a forme du corps en vue dorsale, b soies sur l'antenne, c telson avec les rames de la furca, vue dorsale. N1-N5 : Stades nauplius 1 à 5. Barres d'échelle : a : 50  $\mu\text{m}$  ; b : 10  $\mu\text{m}$  ; c : 20  $\mu\text{m}$  D'après Tredez et al, (2017)

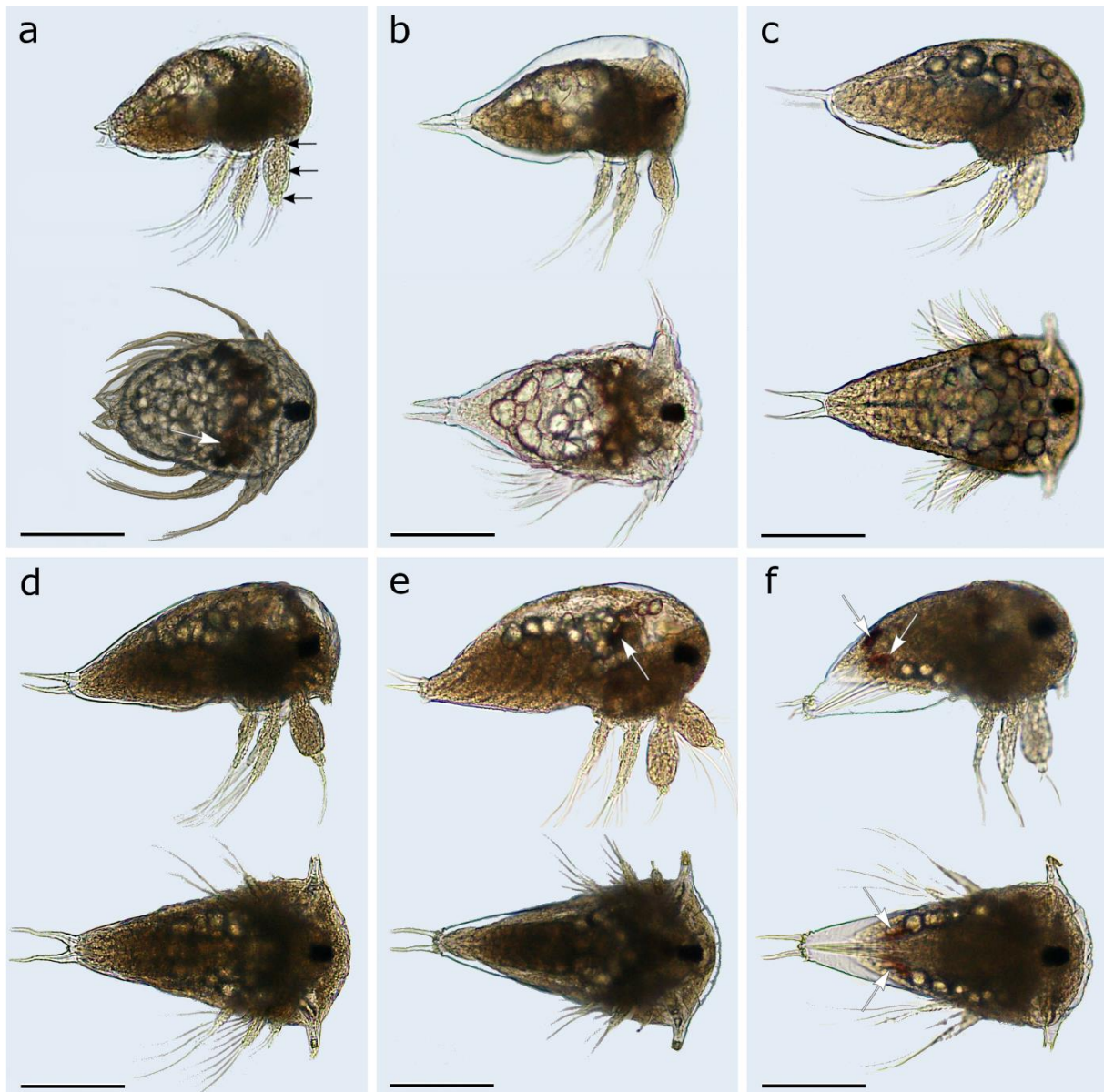


Figure 20 : Images microscopiques des stades nauplius de *Sacculina carcini* Thompson, 1836. Vue latérale droite (côté supérieur) et vue ventrale (côté inférieur) : a N1 (libération prématurée), trois parties de l'antennule (flèche noire), pigments rouges dans la région céphalique (flèche blanche) ; b N2 (0h) juste libérée de l'externa, avec furca déployée, et cornes frontales ouvertes latéralement ; c N3 (20h), avec rames de la furca divergentes ; d N4 (44h) ; e jeunes N5 (52h) pigments rouges dans la région céphalique (flèche blanche) ; f N5 tardives (104h), avec deux taches de pigments rouges sous la région postérieure de la coiffe (flèche blanche). N1 à N5 : stades nauplius 1 à 5. Barre d'échelle : 100  $\mu$ m. Images avec stéréomicroscope (Olympus SZX7 associé à la caméra DP 20)

**En conclusion, à partir d'un suivi précis des pontes toutes les quatre heures, nous avons démontré que le cycle biologique de *S. carcini* comprend cinq stades larvaires de nauplius.** Les deuxième et troisième stades nauplius avaient précédemment été identifiés comme un seul stade, parce que leur morphologie est similaire et parce qu'ils ne durent qu'environ 16 heures chacun. Nous décrivons également ces stades larvaires et présentons les caractères morphologiques, tels que **la furca, les cornes fronto-latérales et la position des antennes qui, ensemble, discriminent ces stades nauplius et identifient *S. carcini* des autres espèces de Rhizocephala.** Enfin, nous démontrons que **le développement des larves de *S. carcini* est synchronisé** de façon reproductible entre différentes pontes de différents individus.

2.2.3. *Le synchronisme larvaire expliqué par le synchronisme cellulaire*

Suite au travail de Fabien Trédez, nous avons voulu comprendre le synchronisme des pontes chez *S. carcini* mais aussi chez la deuxième espèce de sacculine *S. gerbei* (Trédez 2015). Fabien, en 2015, a montré par un suivi des segments thoraciques de *S. carcini* via une microdissection de la cuticule et une observation au MEB, que les larves présentaient un développement synchrone des segments thoraciques et de la formation de l'abdomen comme par exemple sur la Nauplius 2 (Fig.21).

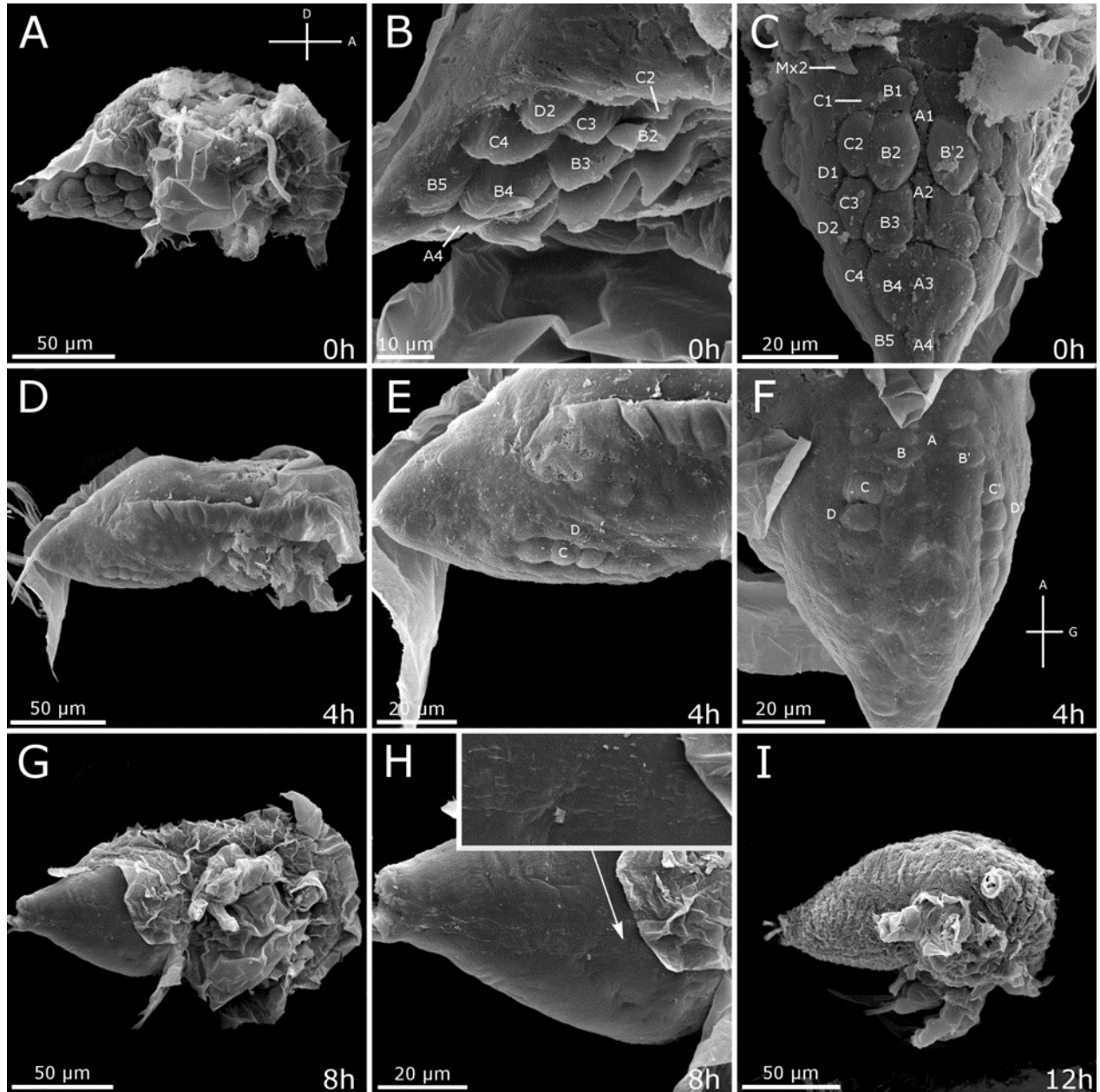


Figure 21 : Électronographies (MEB) de larves N2 de *Sacculina carcini*, après microdissection de la cuticule. Les durées de développement larvaire (après lâcher par l'externa) sont indiquées. L'axe antérieur est dirigé vers la droite ou vers le haut. A, G, I : vues latéro-ventrales de larves. B, H : vues latérales de thorax. C, F : vues ventrales de thorax. D, E : vues latérales de larves. Mx2 : ébauche de maxille. La rangée médiane est numérotée de A1 à A4. Puis, les rangées latérales sont numérotées B1, B2...pour la suivante, puis C1, C2... la plus latérale est numérotée D1, D2...

Afin de comprendre ce processus observé au MEB, j'ai donc accueilli au laboratoire un étudiant de master 2 Baptiste Carton sur ce projet en 2016. Baptiste a travaillé sur trois espèces de cirripèdes; deux espèces de sacculines (Rhizocephala) : *Sacculina carcini* et *Sacculina gerbei*, ainsi que sur une espèce de balanes (Thoracica): *Semibalanus balanoides*. Baptiste après avoir identifié les stades larvaires de ces trois espèces, les a fixés. Il a réalisé une double coloration au DAPI/phalloïdine puis il a observé ses échantillons en microscopie confocale sur la plateforme CYMAGES de l'Université de Versailles Saint Quentin (UVSQ). Les résultats, que Baptiste a obtenu, ont été traités par ImageJ et Adobe® Photoshop® Elements 14. Ce logiciel lui a permis de représenter schématiquement l'organisation du thorax des larves en montrant les contours des noyaux (DAPI) ou les cellules (Phalloïdine). Il a pu suivre de façon précise le devenir des cellules (Fig.21c, définies par Trédez 2015) et leurs divisions (Carton et al., 2018). Une N1 précoce a une conformation visible en Figure 22 a. Les divisions semblent s'initier par la division transversale de B1 et B'1 (Fig. 22b). L'une des cellules-filles (en jaune) de cette division va se positionner en C1 et passe en rouge (Fig. 22c). On observe alors deux divisions plus ou moins simultanées : la division longitudinale des cellules B2, B3 et B4 (Fig. 22e) et la division longitudinale de D1 (Fig. 22f). Les suivis ont été réalisés jusqu'au stade N3 chez *S. carcini*, *S. gerbei* (Fig. 23) et *Semibalanus balanoides* (modèle Thoracica) (Fig. 24).

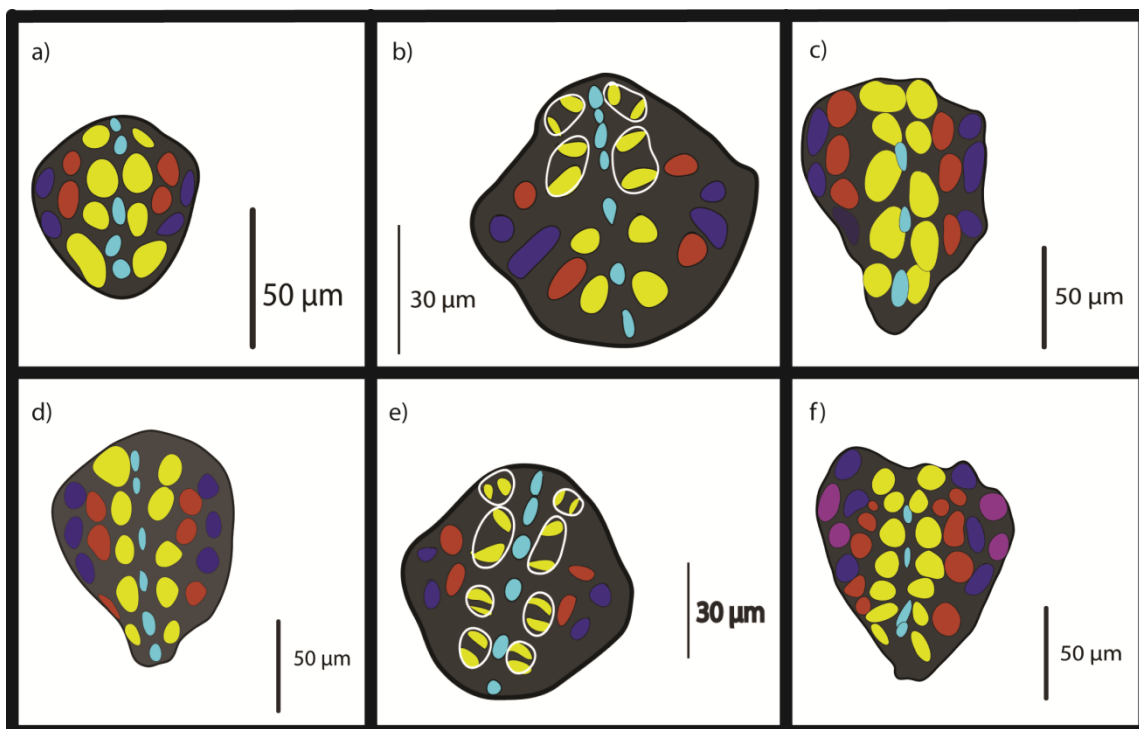


Figure 22 : Suivi des divisions cellulaires durant la transition N1 vers N2 de *Sacculina carcini*, image reconstruite. Bleu : A (cf figure 21c), jaune : B et B', rouge : C et C' et violet : D et D'.

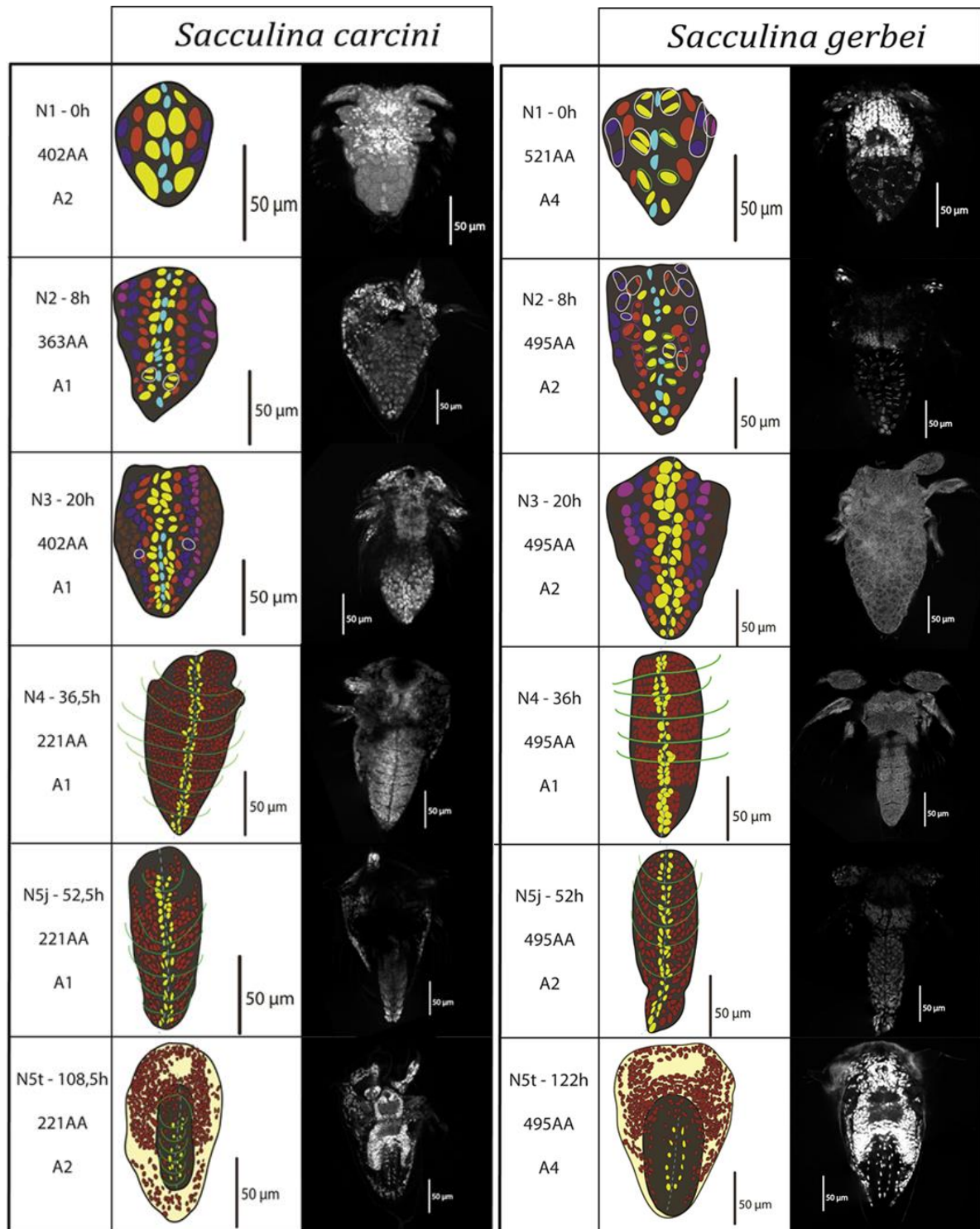


Figure 23 : Etude des stades nauplius de *S. carcini* et *S. gerbei* : Colonne de gauche = Stade larvaire, heure de fixation, nom de la ponte et nom de la larve ; colonne centrale = image du thorax reconstruite et analysée sous Adobe® Illustrator® CS6 ; colonne de droite = image de la larve reconstruite avec la fonction Photomerge® d'Adobe® Photoshop® Elements 14

#### a. Synchronisation cellulaire et taxinomie

Au stade N1, les larves des deux *Sacculina* subissent une division longitudinale sauf pour les cellules B1 et B'1 de *S. carcini* qui se divisent transversalement. Il y a donc, dès le début de la N2, une différence du nombre de cellules sur la ligne B-B' entre ces deux espèces : 8

**cellules pour *S. gerbei* versus 7 cellules pour *S. carcini*** (celle qui rejoint la ligne C). Chez les stades N2 et N3, à la même heure, la densité cellulaire est moins importante chez *S. gerbei* que chez *S. carcini* (Fig. 23). **Chez *S. gerbei*, le cycle de division est plus lent que pour *S. carcini*, 5h versus 4h sur le nombre de division à 20h.** La segmentation apparaît chez la N3 à 20h chez *S. carcini* et n'est visible que plus tard chez *Sacculina gerbei*. On constate que **le temps de développement des larves jusqu'à la cypris est plus long chez *S. gerbei*** (environ 140h) que chez *S. carcini* (108h) (Trédez, 2015).

Le stade N4 est chez ces deux espèces le stade où l'on observe le plus de cellules ainsi que l'apparition du telson. Au stade N5, on observe chez les deux sacculines une individualisation des segments et le développement des thoracopodes. Les mécanismes morphogénétiques en jeu semblent être les mêmes chez les deux espèces.

L'organisation des sillons pouvant ainsi être reconstruite, il y a donc bien synchronisation des divisions cellulaires.

**L'ensemble de ces observations permettent l'identification des espèces *S. carcini* et *S. gerbei* quand leur développement est réalisé dans des conditions identiques.**

Par contre chez *Semibalanus balanoides*, l'organisation cellulaire de la N1, en lignes longitudinales, est observable sur les larves. Le nombre de cellules en B-B' et C-C'est d'environ une quinzaine. Dès la N2 et ce, jusqu'à la N3, la disposition des cellules ne permet plus de reconnaître une organisation particulière (Fig. 24). Les cellules sont réparties de façon homogène sur le thorax. En surface, dans la partie postérieure du thorax, on peut également remarquer un espace vide entouré par un nombre irrégulier de noyaux (de 6 à 18 en N3). Il s'agit de l'anus de l'animal, en effet, les larves de balanes sont planctotrophes et possèdent donc un tube digestif. D'autres structures sont visibles sur tous les stades larvaires. Deux épines se situent à l'extrémité postérieure de la larve. L'épine dorso-thoracique, ventrale, présente (Fig. 24) un nombre de cellules plus important à chaque stade que l'épine dorso-caudale, exceptée en N1.

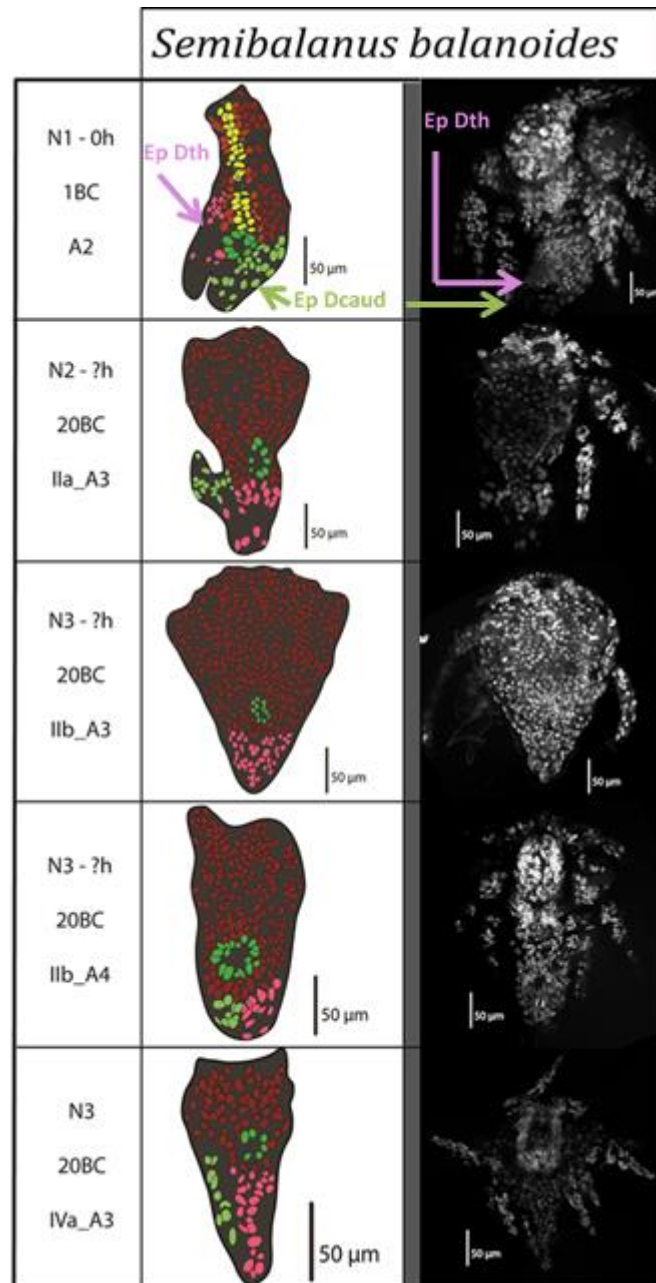


Figure 24 : Etude des stades naupliens de N1 à N3 de *Semibalanus balanoides* : Colonne de gauche = Stade larvaire, heure de fixation, numéro de la ponte et nom de la larve ; colonne centrale = image du thorax reconstruite et analysée sous Adobe® Illustrator® CS6 ; colonne de droite = image avec la fonction Photomerge® de Adobe® Photoshop® Elements 14. Ep Dth = Epine dorsotoracique, Ep Dcaud = Epine Dorsocaudale

Nous avons pu observer un plus grand nombre de larves en cours de segmentation. L'organisation cellulaire montre chez *S. carcini* et *S. gerbei* la mise en place totale d'une région délimitée, au nombre de cellules stables, en amont de la segmentation.

Les divisions se faisant par lignes souvent entières, il ne semble pas y avoir de foyers majeurs de prolifération. Elles semblent cependant se réaliser progressivement, en partant du haut du thorax jusqu'à la furca en N1 et N2. Cette observation est difficile à réaliser en N3 où il semblerait que les divisions débutent à la fois en avant et en arrière du thorax pour se rejoindre en son milieu. Cette vague de divisions se distribue toujours ainsi au sein d'une même ligne longitudinale. Ce pattern de division dans l'axe antéro-postérieur se déploie ensuite sur toute la larve : d'abord près du sillon central (B-B') puis les lignes

latérales adjacentes, chacune leur tour. Concernant la formation des sclérites, F. Trédez (2015) observe sur une larve (Fig. 21H) la mise en place des quatre premiers segments puis des deux suivants. Il reconnaît la difficulté à observer distinctement ce fait mais défend tout de même **une segmentation quasi-synchrone du développement antéro-postérieur, similaire à celle de *Drosophila melanogaster*** (DiNardo et al. 1985).

b. Adaptation au mode de vie parasite ?

L'ensemble des observations réalisées par Baptiste Carton tendent à confirmer le développement synchrone des larves de sacculines, très différentes des larves de thoraciques, comme celles de *Semibalanus balanoides*, quant à leur organisation.

Ce développement synchrone des larves de *Sacculina* permettrait d'optimiser les dépenses énergétiques de la larve dans un temps donné. Les contraintes énergétiques étant liées au potentiel d'infestation, c'est-à-dire la nécessité de parcourir une distance suffisante pour trouver et infester un hôte.

La sacculine adulte ne présente pas de tube digestif, elle se nourrit via un système de racine qui permet l'absorption de nutriments provenant de l'hôte. L'absence de tube digestif pourrait être liée à l'extinction de certains gènes de la famille paraHox/Hox chez l'adulte et par extension, chez la larve qui est lécitotrophe.

Chez les cirripèdes parasites, il existe des larves planctotrophes en particulier chez les Ascothoracida (Grygier, 1990), ainsi que chez leur groupe-frère, les Facetotecta (Hoeg et al., 2014). Chez les Thécostracés ainsi que chez les Copépodes, on retrouve parallèlement la présence de larves lécitotrophes couplées au mode de vie parasitaire.

La survie des larves lécitotrophes est supérieure à celles des larves planctotrophes car elle supprime les inégalités de prises de nourriture, cette adaptation permet d'obtenir un plus grand nombre de larves cypris en un même temps et donc d'augmenter les chances d'infestation, afin de pouvoir boucler le cycle du parasite.

Pour optimiser l'utilisation des réserves lipidiques, une organisation synchrone des divisions cellulaires, très structurée devient donc un avantage pour une réduction du nombre de stades et la réduction du temps de développement larvaire ce qui pourrait permettre d'arriver plus vite à la phase parasitaire. Ceci est bien visible au sein du genre *Sacculina*.

## Chapitre 2 : Etude de systématique morphologique et moléculaire, phylogénie des parasites

Mes études sur les cycles de vie des nématodes trichostrongyles ainsi que leur morphogénèse ont conforté le fait qu'ils sont bien divisés en trois super-familles et que chacune d'elles a évolué différemment. De même chez les Rhizocéphales, l'étude fine de la chronologie du cycle et la morphogénèse a mis en évidence que nous pouvions discriminer les espèces de sacculines entre elles.

J'ai souhaité vérifier si ce que j'observais d'un point de vue biologique pouvait se vérifier d'un point de vue morphologique et moléculaire. J'ai donc entamé un travail de systématique basé sur des critères morphologiques et également moléculaires, afin de conforter mes hypothèses.

### 1. Systématique et phylogénie des nématodes Trichostrongylina

#### 1.1. Cas des parasites de lagomorphes, ruminants et rongeurs

##### 1.1.1 . *Trichostrongyloidea* : Redescription de *Trichostrongylus retortaeformis* (Zeder 1800)

Dès le début de ma recherche, j'ai travaillé en tant que vacataire dans les collections du MNHN ce qui m'a amené à faire de la taxonomie rapidement pour mes propres parasites. J'ai débuté tout d'abord, avec un parasite commun chez les lapins de garenne et les lièvres *Trichostrongylus retortaeformis* (*Trichostrongyloidea*) décrit pour la première fois par Zeder en 1800 chez le lapin de garenne, mais il manquait certaines données sur cette espèce comme par exemple la forme des spicules du mâle, un étalement complet de la bourse caudale permettant de connaître la division de la côte dorsale. Ce parasite allait ensuite nous servir de « modèle » pour toute ma recherche sur les parasites de lagomorphes, le matériel provenant d'une souche sauvage, prélevée à l'Arboretum de Chèvreloup (Versailles) en collaboration avec P. Desset et Dr Durette-Desset ainsi que l'équipe de l'ONC de St benoit. Cette description est en accord avec les observations précédentes sur *T. retortaeformis* faites sur des parasites infestant des lapins sauvages en Allemagne (Lubimov, 1935) ou en Amérique du Nord (Hall, 1916) et des lapins en URSS (Schulz, 1931). Une certaine variabilité a été observée dans la forme de la côte dorsale, telle qu'on la trouve communément chez les *Trichostrongylina*, mais, pour tous les vers observés, l'origine de la côte 9 apparaît après la division de la côte dorsale et la longueur de la côte 9 est égale ou supérieure à celle de la côte 10 (Figure 25). Dans certains cas, les spicules semblent tératologiques pour certains *T. retortaeformis* mais c'est aussi une observation habituelle chez les *Trichostrongylina* lorsque de grandes populations de vers sont présentes (Audebert et al., 2000).

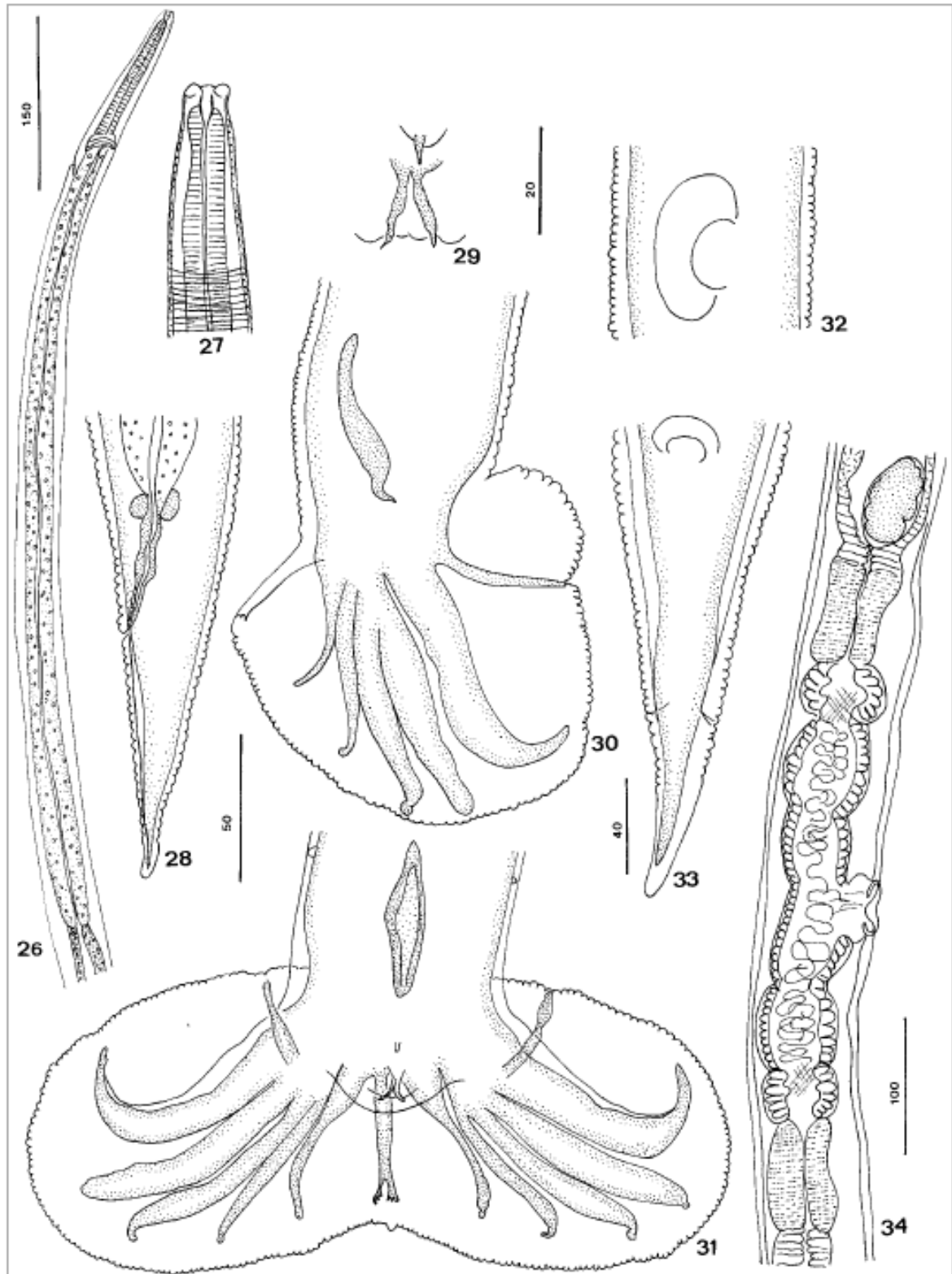


Figure 25 : Adultes de *Trichostrongylus retortaeformis*. 26. Mâle, extrémité antérieure, vue latérale gauche. 27. Mâle, tête, détail des stries cuticulaires. 28. Femelle, queue, vue latérale gauche. 29. Mâle, détail du cône génital, vue ventrale. 30–31. Bourse mâle, bourse caudale, vue latérale droite et vue ventrale. 32. Femelle. Ouverture longitudinale de la vulve, vue latérale droite. 33. Femelle. Queue, vue ventrale avec phasmides. 34. Femelle. Ovjecteur, vue latérale droite. Lignes d'échelle : 26, 150 mm ; 27, 29, 32, 33, 20 mm ; 28, 50 mm ; 30, 31, 40 mm ; 34, 100 mm. D'après Audebert et al., (2000)

1.1.2. *Heligmosomoidea* : Description d'*Ohbayashinema erbaevae* parasite de lagomorphes et redefinition du genre *Ohbayashinema*

Une nouvelle espèce d'Heligmosomidae provenant de Bouriatie (Russie) *Ohbayashinema erbaevae* (Heligmosomoidea) a été décrite chez son hôte naturel *Ochotona daurica* (Rodentia, Ochotonidae) et son hôte expérimental *O. rufescens*. La description de cette nouvelle espèce (Durette-Desset et al., 2000) a permis de redéfinir le genre *Ohbayashinema*. En effet, le genre *Ohbayashinema* était principalement basé sur la présence d'un axe symétrique d'orientation des crêtes par rapport à l'axe frontal, traversant les champs latéraux. Ce caractère n'est présent ni chez *O. abei* ni chez *O. erbaevae*, qui présentent toutes deux un synlophe bien décrit. De plus, la morphologie de la femelle *O. erbaevae* étant désormais décrite (Fig.26), il était devenu nécessaire de modifier la définition du genre *Ohbayashinema*

Genre *Ohbayashinema* Durette-Desset, 1974

ESPÈCES TYPE - *O. ochotoni* Durette-Desset, 1974, par désignation originale.

AUTRES ESPÈCES - *O. abei* Fukumoto, Kamiya & Ohbayashi, 1986 ; *O. dubinini* (Gvozdev, 1966) Durette-Desset, 1974 = *Heligmosomum dubinini* Gvozdev, 1966 ; *O. erbaevae*.

Le synlophe présente moins de 15 crêtes et l'axe d'orientation des crêtes est sous-frontal ou frontal (détails des synlophes mâle et femelle cf Durette-Desset et al., 2000 Fig. 1 et 2) ; présence d'un gradient médio-latéral des crêtes au moins du côté ventral ; absence de crêtes devant les champs latéraux ; bourse caudale avec papilles 1 à la base des côtes 2 (Fig. 26D) ; axe chitinoïde des spicules doublés dans leur partie centrale (Fig.26D') ; monodelphie avec branche génitale postérieure avortée (Fig. 26 C,E) ; déirides sétiformes (fig. 26B). Parasites des *Ochotonidae* dans l'Ancien monde (Europe, Asie, Afrique).

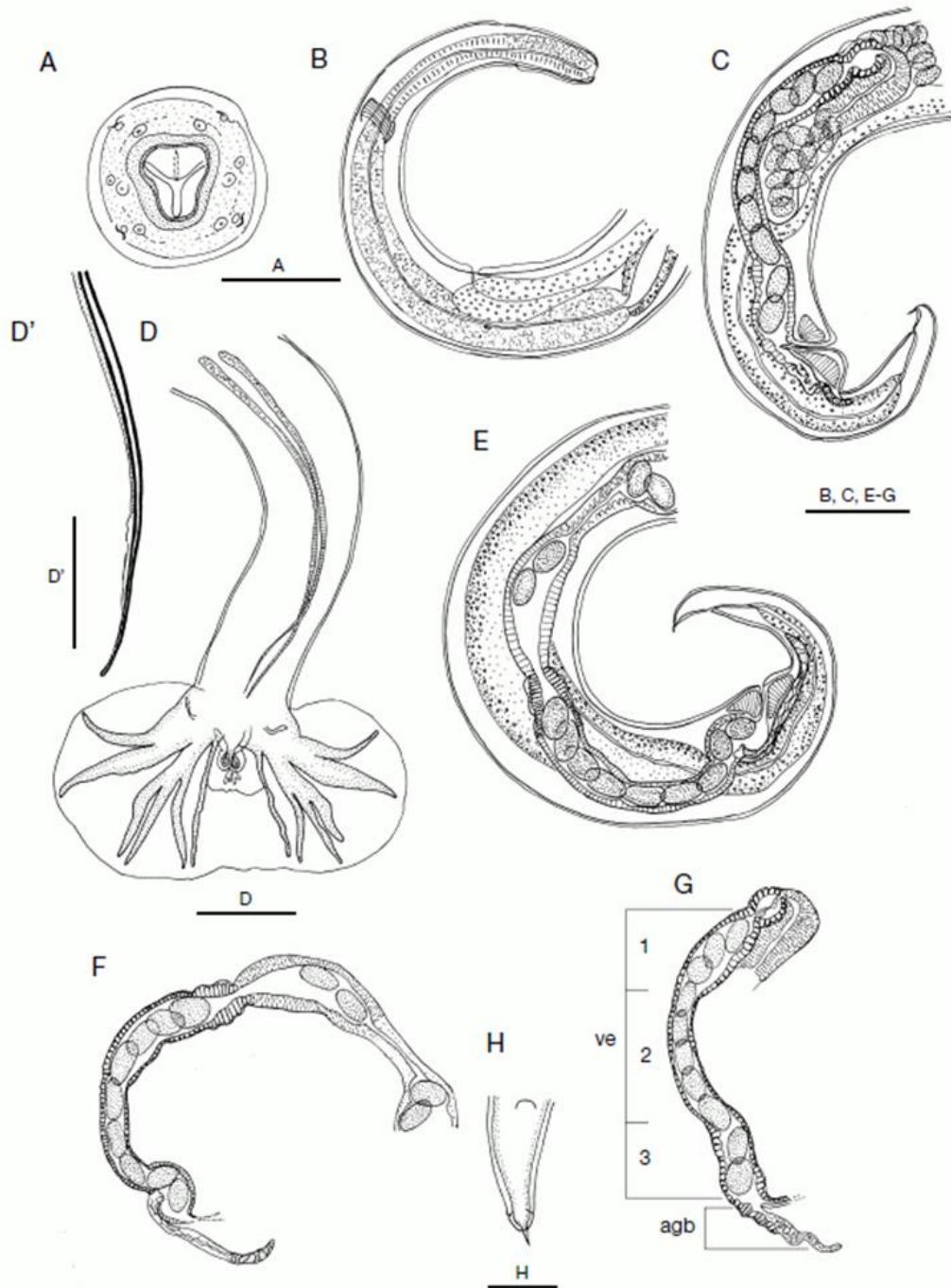


Figure 26. - *Ohbayashinema erbaevae*. in *Ochotona r. rufescens* ; A, femelle, tête, vue apicale ; B, mâle, extrémité antérieure, vue latérale droite ; C, femelle, extrémité postérieure, vue latérale droite ; D, mâle, bourse caudale, vue ventrale ; D', détail de la pointe du spicule ; E, autre extrémité postérieure femelle, vue latérale droite ; F, femelle E, détail de l'ovjecteur avec partie distale bulbueuse du vestibule et branche postérieure atrophiée ; G, femelle C, détail de l'ovjecteur avec partie distale élargie du vestibule et branche postérieure atrophiée ; H, extrémité et extrémité caudale féminine, vue ventrale. Abréviations : ve, vestibule ; 1, partie proximale élargie ; 2, partie médiane rectiligne mince ; 3, partie distale plus courte ; agb, branche génitale atrophiée. Barres d'échelle : A, 30 µm ; B, C, E-G, 200 µm ; D, 150 µm ; D', 50 µm ; H, 100 µm. D'après (Durette-Desset et al., 2000)

### 1.1.3. *Heligmosomoidea* : Le cas particulier du genre *Heligmosomoides* parasite de rongeurs

Lors des stages de L3 et master 1 de Julien Massoni, je me suis intéressée plus particulièrement au genre d'*Heligmosomoides*, (*Heligmosomoidea*) parasite intestinal de rongeurs. J'ai repris un travail de description morphologique afin de mieux comprendre l'évolution du genre *Heligmosomoides*. En effet, lors d'une étude de phylogénie moléculaire réalisée sur l' ITS1 et ITS2 on a pu mettre en évidence la structuration des populations d'une « même espèce » *Heligmosomoides polygyrus* dans deux sous populations (Audebert et al., 2005) ; ainsi *Heligmosomoides polygyrus polygyrus* (Dujardin, 1845) se retrouve en France continentale alors qu'*Heligmosomoides polygyrus corsicus* (Durette-Desset, 1968) se situe en Corse et qu'une troisième population est retrouvée sur le continent américain parasitant les souris *Heligmosomoides polygyrus bakeri* (Durette-Desset et al, 1972). Qu'en était-il du genre *Heligmosomoides* sur la Chine ?

Dans un premier temps, nous avons donc travaillé sur du matériel de Chine. **Une nouvelle espèce *Heligmosomoides craigi* (Nematoda, Heligmosomoidea) a été décrite chez *Microtus limnophilus* Büchner, 1889 (Rodentia, Cricetidae) originaire de la province du Rangtang, Sichuan, Chine (Massoni et al., 2010a).** Les spécimens décrits appartiennent au genre *Heligmosomoides* Hall, 1916 (*Heligmosomoidea*, *Heligmosomidae*), tel que redéfini par Durette-Desset (1968), principalement caractérisé par des crêtes cuticulaires longitudinales (Fig. 27.11-16) et une côte dorsale peu développée (Fig. 27.6).

Huit espèces, cinq néarctiques et trois paléarctiques, partagent avec les spécimens chinois de *Heligmosomoides craigi* n.sp., un rapport morphométrique longueur spicule / longueur du corps supérieur à 45%.

Dans la zone néarctique, il s'agit de *H. carolinensis* (Dikmans, 1940), *H. longispiculatus* (Dikmans, 1940), *H. montanus* Durette-Desset, 1967, *H. tenorai* Durette-Desset, 1967, tous parasites d'Arvicolinae et *H. thomomyos* Gardner et Jasmer, 1983 un parasite des *Heteromyidae* (souris kangourou). Ces espèces se distinguent facilement des spécimens chinois puisque la distance anus-vulve est plus longue que la longueur de la queue. De plus, le rapport longueur des spicules / longueur du corps est supérieur à 60% ou inférieur à 50% (*H. carolinensis*).

Dans la zone paléarctique il s'agit de *Heligmosomoides protobullosus* Asakawa, 1987 un parasite de *Microtus montebelli* (Milne-Edwards, 1872), du Japon ; *H. longispiculum* Tokobaev et Erkulov, 1966, un parasite de *Microtus gregalis* (Pallas, 1779), d'Asie centrale (Kyrgyzstan) et *H. longicirratu*s (Schulz, 1954), un parasite de *Microtus* sp d'URSS.

De plus, *H. protobullosus* et *H. longispiculum*, ont comme les spécimens chinois des côtes 9 plus courtes que les côtes 10. Ils se différencient par le fait que les côtes 8 sont très éloignées des côtes 6. *H. protobullosus* se distingue également par les caractéristiques suivantes : le synlophes a 14 crêtes cuticulaires contre 20 pour *H. craigi* (Fig. 27.11-15). Chez le mâle, la bourse caudale est fortement dissymétrique (Fig.27. 8-9), la côte 4 droite apparaissant d'abord sur le tronc commun des côtes 4 à 6 et la côte 4 gauche au même niveau que la côte 6 ; dans les deux lobes, les côtes 4 et 5 sont distantes. Chez la femelle, le vestibule est très long par rapport aux autres *Heligmosomoides* et la distance anus-

vulve équivalente à la longueur de la queue. *Heligmosomoides longicirratu*s pourrait bien être l'espèce la plus apparentée par le nombre de crêtes cuticulaires (20 contre 19-22) et le rapport longueur des spicules / longueur du corps (48% pour un mâle de 6 mm contre 50% pour un mâle de 5,8 mm). Malheureusement, l'espèce n'est pas illustrée et il n'est pas possible de la comparer avec précision à nos spécimens. Si le mâle et la femelle de *H. longicirratu*s s'avèrent être les mêmes que ceux des spécimens chinois, ces derniers deviendront automatiquement synonymes de *H. longicirratu*s (Massoni et al., 2010a).

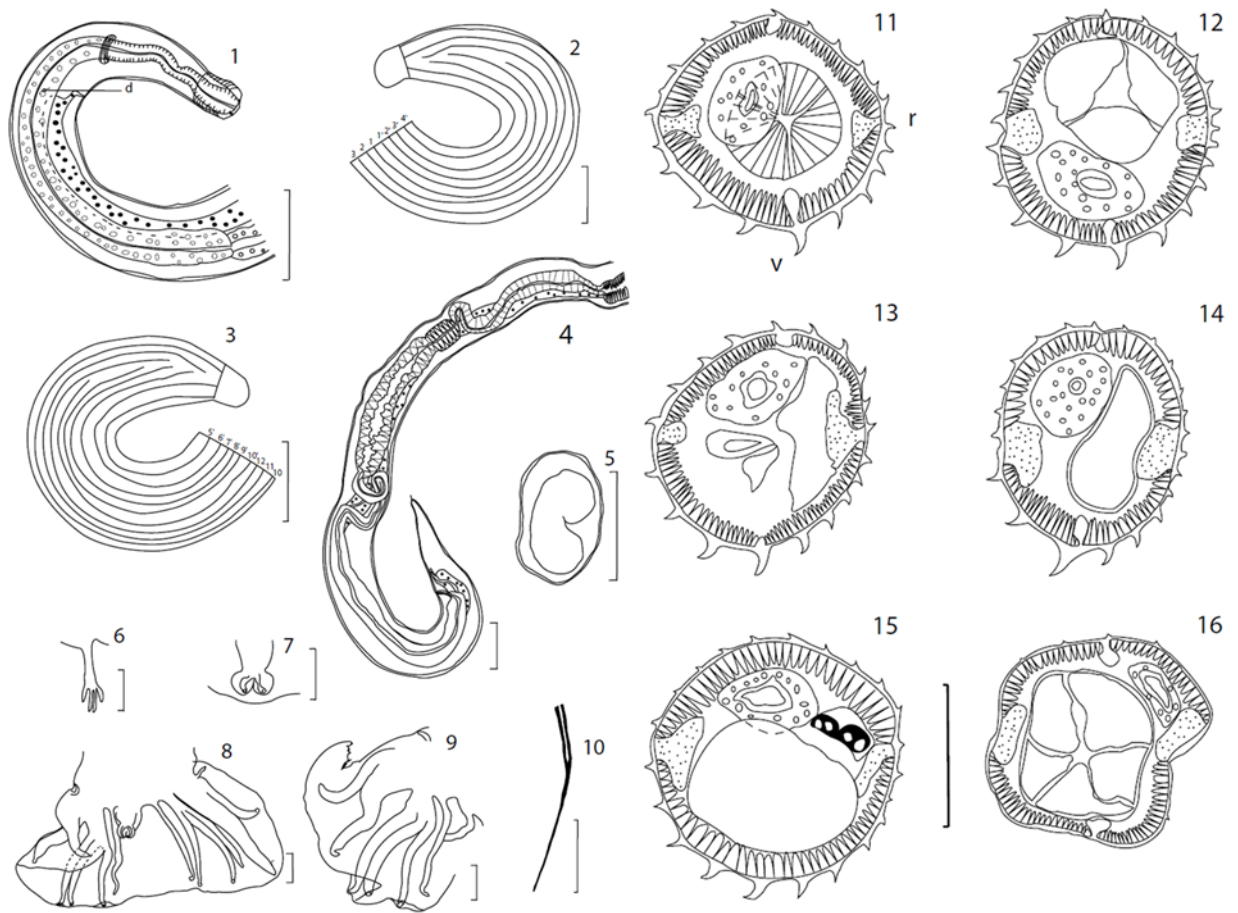


Figure 27 : *Heligmosomoides craigi* chez *Microtus limnophilus*. Figure 1 : mâle, extrémité antérieure, vue latérale droite. Figures 2-5 : femelle ; Figures 2, 3 : apparition de crêtes cuticulaires, Figure 2. vue latérale gauche, Figure 3. vue latérale droite. Figure 4 : extrémité postérieure, vue latérale droite. Figure 5 : Œuf embryonné. Figures 6-10 : Mâle, Figure 6. côte dorsale, vue dorsale, figure 7. cône génital, vue ventrale, figures 8-9 : bourse caudale, figure 8. lobe droit replié, vue ventrale, figure 9. lobe latéral droit, vue ventrale, figure 10. Pointe distale d'un spicule. Figures 11-16 : Coupe transversale des crêtes cuticulaires. Figures 11, 13, 15 : mâle, figure 11. à la jonction œsophago-intestinale, figure 13. au milieu du corps, figure 15. à environ 1,2 mm avant la bourse caudale. Figures 12, 14, 16 : femelle, Figure 12. au niveau de la jonction œsophago-intestinale, Figure 14. au milieu du corps, Figure 16. à environ 1,2 mm avant l'extrémité caudale. Barres d'échelle : Figures 1-4 : 100  $\mu$ m ; Figure 5 : 50  $\mu$ m ; Figures 6-9 : 30  $\mu$ m ; Figure 10 : 20  $\mu$ m. Figures 11-16 : 50  $\mu$ m. Figures 11-16 : sections orientées comme Figure 11. Abréviations : r : côté droit, v : côté ventral. Figures 8 et 9 de deux mâles. Abréviation : d : Deirid. D'après Massoni et al., (2012)

Dans un second temps, comme nous disposions d'un matériel important sur la Chine, nous avons décidé de re-décrire *H. neopolygyrus* Asakawa and Ohbayashi, 1986 (Nematoda, Heligmosomoidea) parasite d'*Apodemus agrarius* au Japon ici chez un *A.*

*peninsulae* originaire de Chine (Massoni et al., 2012). L'utilisation de nouveaux caractères morphologiques sur le matériel actuel et précédemment publié nous a ensuite permis d'examiner la validité de certains rapports de la « lignée *polygyrus* »; décrite comme *H. neopolygyrus*, ainsi que la distribution du genre *Heligmosomoides* chez les Muridae chinois et japonais. En effet, le genre *Heligmosomoides* Hall, 1916 (Heligmosomidae) est largement répandu dans la région holarctique et se trouve principalement chez les *Arvicolinae* mais aussi chez les *Murinae*. Asakawa (1988) a divisé les espèces du genre en cinq catégories à savoir la « lignée *travassosi-douglasi* », le « groupe relique », la « lignée *laevis-carolinensis* », la « lignée *longicirratum-longispiculatus* » et la « lignée *polygyrus* ». Cette dernière lignée ne parasite que *Mus* et *Apodemus*. Jusqu'à présent, trois espèces appartenant à cette lignée ont été décrites ou signalées en Chine : *Heligmosomoides polygyrus polygyrus* (Dujardin, 1845) ; *H. neopolygyrus* Asakawa et Ohbayashi, 1986 et *H. asakawae* Tenora and Barus, 2001 (Asakawa et al., 1990, 1992, 1993). *H. neopolygyrus* et *H. p. bakeri* Durette-Desset et al, 1972 sont présents au Japon (Asakawa et Ohbayashi, 1986, Hasegawa et al, 1983).

Asakawa et al (1993) ont étudié la répartition de *H. neopolygyrus* dans l'est de la Chine chez *A. agrarius* et chez *A. peninsulae*. De plus, ils ont comparé les caractéristiques morphologiques des côtes 8 chez *H. neopolygyrus* et chez *H. p. polygyrus* de Chine. Bien que cet article soit en japonais, les auteurs ont présenté une carte de l'est de la Chine, dans laquelle ils ont inclus sept illustrations de bourses caudales en vue ventrale : deux attribuées à *H. p. polygyrus* (Figs. 28 d, e) et cinq attribuées à *H. neopolygyrus* (Figs. 28 c, g, b, f, a) des différentes provinces et différents hôtes. Aucune mesure n'a été fournie. Une analyse détaillée de ces bourses caudales à l'aide des critères déjà connus et des nouveaux critères fournis dans cette étude, nous permet d'interpréter l'enregistrement de *H. neopolygyrus* chez *A. peninsulae* par Asakawa et al (1993) comme erroné. Les cinq bourses caudales identifiées comme étant *H. neopolygyrus* manquent clairement du gonflement à la base des côtes 8 qui caractérise *H. polygyrus* et le différencie de *H. neopolygyrus*. Toutefois, ces espèces se distinguent les unes des autres par les caractéristiques suivantes : (1) la distance relative entre les côtes 6 et 8 ; et (2) le niveau auquel les côtes 6 apparaissent par rapport au niveau de divergence des côtes 4 et 5 sur leur tronc commun.

Nous considérons, que, seules les bourses caudales des spécimens parasites d'*A. agrarius* de Shenyang (Fig. 28 c) et Changsha (Fig. 28 g) peuvent être identifiées comme *H. neopolygyrus* tout comme notre étude de *H. neopolygyrus* chez *A. peninsulae* (Fig. 28 b') en raison de l'absence de gonflement à la base des côtes 8, les côtes 6 apparaissent proximales par rapport à la divergence des côtes 4 et 5, les côtes 6 et 8 étant parallèles et proches les unes des autres.

Chez les trois autres spécimens (Figs. 28 b, f, a), les côtes 6 et 8 sont distantes l'une de l'autre ce qui les différencie de *H. neopolygyrus*. De plus, dans la bourse caudale de l'échantillon d'*A. agrarius* de Shenyang (Fig. 28b), les côtes 6 apparaissent légèrement distales par rapport à la divergence des côtes 4 et 5 et dans celle de Liang-Cheng (Fig. 28 f), les côtes 4-6 divergent au même niveau dans les deux lobes. L'échantillon de Hulin (Fig. 28a) est le seul à présenter des côtes 6 s'ouvrant proximales par rapport à la divergence des côtes 4 et 5, comme chez *H. neopolygyrus*. En l'absence d'autres caractéristiques, notamment celles du synlophes, il n'est pas possible d'attribuer un nom spécifique à ces espèces et nous les considérons comme *Heligmosomoides incertae sedis* appartenant à la « lignée *polygyrus* ». Considérant comme partiellement inexacts les identifications d'Asakawa et al (1993), nous signalons pour la première fois l'identification de *H. neopolygyrus* sur *A. peninsulae* au Sichuan (Chine centrale).

Asakawa et Ohbayashi (1986) suggèrent que d'autres études pourraient révéler la présence de *H. neopolygyrus* dans *Apodemus peninsulae* de la région du Paléarctique nord-est. Ce travail soutient une large distribution de *H. neopolygyrus sensu lato* qui semble suivre son hôte principal *A. peninsulae*. La présence de *H. neopolygyrus* chez *A. agrarius* en Chine a été signalée deux fois (Asakawa et al., 1990, 1993) (Fig. 29).

Malgré la découverte de nouveaux critères pour différencier les espèces du complexe « *polygyrus* » signalées en Chine et au Japon, leur position systématique reste incertaine en raison de descriptions incomplètes et ne permet pas d'utiliser certains caractères potentiellement discriminants tels que le nombre de crêtes cuticulaires dans la partie arrière du corps. Des études moléculaires et plus approfondies d'un point de vue morphologique doivent être entreprises pour déterminer leur classement systématique (espèce ou sous-espèce).

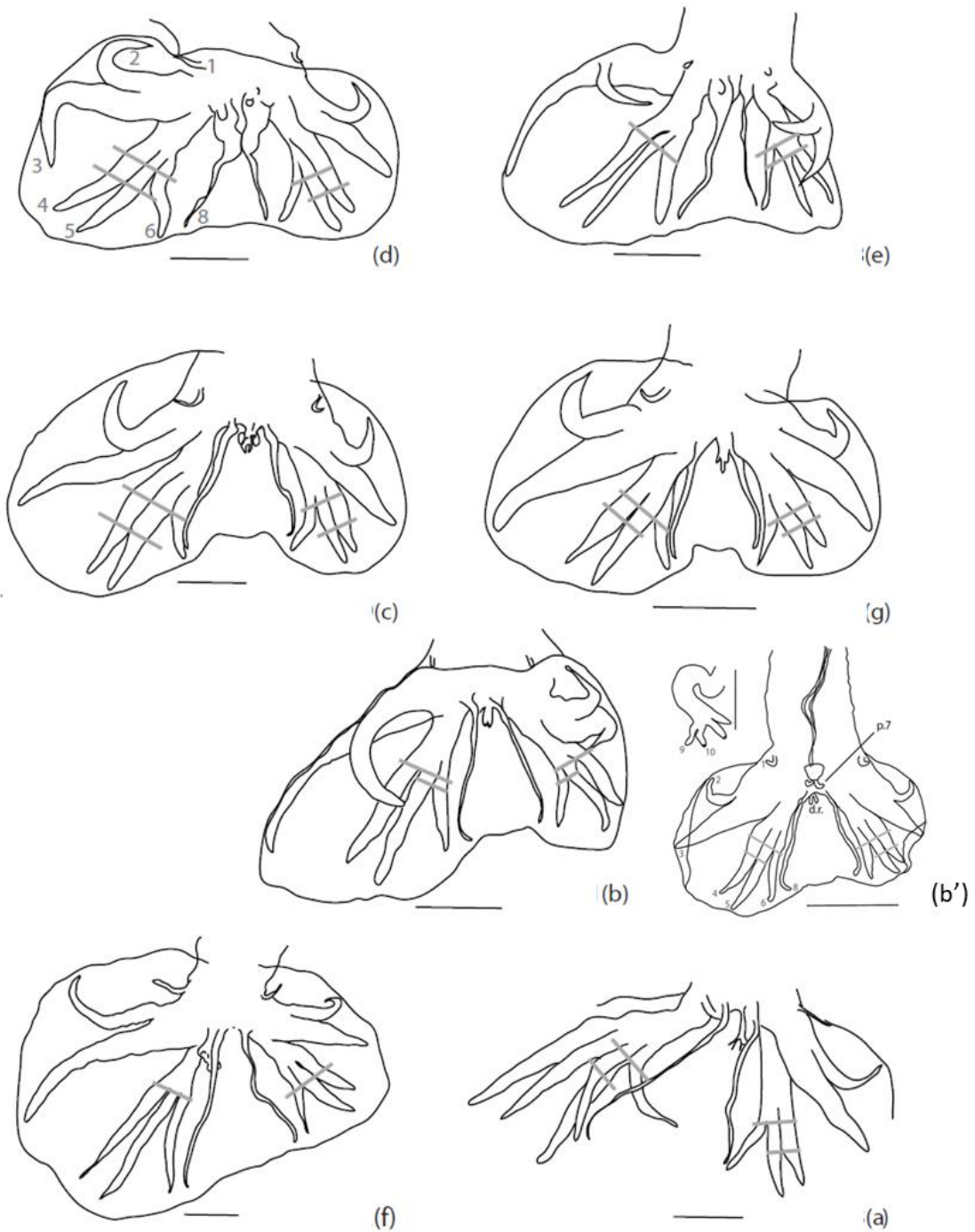


Figure 28 : Bourses caudales de *Heligmosomoides* spp. de Chine, vues ventrales. d, e : *H. p. polygyrus* chez *Mus musculus*, d, de Shenyang, e, de Changchun. c, g, *H. neopolygyrus* chez *Apodemus agrarius*, c, de Shenyang, g, de Changsha, b, f, a, *Heligmosomoides incertae sedis*. b, chez *A. agrarius*, d'Antu, b'. *H. neopolygyrus* chez *A. peninsulae* de Rangtang, Sichuan f, chez *A. peninsulae*, de Liang-Cheng, a, chez *A. peninsulae*, de Hulin. Après Asakawa et al (1993) et modifié. Barre d'échelle : Figures a-f : 100  $\mu$ m. Les lettres entre parenthèses renvoient à la figure 1 d'Asakawa et al (1993). Les barres grises montrent le niveau de divergence des côtes 4 et 5 et le niveau de divergence des côtes 6 sur le tronc commun des côtes 4 à 6 : Figures d, c, g, a, b' dans les deux lobes les côtes 6 apparaissent proximales par rapport à la divergence des côtes 4 et 5 ; figure. e, dans le lobe gauche la divergence de la côte 6 est proximale par rapport à la divergence des côtes 4 et 5, dans le lobe droit au même niveau que la divergence des côtes 4 et 5 ; Fig. b, dans les deux lobes les côtes 6 apparaissent légèrement distales par rapport à la divergence des côtes 4 et 5 ; Fig. f, dans les deux lobes, les côtes 6 apparaissent au même niveau que la divergence des côtes 4 et 5. D'après Massoni et al., (2012)

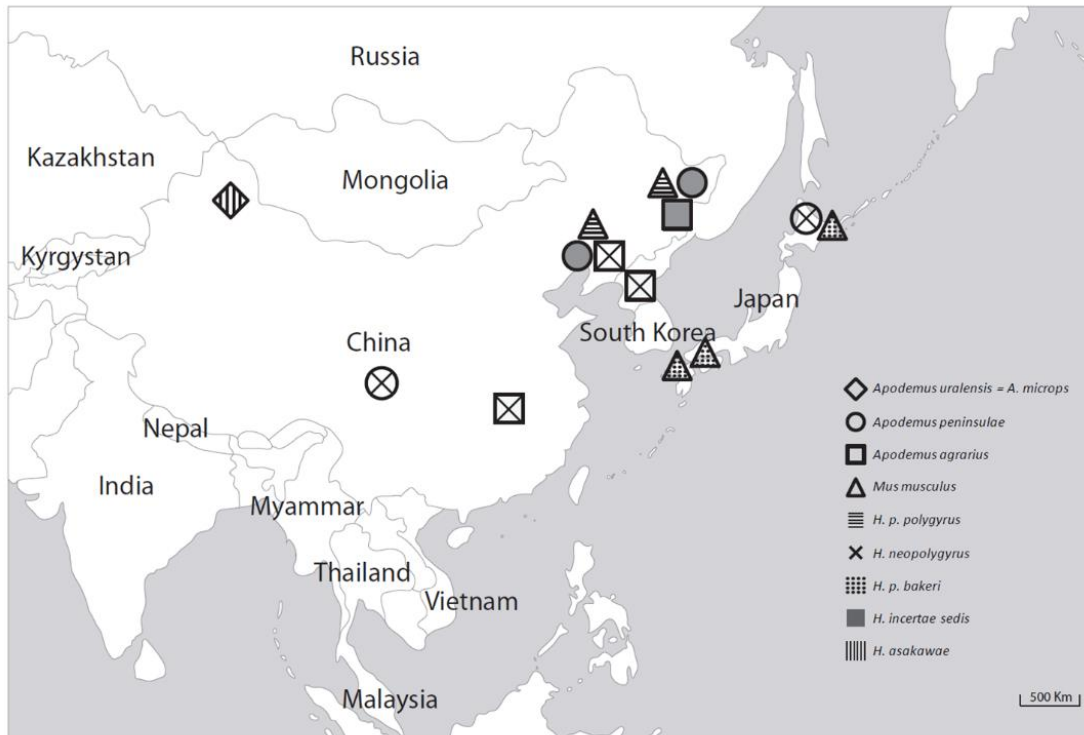


Figure 29 : Répartition des espèces du genre *Heligmosomoides*, appartenant à la « lignée *polygyrus* » modifiée de Asakawa (1988) de Chine et du Japon. D'après Massoni et al., (2012)

#### 1.1.4. *Molineoidea* : Etude de phylogénie moléculaire sur les *Nematodirinae* parasite de ruminants

En collaboration avec le Docteur Neil Chilton, une étude de systématique moléculaire a été entreprise sur les nématodes trichostrongles. **Nous cherchions un gène qui permettrait de donner une bonne phylogénie résolue du groupe des *Trichostrongylina***, aussi bien au niveau des 3 super-familles, qu'au niveau d'espèces du même genre.

Dans un premier temps, le gène ITS1 de l'ADN ribosomique a été séquencé chez quatre espèces importantes du point de vue vétérinaire, à savoir les nématodes gastro-intestinaux du genre *Nematodirus*, parasites de ruminants. Cette étude constituait un complément au travail effectué par l'équipe australienne sur le gène ITS2 de ces mêmes nématodes. La comparaison de ces résultats a fait l'objet d'une publication (Audebert et al., 2000). Elle a permis d'envisager l'utilisation de cette méthode à des fins de diagnostic vétérinaire, ces espèces étant des parasites très souvent rencontrés simultanément chez les ovins.

Les données de séquence ITS1 ont été combinées avec les données publiées antérieurement ITS2 (Newton et al., 1998) pour déterminer si ces régions de l'ADN ribosomique ont fourni un nombre adéquat d'informations informatives afin de déterminer les relations phylogénétiques des espèces au sein du genre. Un total de 32 positions d'alignement sur l'ITS1 et de 33 caractères sur l'ITS2 étaient informatives pour les analyses phylogénétiques. Que les données de chaque ITS aient été analysées séparément ou combinées, un seul arbre parcimonieux a été produit, et les relations entre les quatre espèces ont été entièrement résolues avec les valeurs bootstrap (après 1000 répliquions) (Fig. 30). De plus, nous avons obtenu la même topologie de l'arbre

lorsque la combinaison a été analysée à l'aide de l'analyse des données en méthode « neighbor-joining » ou par la méthode du maximum de vraisemblance (non illustrées).

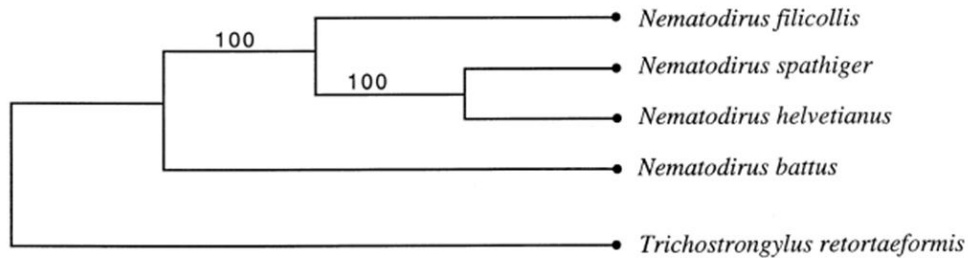


Figure 30 : Cladogramme décrivant les relations phylogénétiques de quatre *Nematodirus spp.* sur la base d'analyses ITS1 et ITS2 concaténées. (Maximum parsimonie, PAUP (version.02))

Ainsi *Nematodirus helvetianus*, un parasite à prédominance chez les bovidés (Anderson, 1992), forme un clade avec *N. spathiger*, une espèce présente chez les ovins, les caprins. *N. filicollis*, une espèce présente chez les ovins, les caprins, les alpagas (Anderson, 1992) et une variété d'hôtes de cervidés, est groupe frère des *N. helvetianus* et *N. spathiger*. Enfin *N. battus*, espèce trouvée chez les ovins, les caprins et les bovins est groupe frère de l'ensemble des trois autres espèces. Étant donné que ces espèces sont présentes chez des spectres similaires d'hôtes, il n'est pas évident de dire si ceux-ci ont évolué dans un type particulier d'hôte et ensuite basculé vers d'autres hôtes.

**Les résultats de cette étude montrent dans un premier temps la pertinence du choix des gènes ITS1 et ITS2 pour les quatre espèces considérées** mais aussi une phylogénie bien soutenue pour les espèces du genre *Nematodirus*. De plus, le grand nombre de régions présentant des similarités nucléotidiques parmi les quatre espèces suggère que ces ITS peuvent fournir de précieuses informations phylogénétiques à des niveaux taxonomiques plus élevés (c'est-à-dire genre, sous-famille, famille) pour les Molineoidea.

#### 1.1.5. Trichostrongylina : Etude sur les deux autres surper-familles de (Trichostrongyloidea, Heligmosomoidea)

J'ai ensuite poursuivi cette étude, sur les ITS1 et IST2 en amendant mes données par un séquençage systématique de 19 espèces de Trichostrongyles que j'avais étudié auparavant. **Ceci m'a permis d'établir une phylogénie du groupe des Trichostrongylina. Ce travail a été réalisé dans l'optique de confirmer nos observations morphologiques et de morphogénèse réalisées sur les trois super-familles et de confirmer le rôle relais des lagomorphes dans l'évolution des Trichostrongylina** (Audebert et al., 2005, 2007).

Les résultats de cette analyse (Fig. 31) ont montré que les Trichostrongyloidea sont groupe frère d'un clade comprenant les Heligmosomoidea et les Molineoidea, un résultat cohérent avec le travail de Gouÿ de Bellocq et al (2001) basée sur l'analyse des données de séquence des domaines D1 et D2 de l'ARNr 28S. Bien que la présente étude montre la pertinence de l'utilisation des ITS1 et IST2 pour décrire les relations au sein des Trichostrongylina, il serait souhaitable d'ajouter de nouvelles espèces à l'analyse, en

particulier au sein de la famille des Molineoidea et Heligmosomoidea, afin de vérifier les hypothèses phylogénétiques de cet important groupe de nématodes parasites.

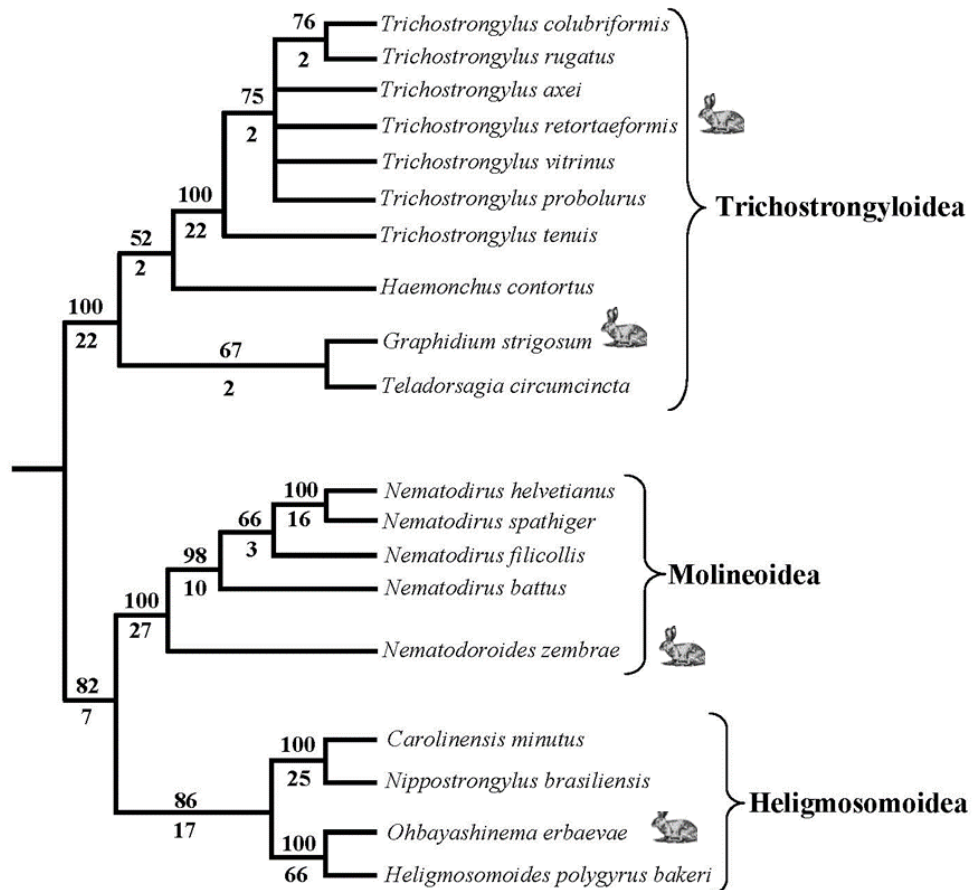


Figure 31 : Cladogramme illustrant les relations phylogénétiques de 19 espèces de nématodes du sous-ordre Trichostrongylina, parasites de lagomorphes, de ruminants et de rongeurs arvicolinés basé sur l'analyse combinée des IT1 et ITS2 d'ADNr. Le soutien des nœuds a été estimé en bootstrap (au-dessus du nœud) à l'aide de 1000 répliques. Indices de Bremer indiqués sous les branches. Les dessins d'animaux à côté des taxons montrent les parasites des lagomorphes. D'après Audebert et al, 2005, 2007.

## 1.2. Cas des Heligmosomoidea (Trichostrongylina), parasite de marsupiaux

Les études de taxonomie et de systématique moléculaire de différentes espèces de Trichostrongyles se sont poursuivies depuis. Toujours dans l'optique d'un travail sur l'évolution hôte-parasite, en 2010, dans le cadre du master 2 de J. Massoni, j'ai développé une collaboration avec un chercheur australien Ian Beveridge (Université de Melbourne) portant sur des nématodes du genre *Paraastrostrongylus* parasites de marsupiaux australiens.

En 1924, Chandler crée le genre *Aastrostrongylus*. La majorité des espèces de nématodes parasites de marsupiaux ont depuis été décrites au sein de ce genre. Mawson

(1973) crée, le genre *Paraastrostrongylus*. *Paraastrostrongylus* et *Auastrostrongylus* se différencient des autres genres de la famille Heligmosomoidea par des caractères communs sur l'ornementation de la surface du corps. Il s'est avéré que les avis sont partagés quant à la légitimité du genre *Paraastrostrongylus*. Ces doutes portent en réalité sur la pertinence des caractères morphologiques utilisés pour séparer les deux taxons. D'autre part, au sein des *Paraastrostrongylus* la taxinomie de certaines espèces semble douteuse. C'est le cas de *Paraastrostrongylus bettongia* Mawson, 1973, initialement décrit en Tasmanie chez *Bettongia gaimardi* Desmarest, 1822 (Marsupial, Diprodontia). A ce jour, tous les nématodes parasites retrouvés chez trois des quatre espèces de marsupiaux du genre hôte *Bettongia* Gray, 1837 (*B. gaimardi*, *B. tropica* Wakefield, 1967, *B. penicillata* Gray, 1837) et présentant l'ornementation caractéristique des genres *Paraastrostrongylus* et *Auastrostrongylus* ont été identifiés comme étant *P. bettongia*. L'objectif du travail de Julien était donc de répondre à deux questions : Le genre *Bettongia* (Marsupial) est-il effectivement parasité par une seule espèce de nématode au sein du genre *Paraastrostrongylus* (*P. bettongia*) ? Les genres *Paraastrostrongylus* et *Auastrostrongylus* sont-ils tous deux légitimes ?

La figure 32 A présente l'aire de répartition des trois espèces hôtes du genre *Bettongia* parasitées par le genre *Paraastrostrongylus* (Wilson & Reader, 2005) et la figure 32 B l'aire de répartition du parasite *P. bettongia* que l'on retrouve chez ces hôtes marsupiaux. Julien a réalisé une phylogénie morphologique des deux genres ainsi qu'une étude taxinomique sur des échantillons de *P. bettongia* prélevés après 1973 sur les trois espèces du genre *Bettongia*, et ce, dans les trois régions d'Australie, où l'espèce parasite a été signalée (Tasmanie, Australie occidentale et Queensland) (Massoni et al, 2010).

L'étude des espèces *Paraastrostrongylus*, parasites du genre *Bettongia*, nous a permis de mettre en évidence que ce genre-hôte n'était pas uniquement parasité par *P. bettongia*. En effet, en dehors de l'échantillon provenant de *B. gaimardi* de Tasmanie l'ensemble des autres échantillons ne correspondent pas à cette espèce de nématode. Dans le Queensland nous avons décrit un nouveau taxon qui parasite *B. penicillata* et *B. tropica* (*Paraastrostrongylus chisholmae* n. sp). En Australie Occidentale, nous avons décrit également une nouvelle espèce *Paraastrostrongylus claudinae* n. sp, qui parasite aussi *B. penicillata*. Les résultats sont résumés sur la figure 33.

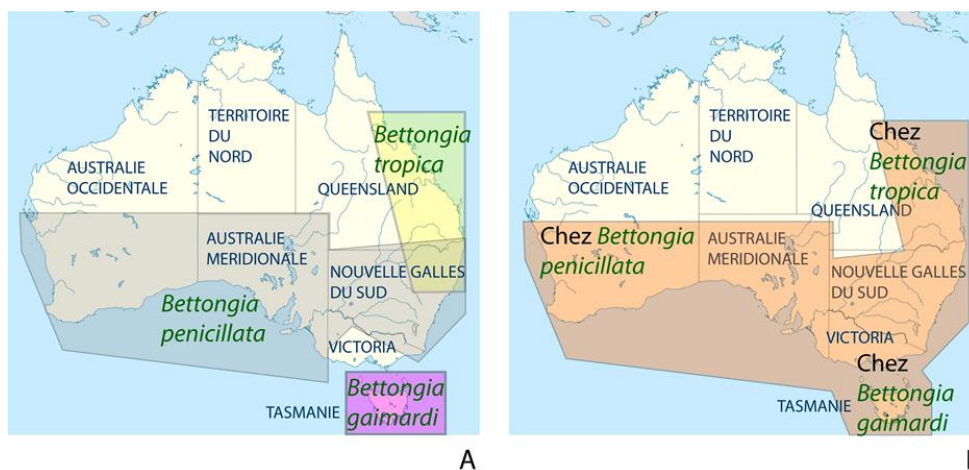


Figure 32 : A, aires de répartitions des hôtes : *Bettongia penicillata*, *B. gaimardi* et *B. tropica*. B, aire de répartition du parasite *P. bettongia*. (D'après Massoni, 2010).

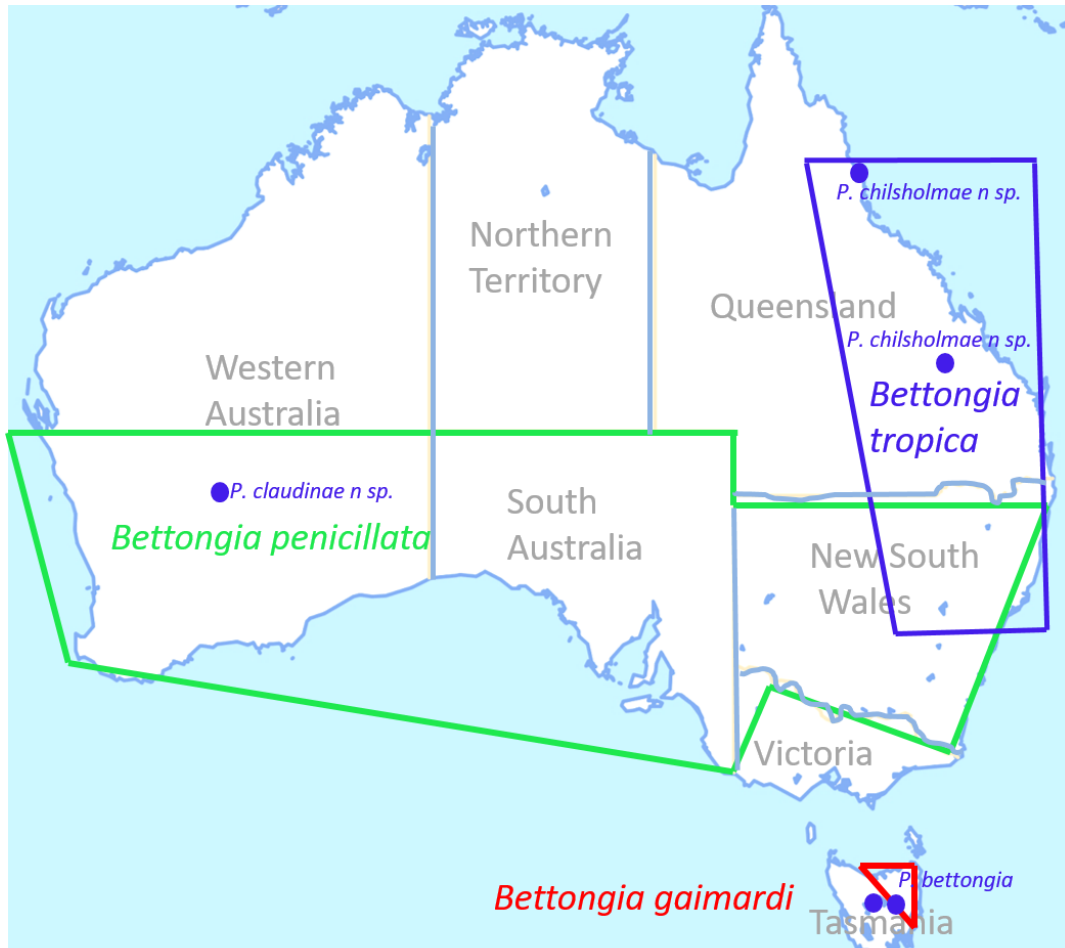


Figure 33 : Distribution des hôtes du genre *Bettongia* et de leurs parasites *Paraastrostrongylus* sp

Nous sommes en train de travailler sur la révision des genres *Paraastrostrongylus* et *Autrostrongylus* suite au travail remarquable de Julien, cependant afin de conforter nos hypothèses de la validité des deux genres, une étude moléculaire a été réalisée.

Les séquençages des ITS 1, 5.8S et ITS2 de ces parasites ont été effectuées afin de résoudre cette énigme. La matrice moléculaire comprenait au final 9 taxons et 1035 caractères dont 138 sont informatifs et 719 constants. Julien avait pu montrer qu'il s'agissait bien d'espèces différentes de parasites ; il a confirmé que *P. bettongia* décrit en Tasmanie était bien le vrai *P. bettongia*, que *P. bettongia* du Queensland est une nouvelle espèce *P. chilsholmae* n sp. et que *P. bettongia* de west Australie est également une nouvelle espèce *P. claudinae* n sp. (Fig. 34). Laure Bellec (ATER) a repris en 2014 le travail de Julien et l'a amendé pour arriver à une matrice de 15 taxons (4 *Paraastrostrongylus* sp. et 6 *Autrostrongylus* sp.). Elle a reconstruit une phylogénie en utilisant à la fois l'inférence Bayésienne (BI) et le maximum de vraisemblance (ML) (Fig. 34). Grâce aux données moléculaires et aux résultats de cladistique, basés sur les critères morphologiques, nous avons pu mettre en évidence qu'il existe bien 3 espèces présentes et parasitant les marsupiaux (Massoni et al.,2010).

De plus l'étude avec les 15 taxa a montré que le groupe des *Autrostrongylus* est bien le groupe frère des *Paraastrostrongylus*. Il serait souhaitable d'ajouter de nouveaux taxons à notre analyse afin d'affiner nos résultats, mais ces parasites sont présents dans des hôtes protégés et en voie de disparition, ce qui explique qu'il est très difficile d'obtenir ces spécimens, d'autant plus maintenant après les incendies ayant ravagés l'Australie.

Cependant grâce à cette étude moléculaire, nous avons pu montrer que les **masurpiaux** du genre *Bettongia* sont parasités par plusieurs espèces de nématodes et non une seule, mais également qu'il existe bien deux genres : le genre *Paraastrostrongylus* et *Astrostrongylus* et qu'ils sont tous deux légitimes. Ces résultats semblent congruents et feront l'objet d'une revue sur les deux genres dans un futur proche.

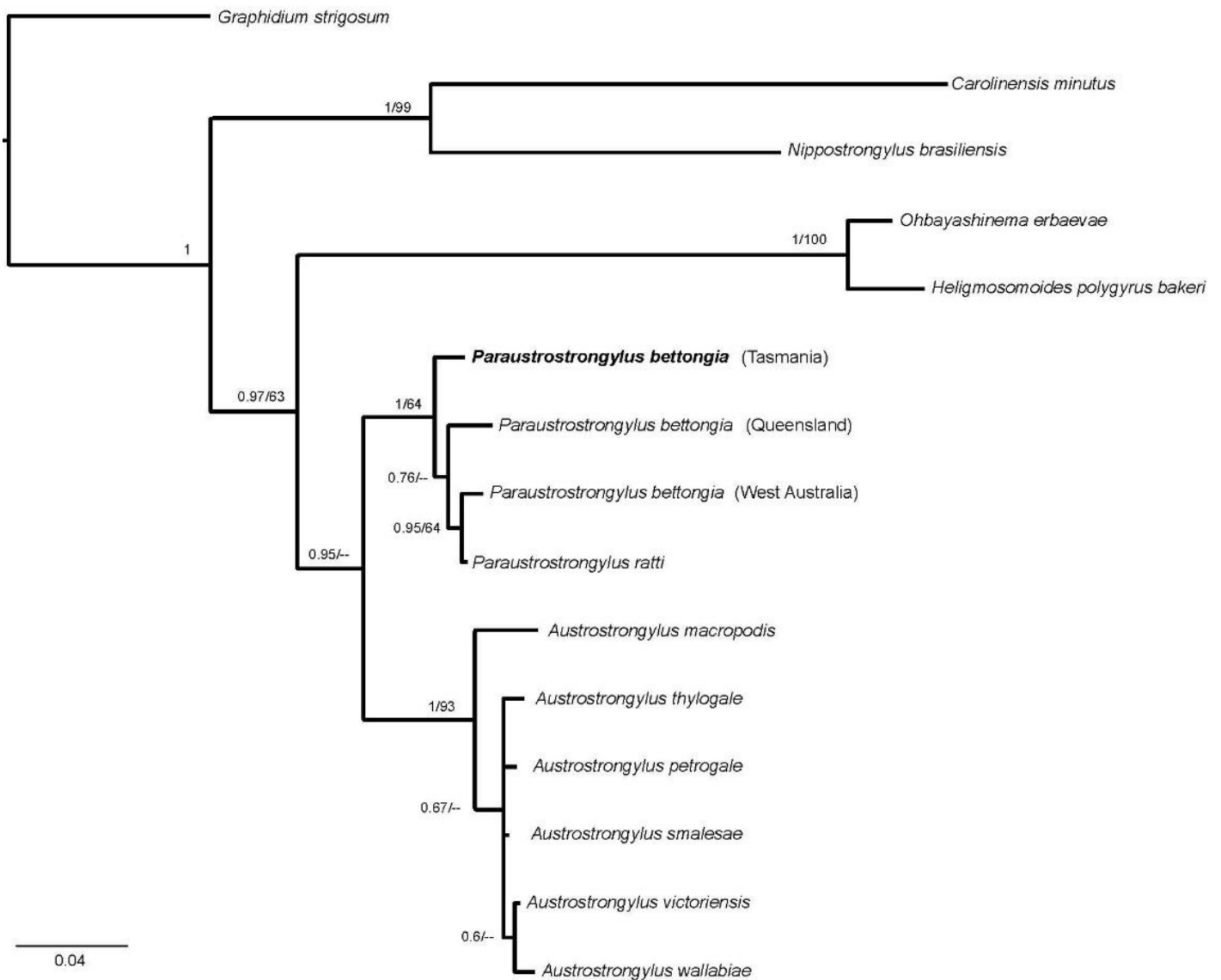


Figure 34 : Reconstruction phylogénétique utilisant l'inférence bayésienne (BI) et le maximum de vraisemblance (ML) à partir des marqueurs ITS1, ITS2 et 5,8S. Le soutien des nœuds a été estimé PP/B (probabilité postérieure/ bootstrap ML). *Paraastrostrongylus bettongia* (Queensland) = *P. chilsholmae* n sp. et *Paraastrostrongylus bettongia* (West Australalia) = *Paraastrostrongylus claudinae* n sp.

Tout comme pour les nématodes, j'ai également cherché à comprendre le lien de parenté entre les parasites rhizocéphales. En effet, depuis toujours les rhizocéphales présentent des caractères très peu discriminants et il est souvent difficile de pouvoir les identifier. L'étude des gènes devient alors dans ce cas un outil précieux.

## 2. Phylogénie des rhizocéphales

Le projet cirripède m'a fait démarrer également une nouvelle étude en biologie moléculaire. Nous avons commencé, à collecter des cirripèdes rhizocéphales et leurs hôtes, avec l'idée de réaliser une étude de co-évolution sur ce groupe. Le Dr Lee Ann Galindo (post doc) a commencé ce projet avec moi depuis 2015, avec l'aide d'un étudiant de L3 UPMC, Florian Pellen. Nous avons pu en collaboration avec les collections de carcinologie du Museum National d'Histoire Naturelle (MNHN), faire naître une collection de cirripèdes rhizocéphales d'environ 290 spécimens. Ceux-ci ont été mis en collection, et afin de valoriser cette collection, des tissus ont été prélevés et nous avons fait le séquençage du CO1, 18S et 28S. Nous cherchions dans un premier temps à vérifier les relations phylogénétiques au sein des Cirripèdes, puis des *Sacculinidae* puis dans un second temps au niveau du genre *Sacculina*. Les premiers résultats de cette étude montrent une monophylie des Cirripèdes, avec les Acrothoracica, groupe frère des Thoracica et Rhizocephala. Les Rhizocephala semblent monophylétiques. *Iblidae* est groupe frère des Rhizocephala (Fig. 35). Ces résultats sont en accord avec ceux de Glenner et Hebsgaard, 2006 où les auteurs retrouvent la monophylie des Rhizocephala et montre par un soutien fort que le parasitisme n'a évolué qu'une seule fois au sein du groupe des cirripèdes (Glenner et Hebsgaard, 2006).

Après avoir testé la monophylie des Cirripèdes, nous avons cherché à comprendre les relations au sein des cirripèdes parasites, les rhizocéphales. L'arbre phylogénétique des rhizocéphales (Fig.36) montre que les Akentrogonida (rose) sont monophylétiques et que les Kentrogonida sont paraphylétiques. A l'intérieur du groupe des Kentrogonida, les Peltogastridae sont paraphylétiques (vert et turquoise).

Un clade incluant toutes les espèces auparavant considérées comme *Sacculina*, sorte avec d'autres genres tels que *Loxothylacus* ou *Heterosaccus* ce qui implique un polyphylie des *Sacculina* (Fig. 36). Ces résultats sont également en concordance avec l'étude réalisée par Glenner et Hebsgaard (2006). De toute évidence, l'arbre présente trois grands événements majeurs de diversification au sein des *Sacculina*, et un seul (le rouge) qui contient *Sacculina carcini*, l'espèce type. Les deux autres clades (bleu, orange) devront être renommés. La phylogénie n'a pas révélé un modèle biogéographique clair. Les espèces de l'Atlantique et de l'Indo-pacifique peuvent être des espèces frères, et les espèces sympatriques peuvent ne pas être étroitement apparentées, ce qui suggère l'occurrence d'événements répétitifs de colonisation. Etant donné que différentes lignées ont été trouvées parasitant la même espèce de décapodes, ceci suggère une forte convergence des caractères phénotypiques du genre *Sacculina* adaptés au parasitisme.

De toute évidence, l'histoire des traits de vie de *Sacculina* sont beaucoup plus complexes que prévu et la classification de ce groupe ne reflète pas son évolution. Ces résultats ont été présentés en congrès (Galindo et al., 2018) et font l'objet d'une publication en préparation (Galindo et al., en préparation).

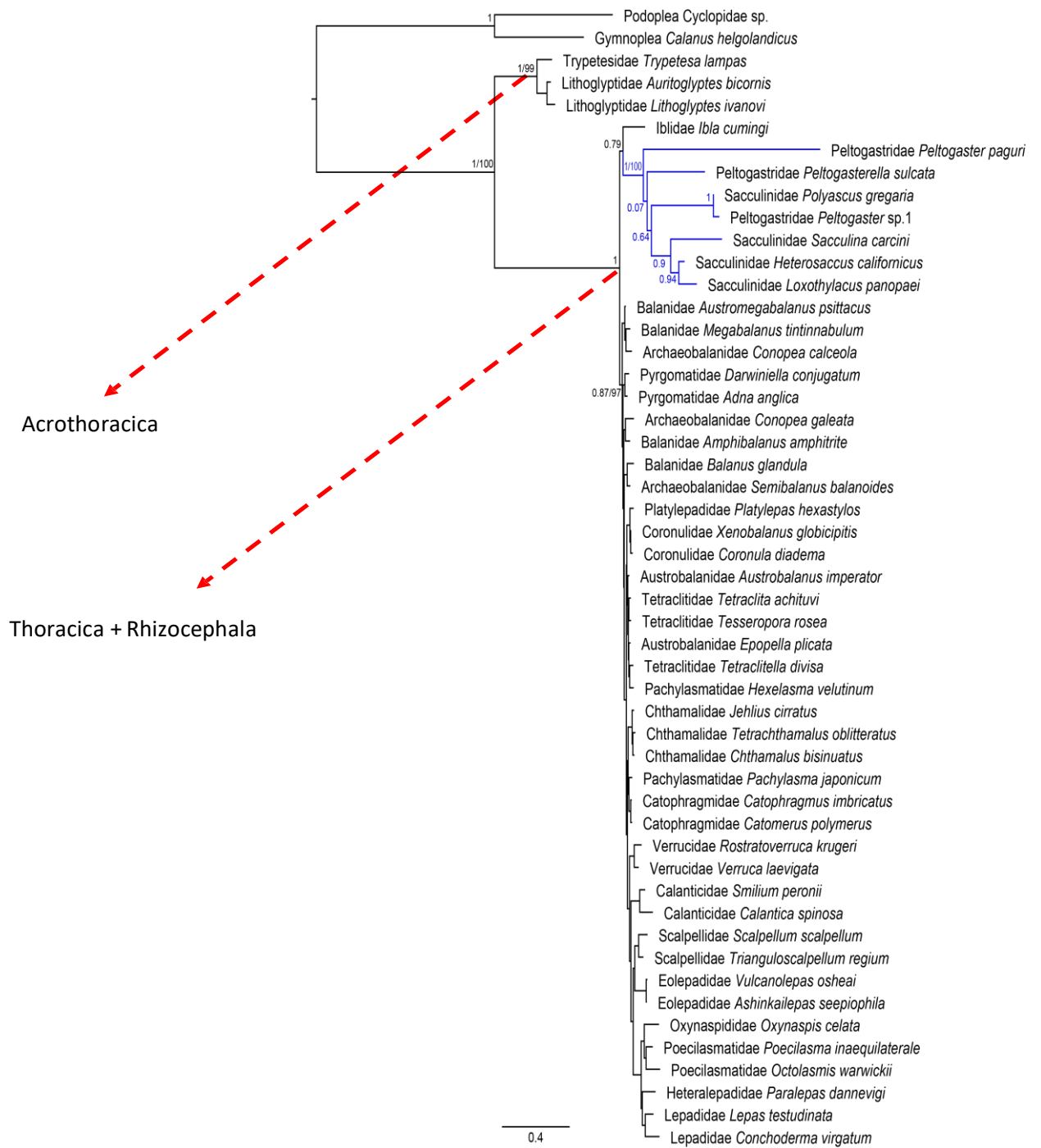
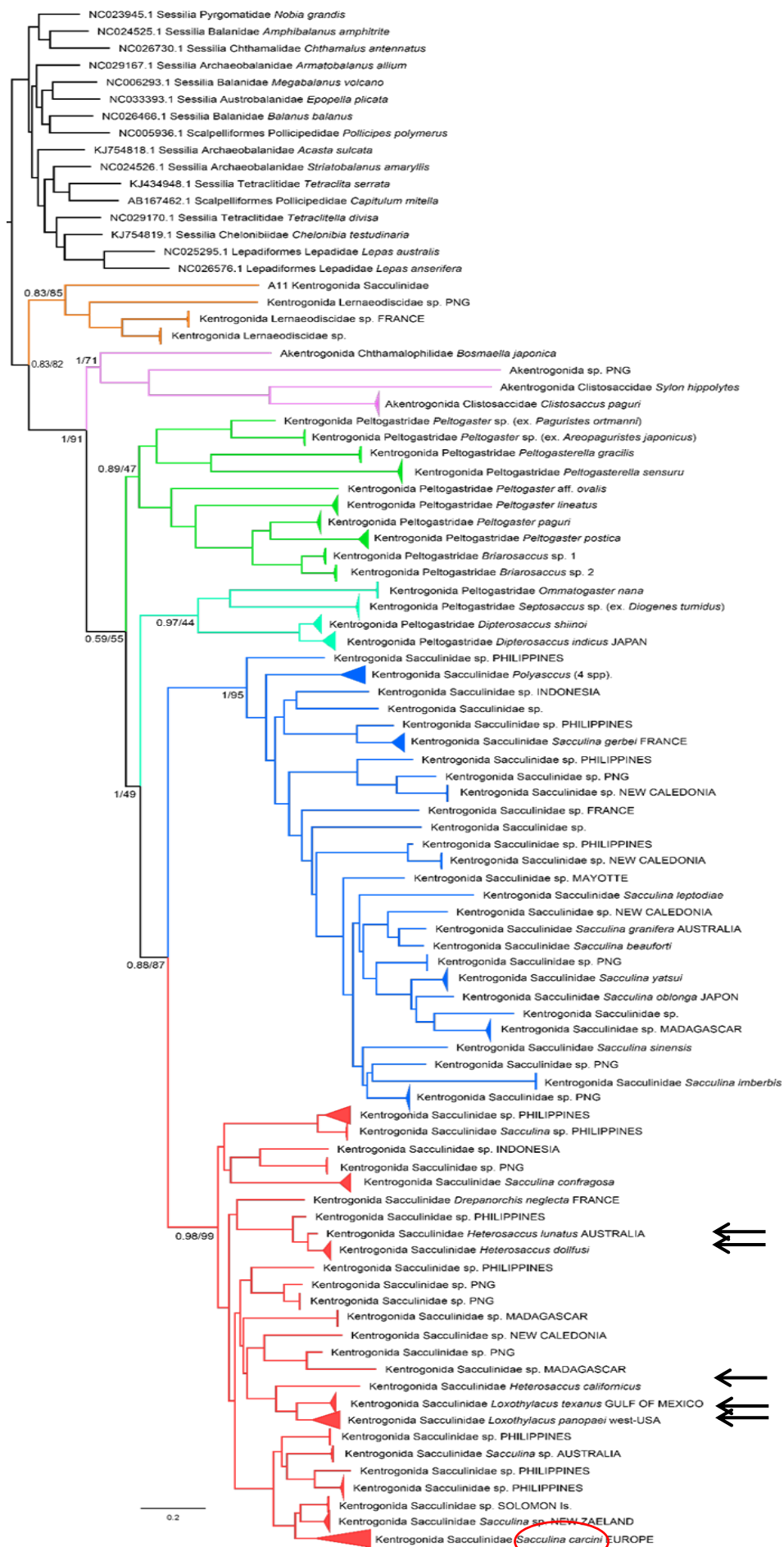


Figure 35 : Inférences Bayésienne et phyML sur des données concaténées de 18S, 28S et un fragment de gèneH3 avec un modèle de substitution GTR .



Groupe externe

Clade 3

Akentrogonida

Clade 2

Clade Sacculina

Figure 36 : Arbre comprenant les données sur le CO1, 18S et 28S des Rhizoéphales de la collection MNHN

### 3. L'identification des parasites et la création de bases de connaissances

A mon intégration en tant que maître de conférences à l'UPMC, j'ai rejoint le laboratoire informatique et systématique de R. Vignes-Lebbe. Mon projet de recherche portait alors sur les Nématodes parasites de vertébrés terrestres. L'idée était de travailler en concertation avec les ingénieurs informaticiens et les systématiciens afin de créer des bases de connaissances sous le logiciel Xper<sup>2</sup> développé par mon laboratoire d'accueil (Ung et al., 2010) permettant une aide à l'identification.

En effet ce type de système d'identification assisté par ordinateur fournissent aux utilisateurs les ressources afin de rattacher des observations morpho-anatomiques aux noms de taxa et également, leur permet d'accéder à d'autres connaissances sur les organismes. Ce système a la capacité de diriger des données descriptives et permettre des identifications grâce à la génération de clés interactives. Xper<sup>2</sup> est essentiel tant pour les auteurs que pour les utilisateurs et fournit de précieux renseignements sur la biodiversité. La version 2.0 de Xper<sup>2</sup> est un des outils les plus faciles à utiliser dans sa catégorie et fournit un environnement complet consacré à la taxinomie (Ung et al., 2010). Depuis quelques années, Xper a évolué vers une version 3.0 Xper<sup>3</sup> en ligne. C'est ainsi devenu la plateforme collaborative de gestion de données de biodiversité. En effet, Xper<sup>3</sup> permet de stocker et d'éditer les données descriptives en ligne. De plus, il existe une possibilité de partager ces données avec des utilisateurs tiers, rendant ainsi possible la gestion collaborative de données descriptives. Grâce à ce concept, il existe maintenant des applications telles que « orchidées de France », ou encore « empreintes de carnivores de France » accessibles à tous.

Cependant avant d'aboutir à une application finie, une analyse des descriptions est obligatoire. En effet, la part du travail de biologie nécessaire pour définir une description standard rendant les différentes descriptions taxinomiques comparables est bien souvent sous-estimée. Elle est pourtant le préalable indispensable à toute informatisation des descriptions d'espèces. Il a donc fallu faire un très gros travail d'uniformisation des caractères en fonction des différentes publications rencontrées. J'ai donc travaillé sur mes deux grands groupes de parasites ; les nématodes et les rhizocéphales.

#### 3.1. Base de connaissances sur les Trichostrongylina

J'ai développé 2 projets sur les nématodes parasites, avec 4 étudiantes en master 1, le premier projet portait sur l'informatisation des espèces de la famille des Heligmonellidae avec Sandrine Terceirie (Terceirie et al., 2008). Cette première étude allait permettre de faire une trame descriptive pour tous les Trichostrongylina.

Le second projet a été de réaliser la base complète des Trichostrongylina parasite de Lagomorphes. Ayant étudié ces parasites pendant de nombreuses années, il me semblait naturel de mettre à disposition du public mes recherches sur ces parasites souvent rencontrés dans le milieu vétérinaire. Ce travail a été réalisé avec l'aide de trois étudiantes en master Fanny Poirrier (Poirrier et al., 2010), Emilie Aubin et Y. Bellagha (Bellagha et al., en préparation).

La base de connaissances « TrichoLago », sur les nématodes Trichostrongylina parasites de lagomorphes regroupe 61 espèces. Chaque description d'espèce est faite pour le mâle

et la femelle (soit 122 descriptions) et présente un onglet définition dans lequel nous avons placé la classification de l'espèce, la référence de la description princeps, la localité et l'hôte dans lequel le parasite a été trouvé, des illustrations de l'espèce (Fig. 37). Elle présente 89 descripteurs regroupés sous 8 groupes (Classification, généralité sur l'hôte, le corps du nématode, les caractères céphaliques, la partie antérieure, le synopse (coupe milieu du corps), l'appareil génital femelle et la partie postérieure du mâle). Si l'on prend par exemple le descripteur « longueur du vagina vera » de la femelle, il se trouve dans le groupe « appareil reproducteur femelle » il est inapplicable sur un mâle, et tous les caractères sont illustrés afin de permettre à l'utilisateur de visualiser le caractère sur l'animal (Fig. 38), enfin le dernier onglet présente les états de caractères. Dans ce cas précis, il s'agit d'un caractère quantitatif d'intervalles de mesures allant d'inférieur à 15  $\mu\text{m}$  à supérieur à 195  $\mu\text{m}$  par exemple.

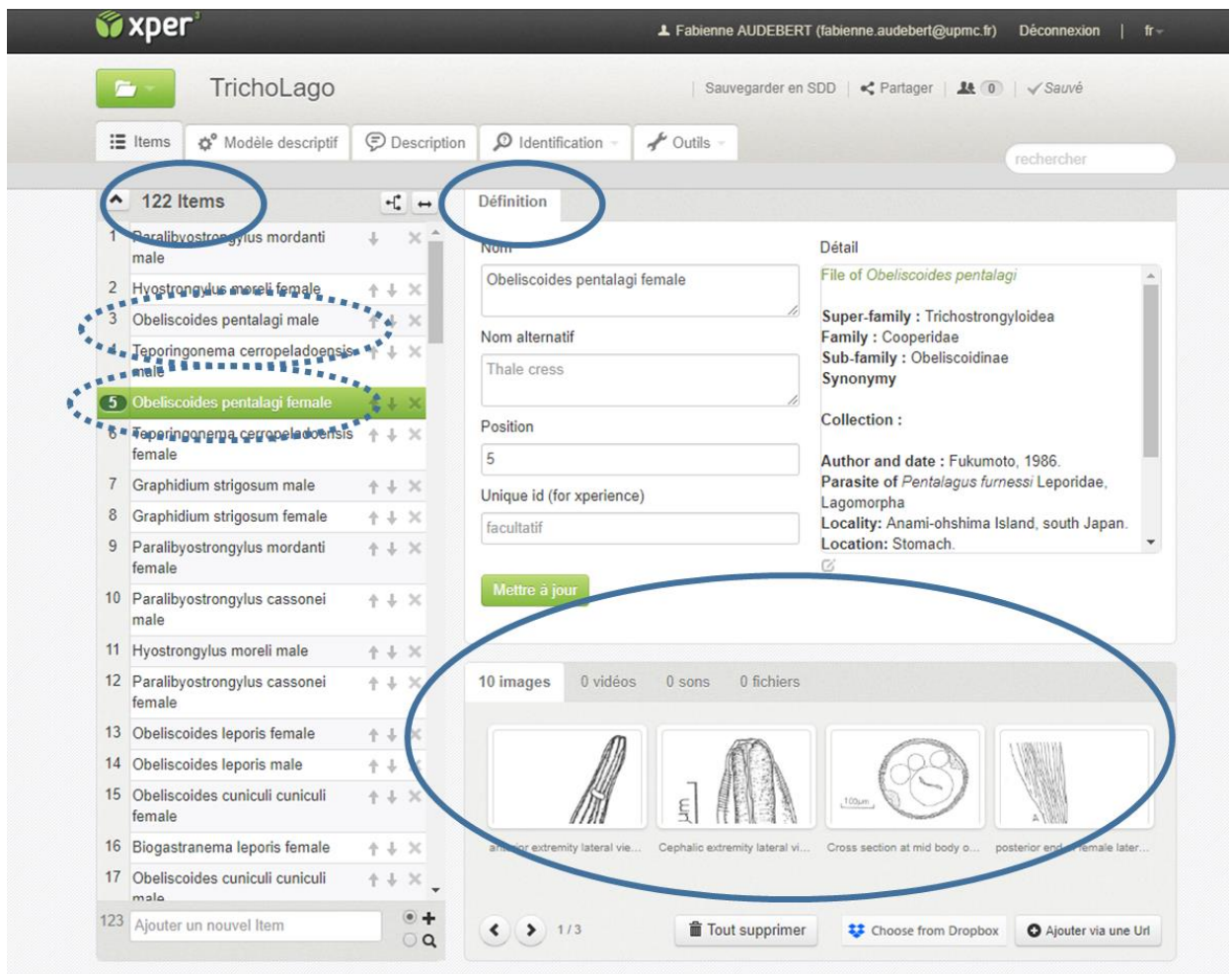


Figure 37 : Base de connaissances TrichoLago, présentation sous formes « Item » c'est à dire « espèce ».

Ce logiciel permet une fois la base achevée de faire des identifications en ligne, de générer des clés d'identification. L'intérêt d'une identification en ligne est que l'utilisateur peut choisir lui-même le caractère qu'il souhaite décrire en premier. Sous Xper<sup>3</sup>, il n'y a pas de « chemin obligé » comme dans une clé de détermination papier. Peu à peu l'utilisateur arrive à la détermination du nématode trichostrongle, parasite de lagomorpe.

Xper3 est également capable de générer une clé d'identification « traditionnelle » à partir de la base (fig.38 4<sup>ème</sup> onglet).

Enfin l'onglet outils de la base permet de générer la matrice de caractères de toutes les espèces, de comparer les espèces entre elles, de comparer les groupes entre eux et de vérifier s'il n'y a pas d'erreur de descriptions, de vérifier le nombre de descriptions décrites comme inconnue (parfois il arrive que pour un caractère, il n'y a aucune information donnée dans la description princep) ou encore non décrites.

Cet onglet outils permet également de vérifier s'il y a des espèces avec la même description. La base est totalement terminée et nous sommes en pleine rédaction d'un article sur celle-ci afin de la rendre plus visible pour le public (Bellagha et al., en préparation).

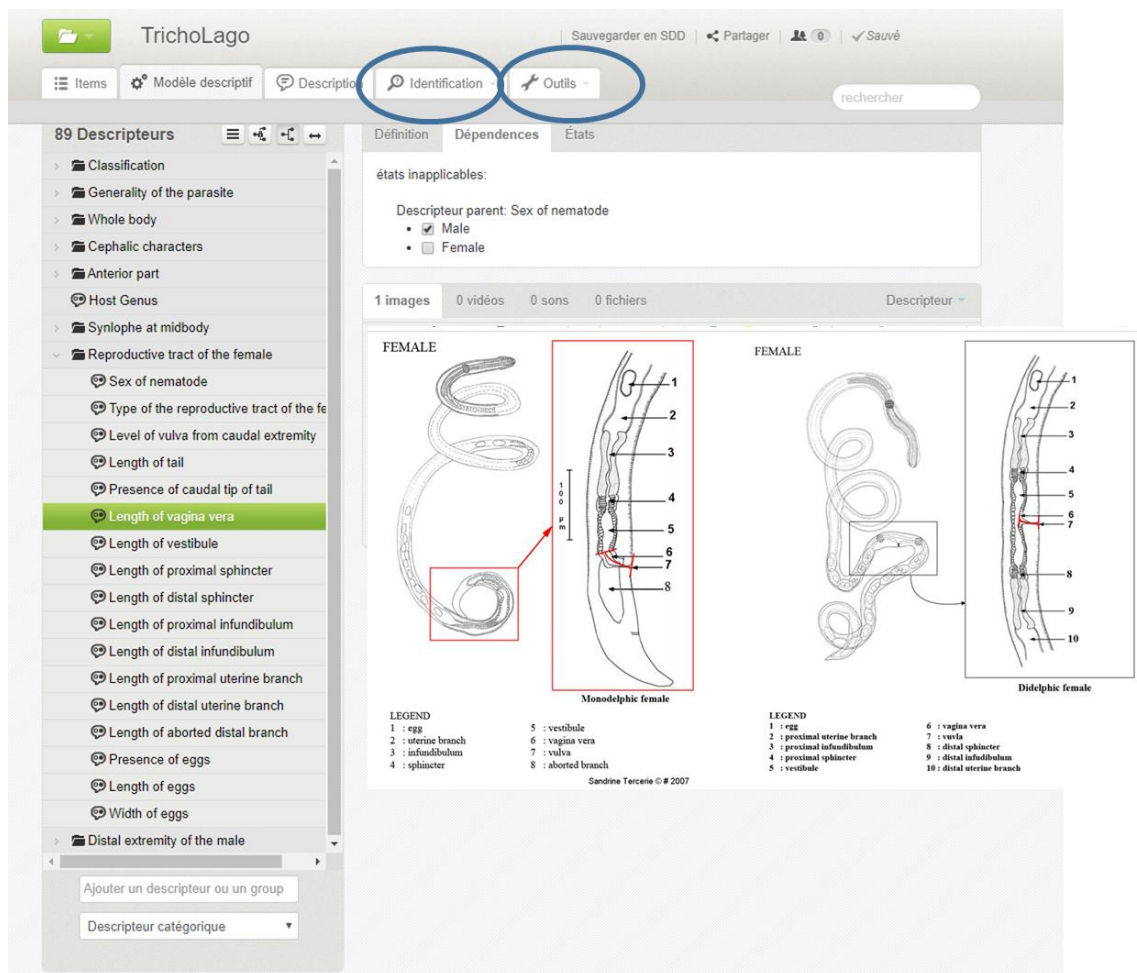


Figure 38 : Base de connaissances TrichoLago, présentation sous formes « descripteur » avec la définition, la dépendance (ici inapplicable au mâle), l'illustration et l'onglet états

### 3.2. Base de connaissances sur les *Sacculina*

Nous avons également avec Baptiste Carton étudiant de master et Valentin Djian étudiant de licence utilisé Xper afin de travailler sur les caractères morphologiques des sacculines et de trouver des descriptions les plus discriminants dans le but de clarifier la taxonomie et la systématique de ce genre. La sacculine possède peu de caractères morphologiques discriminants et bien souvent les auteurs ayant décrit une nouvelle

espèce ont parfois utilisé l'argument qu'elle parasitait un nouvel hôte. C'est pourquoi il n'est pas rare de trouver des noms différents pour une même espèce. Nos propres études en moléculaire, nous ont montré que *Sacculina gerbei* parasite d'un *Cancer pagurus* et identifiée comme telle, était, en fait, *Sacculina carcini*. D'où une très grande difficulté à identifier les sacculines. Il est répertorié environ 130 espèces de *Sacculina* avec à peu près 97 hôtes différents.

Ces deux étudiants ont donc créé une base sous Xper<sup>2</sup> puis sous Xper<sup>3</sup> afin d'aider les utilisateurs à l'identification de ce genre. Ils ont choisi 29 caractères dont 14 morphologiques (tels que la forme de l'externa, la couleur du manteau, le nombre de testicules, la forme de l'ostiole ...) et 15 caractères généraux (hôtes, distribution géographique, environnement...).

La base de connaissances sur les *Sacculina* permet une identification dite interactive aussi bien sous Xper<sup>2</sup> (Fig. 39) que sous Xper<sup>3</sup>, c'est-à-dire que l'utilisateur choisit lui-même le caractère qu'il souhaite décrire (Fig.39 A). Le logiciel élimine petit à petit les espèces n'ayant pas les états choisis (Fig.39 B) et ce jusqu'à obtenir une seule espèce identifiée (Fig.39 C). Une fois l'identification réussie, une fiche espèce est générée (Fig. 39 D).

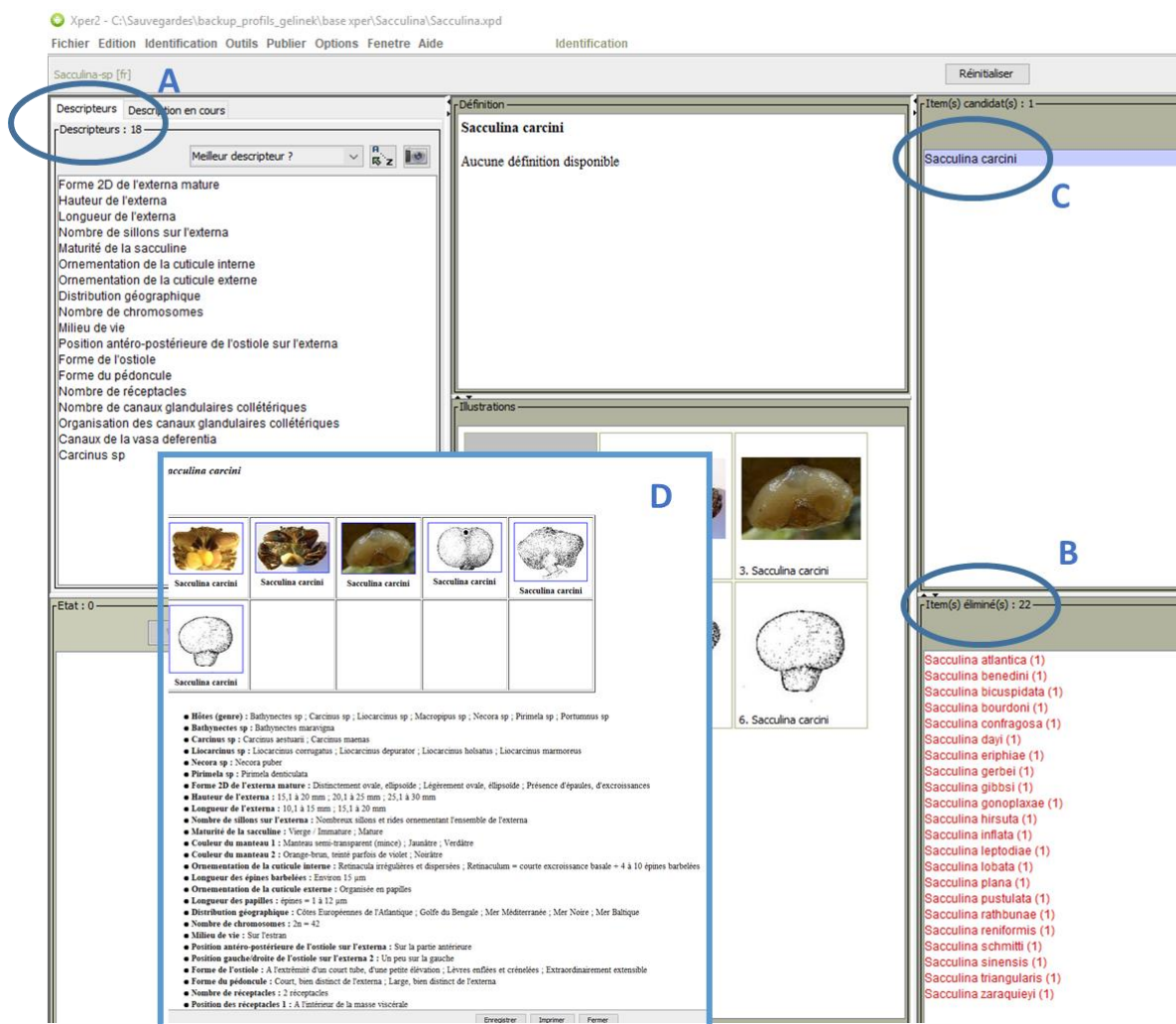


Figure 39 : Exemple d'identification interactive sous Xper<sup>2</sup> A : descripteurs possibles, B : espèces éliminées, C : espèce reconnue, D : la fiche espèce.

Avant d'être mise en ligne, cette base nécessite certains ajustements nécessaires au bon fonctionnement par les utilisateurs.

---

## Perspectives de Recherche

Durant toutes ces années, je me suis intéressée aux parasites en cherchant à les identifier, à comprendre les différentes étapes de leur cycle de vie, comment ils évoluent dans le milieu naturel et chez leurs hôtes. L'approche que j'ai privilégiée est la description des caractères, le suivi de la morphogénèse. Cette identification a parfois été couplée à un travail de taxinomie moléculaire, qui a permis de classer les parasites identifiés, d'établir les liens de parenté entre eux, voire de faire un inventaire, dans le cas des Trichostrongylina et des Rhizocephala.

En 2014 j'ai choisi de faire un changement thématique passant des nématodes Trichostrongylina, parasites de vertébrés terrestres à la sacculine Rhizocephala, parasite marin de crustacés. Ce projet a été initié en collaboration avec N. Rabet, lui apporte son expertise sur les crustacés et j'apporte mon expertise de parasitologie. Ce choix d'étudier le groupe des cirripèdes a été très réfléchi, basé sur le fait qu'il impliquait de travailler sur un groupe, au sein duquel un grand éventail d'interactions durables existe, offrant par là de nombreuses possibilités d'étudier différents aspects du parasitisme.

Au cours des prochaines années, je souhaite donc poursuivre mes travaux de recherche sur le groupe des cirripèdes. Je vais vous développer dans un premier temps les différents projets à venir sur ce groupe. Je souhaite également dans un second temps vous exposer un second projet que je souhaite développer au sein de l'équipe BIOPAC, que je codirige, qui portera sur les parasites de poissons. Je souhaite continuer à étudier la transformation du monde vivant au cours du temps, à travers les changements phénotypiques des organismes parasites, mais également à comprendre les mécanismes d'adaptation à la vie parasitaire. Je vais donc articuler cette dernière partie sur mes deux projets, l'un sur la continuité de mes recherches sur les cirripèdes, le second sur l'évolution des parasites de vertébrés aquatiques plus particulièrement sur les poissons et la coévolution avec leurs hôtes.

### 1. Le projet « cirripèdes »

Le groupe des cirripèdes est un groupe très intéressant pour comprendre les relations intraspécifiques et interspécifiques. En effet, à l'intérieur même de ce groupe, existent trois taxa les Acrothoracica, les Thoracica et les Rhizocephala. Ces trois taxa présentent des morpho-anatomies très différentes à l'état adulte (Fig. 17a), mais ils passent tous par des stades larvaires nauplius et cypris, ce qui a permis de les classer ensemble dans le groupe des cirripèdes. Les relations des cirripèdes avec le substrat peuvent être très variées : on trouve aussi bien les balanes fixées sur un minéral (Fig.17a), qu'un cirripède fixé sur un autre organisme vivant (le modèle balane/baleine, le modèle *Acasta* /éponge mie de pain vu plus haut, ou les rhizocéphales parasites de crabes, crevettes et autres crustacés). C'est lorsque le cirripède se fixe sur un organisme vivant que les degrés de relations peuvent aller de la simple phorésie (moule/balane), à un mutualisme (éponge mie de pain/*Acasta*) ou aboutir au stade ultime de parasitisme (crabe vert/*Sacculina*). Mon projet de recherche est de décrire et comprendre ces différentes interactions et de vérifier la possibilité d'une coévolution avec leurs partenaires ou hôtes.

Aujourd'hui, je m'intéresse particulièrement à comprendre les **mécanismes de reconnaissance de l'hôte** ou du substrat, et je souhaite également **explorer la communication chimique hôte/parasite** (*Carcinus maenas* / *Sacculina carcini*) pour mieux comprendre l'**impact du parasite sur la régulation neuroendocrine**.

De plus, ayant la chance d'être dans un laboratoire affilié au Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN), je souhaite continuer à **développer et enrichir notre collection patrimoniale de rhizocéphales du MNHN**, la valoriser, identifier et nommer précisément tous les rhizocéphales parasites présent dans cette collection et réaliser une étude phylogénétique pour mieux **comprendre les liens de parentés** entre ces différents organismes, et à terme **envisager une étude sur la co-évolution hôtes-parasites**.

### 1.1. Comprendre les mécanismes de reconnaissance de l'hôte ou du substrat

**Les relations entre les cirripèdes et leur substrat sont une énigme.** En effet, nous savons que les stades larvaires de balanes appelés, cypris, comme *Elminus modestus* ou *Balanus amphitrite* vont préférentiellement se fixer sur un substrat minéral ou organique auprès de leurs congénères. La cypris d'*Acasta*, elle, va rechercher activement une éponge « mie de pain » et se fixer à l'intérieur de celle-ci. La balane adulte d'*Acasta*, qui présente des petites épines, se fixera dans l'éponge et servira ainsi de « squelette » à l'éponge qui ne possède pas de structure similaire d'où son nom. D'autres balanes, qui se fixent sur la peau des baleines et autres cétacés, sont mono-spécifiques d'une espèce de baleine (Van Syoc, com. personnelle) et rechercheront à se fixer sur le tégument de l'une d'entre elles. Dans le cas de la sacculine qui fait l'objet de mes travaux, **le caractère monospécifique de l'hôte n'est pas établi, de même que les mécanismes de choix de l'hôte sont encore peu ou pas connus.**

#### 1.1.1. Recherche des récepteurs chez les cirripèdes

Le cycle de vie des cirripèdes comprend une phase libre planctonique, dans le milieu, aux stades larvaires nauplius (Fig.40B) ou cypris (Fig. 40 N). Chaque cypris de cirripède devra, pour trouver son substrat minéral ou organique, « renifler » celui-ci à l'aide de récepteurs olfactifs, afin dans un premier temps, de le reconnaître puis de s'y fixer. En 2010, les travaux du Dr Siaussat (UMR PISC-UPMC) sur les papillons *Plodia interpunctella* et sur leurs récepteurs olfactifs à l'ecdysone (Lalouette et al., 2010) ainsi que son étude sur la réponse aux différents stimuli odorants chez *Spodoptera littoralis* (autre lepidoptère) (Bigot et al., 2011) me suggèrent qu'il serait peut être possible de développer quelques expériences en collaboration afin **de transposer ces expériences d'un modèle terrestre lépidoptère aux modèles marins de crustacés cirripèdes**, tous deux appartenant au groupe des arthropodes. **L'objectif premier était de chercher s'il existait des Récepteurs Ionotropes (IRs) chez les cirripèdes** ; puisque ces IR étaient connus chez un crustacé le homard *Homarus americanus* (Hollins et al., 2003).

En 2010, Croset et collaborateurs étudient l'origine et l'évolution des Récepteurs Ionotropes (IRs) par une génomique évolutive complète et une analyse de l'expression des gènes *in situ*. Ils montrent que les récepteurs ionotropique Glutamate (iGluRs) sont exprimés dans les organes olfactifs chez les Protostomiens c'est-à-dire dans le groupe des arthropodes (comprenant les crustacés), mais aussi chez les nématodes et les mollusques. Les auteurs considèrent qu'ils représentent une famille ancestrale de récepteurs chimio-sensoriels des protostomiens. Ils distinguent deux sous-familles d'IR : les « IR antennaires »; conservés, qui définissent probablement la première famille de récepteurs olfactifs d'insectes, et les « IR divergents » spécifiques aux espèces, qui sont exprimés dans les neurones gustatifs périphériques et internes, impliquant cette famille de récepteurs dans l'évaluation du goût et des aliments. Une sous-famille variante des iGluRs, les IRs, avait été identifiée comme une nouvelle classe de récepteurs olfactifs chez *Drosophila melanogaster*, (Littleton and Ganetzky, 2000) suggérant une fonction plus large de cette famille de canaux ioniques dans

la détection des signaux chimiques environnementaux. Penalta et al. (2009) étudient le génome d'un crustacé, la daphnie *Daphnia pulex* et montrent des IR abondants ; s'ouvre alors la perspective que les récepteurs olfactifs des crustacés puissent être des orthologues des IR d'insectes. Donc si certains récepteurs olfactifs d'insectes, connus sous le nom d'ionotropique récepteurs (IRs), avaient une structure similaire à celle des iGluRs, ceci offrirait la possibilité intéressante que les iGluRs de crustacés puissent réellement fonctionner comme récepteurs olfactifs chez les crustacés. Ces IR ont ensuite été trouvés plus récemment chez d'autres crustacés comme par exemple la langouste *Panulirus argus* (Corey et al, 2013) et par nos collègues de BOREA qui ont montré leur existence chez différentes espèces de crevettes (Zbinden et al, 2017).

J'ai donc démarré des expérimentations en travaillant sur 3 espèces de cirripèdes : deux balanes *Elminus modestus* et *Balanus amphitritae* et une de sacculine *Sacculina carcini*. Nous avons élevé nos larves cypris en laboratoire pour les deux espèces de balanes et prélevé une ponte avec des cypris de *S. carcini* dans les aquariums d'élevage. Nous avons utilisé une méthode couplée ARNm/ RT-PCR avec un pool d'individus cypris pour chaque espèce. Nous avons recherché des ADNc en utilisant des amorces dans des régions homologues sur d'autres espèces de crustacés (Croset et al., 2010). Ces premiers travaux menés conjointement avec nos collègues de BOREA, N. Leger et J. Ravaux (qui travaillent sur le modèle crevette) nous ont permis de mettre en évidence la présence d'une séquence partielle d'un récepteur ionotropique d'IR25a, membre de la famille des IRs, impliqué dans l'olfaction, chez les deux espèces de balanes *Elminus modestus* et *Balanus amphitritae* mais la méthode utilisée ne nous a pas permis de mettre en évidence d'IR25a chez la sacculine. Cette méthode ne semble pas adaptée pour les rhizocephales, nous pouvons supposer que les séquences de *S. carcini* sont trop différentes.

Dans un futur proche je souhaite pouvoir obtenir plus de séquences de ce récepteur ionotropique d'IR25a sur d'autres espèces de Thoracica mais aussi dans la mesure du possible sur les Acrothoracica.

### 1.1.2. Recherche des récepteurs sur les Cirripèdes Rhizocephala

N'ayant pas obtenu de résultat avec une méthode couplée ARNm/ rtPCR, sur *Sacculina carcini*, nous avons recherché ces IR25a d'une autre façon. Nous avons entrepris d'analyser les transcriptomes de *Sacculina carcini* et *S. gerbei* (Rhizocephala) pour une étude développée ci-dessous (paragraphe 1.3.2.). Ce travail a été réalisé en collaboration avec N. Rabet et avec la plateforme de Roscoff et mes collègues BOREA de Caen (Céline Zatylny – Gaudin et Joel Henri) et a été financé par l'UMR BOREA en action transversale inter-équipe. Ces transcriptomes et leur analyse, nous ont permis de mettre en évidence la présence de plusieurs transcrits d'IR 25a chez ces deux espèces de Rhizocephala.

Nous avons donc à ce jour **4 espèces présentant des séquences partielles d'IR25a** ; 2 balanes qui se fixent au substrat minéral et 2 sacculines parasites de crabes. Si nous voulons travailler sur un échantillon représentatif de cirripèdes présentant différents mode d'interactions durables, il sera alors intéressant de pouvoir comparer les données obtenues chez des cirripèdes mutualistes, comme l'*Acasta* de l'éponge mie de pain, phorétiques comme les balanes de différentes espèces de baleines mais aussi les balanes fixées sur les gorgones, sur les moules, pour compléter ce travail, il faudra également pouvoir obtenir chez les cirripèdes parasites, des *Anelasma* et d'autres rhizocéphales (hors *Sacculina*). **Mon objectif est d'étendre cette étude sur la présence d'IR25a au groupe entier des cirripèdes.**

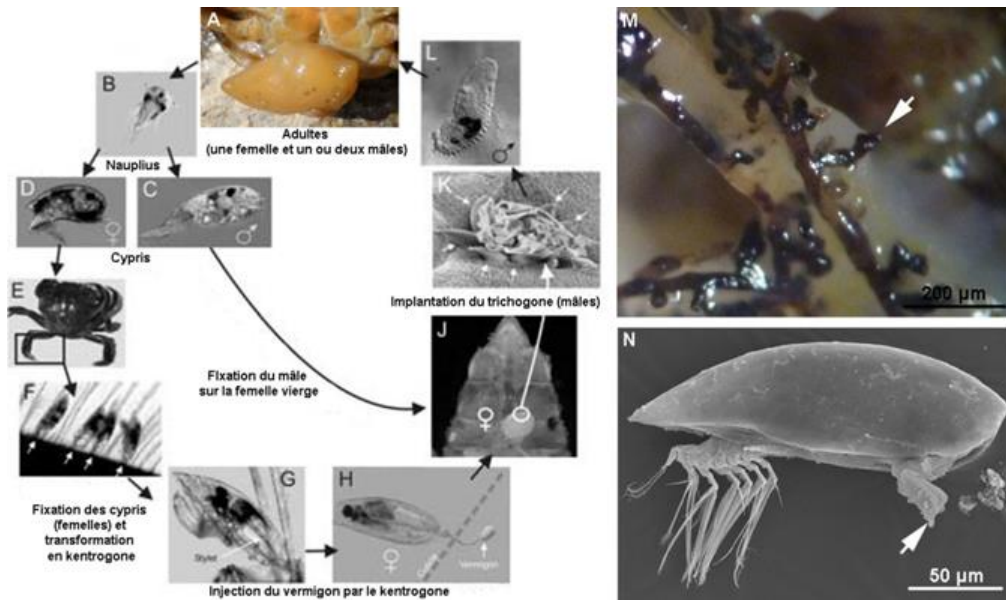


Figure 40 : Présentation de la sacculine (*Sacculina carcini*). A-L : le cycle de vie de la sacculine est complexe malgré qu'il soit monoxène (un seul hôte). M. Les racines de la sacculine ici nécrosées constituent une forme originale et très extrême du parasitisme (flèche). N. Le stade cypris est une étape clé du succès du cycle de l'espèce. La larve cypris se fixe sur le crabe via son antennule (flèche).

### 1.1.3. Localisation des récepteurs

Dans un deuxième temps, après avoir pu identifier des IRs et plus précisément la sous-unité IR25a, qui a été proposée comme impliquée dans la détection des odeurs chez les crustacés (Corey et al. 2013), il sera intéressant d'établir, chez les cirripèdes, l'expression des gènes codants ces récepteurs chez les larves cypris, soit au niveau des antennules (fig. 40N) ou au niveau d'autres tissus chimio-sensoriels. Nous savons que, chez certaines crevettes, ces récepteurs se situent dans les flagelles antennaires latéraux qui portent les sensilles olfactives (Zbinden et al, 2017). Une des perspectives à moyen terme, sera de **rechercher et localiser les IRs sur les cirripèdes ce qui permettrait de mieux comprendre les mécanismes de reconnaissance de leur substrat** et apporterait des informations sur la perception de l'environnement par les larves cypris. En effet, l'étape de reconnaissance du substrat et la fixation de la larve sur le support est une étape clé pour la vie fixée à l'état adulte et contribue au succès du cycle de vie. Pour se faire, je pense travailler en collaboration avec l'équipe AMEX de BOREA qui a déjà une expertise avec leur modèle crevette (Zbinden et al, 2017).

## 1.2. Communication chimique hôte/parasite (*Carcinus maenas* / *Sacculina carcini*) : impact du parasitisme sur la régulation neuroendocrine

### 1.2.1. Les effets de la sacculine

Je souhaite mieux comprendre la communication de la sacculine parasite et son hôte. En effet, beaucoup de travaux ont été réalisés sur les modifications du comportement de l'hôte lorsque celui-ci est parasité. C'est pourquoi, je m'intéresse aux changements orchestrés par la sacculine sur son hôte. Il s'agit d'un second axe d'étude que j'ai initié sur la communication chimique hôte / parasite en collaboration avec Céline Zatylny-Gaudin (Université de Caen).

Afin de mieux comprendre ce projet, il est nécessaire de revenir sur le cas de la sacculine. Son cycle de vie est direct, à un seul hôte. Il étonne souvent par sa complexité (Fig. 40). L'apparition du mode de vie parasite chez la sacculine s'est caractérisée par de profondes modifications corporelles comme l'apparition du système racinaire (Fig. 40M). La sacculine sécrète des substances de nature protéique (Payen et al. 1983) qui agissent à distance par libération dans l'hémolymphe sur son hôte (Rubiliani et al. 1980). Ces racines absorbent également les nutriments du crabe et sont perméables dans les deux sens sacculine/crabe et crabe/sacculine (Payen et al. 1983). Ces substances induisent de nombreux changements morpho-anatomiques, physiologiques et comportementaux du crabe. Ainsi, la sacculine affecte le système nerveux de son hôte. Elle castré également son hôte (Rubiliani-Durozoi et al. 1980); les crabes mâles sont morphologiquement féminisés (Giard 1886 ; Werner 2001) et présentent des testicules réduits (Zetlmeisl et al. 2011). Par ces sécrétions, la sacculine bloque également les mues du crabe (Thresher et al. 2000) et provoque la régression voire la disparition de la glande de mue de l'hôte (Fig. 41) (Rubiliani, 1985 ; Chassard-Bouchaud et Hubert, 1976). Par contre nos résultats obtenus par des expériences en laboratoire, ont mis en évidence que lorsque le crabe est désacculiné et qu'il est gardé en captivité, il est capable au bout d'un certain temps de muer. Dans ce cas peut-on parler d'une régénération de la glande de mue ?

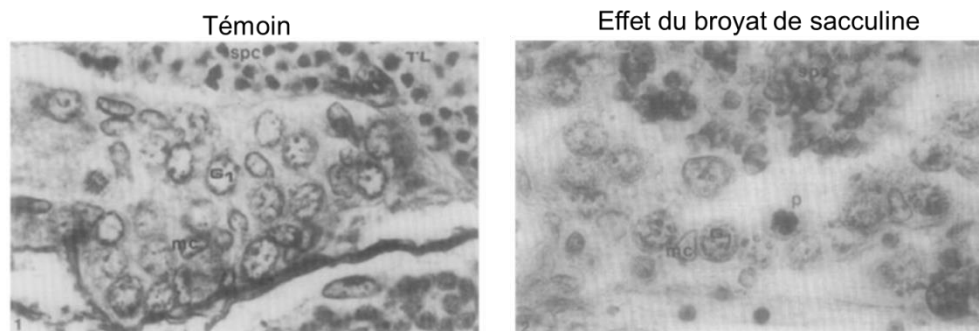


Figure 41 : Expérience d'injection de broyat de racines de Sacculinidae sur le crabe, ici glande de mue. Gauche : témoin, droite en présence d'extrait de sacculine, d'après Rubiliani (1985)

Le comportement des crabes est également modifié par la sacculine. Le crabe vert sacculiné ne s'attaque jamais à l'externa du parasite, qui mime dans la forme et dans la position les œufs de l'hôte. Qu'ils soient mâles ou femelles, les crabes parasités présentent un comportement maternel vis-à-vis de l'externa comme s'il s'agissait de leurs propres pontes, la ventilant et lui prodiguant les mêmes soins. Ils nettoient régulièrement l'externa avec leur dernière paire de pattes (Ritchie et Høeg 1981). Lorsque que la sacculine est prête à expulser ses larves de l'externa, les crabes gagnent un point en hauteur, se dressent et agitent leur abdomen pour maximiser la dispersion des larves (Ritchie et Høeg 1981). Autre modification comportementale, les crabes sacculinés mâles ont tendance à migrer en eau plus profonde, à l'instar des femelles saines gravides (Rasmussen 1959). Enfin Mouritsen et Jensen (2006) ont montré que lorsque le crabe est parasité, il s'enfonce moins dans le sable ce qui favorise la colonisation des épibiontes sa carapace. Cependant, il est à noter qu'un crabe qui ne mue pas aura également tendance à présenter sur sa carapace de nombreux épibiontes.

### 1.2.2. Analyse du protéome et peptidome circulant dans le crabe

La seule défense connue des crabes contre la sacculine est le toilettage des larves cypris qui viennent de se fixer (Ritchie et Høeg 1981). Aucune réaction immunologique du crabe contre les racines n'a été révélée à ce jour. Ainsi, le phénomène d'enkystement de corps étrangers à l'intérieur du crabe ne se produit pas pour les racines de la sacculine (Rubiliani et al. 1980). Alors que se passe-t-il vraiment dans le corps de l'hôte ? **Mon**

**premier objectif est d'identifier une ou plusieurs protéines produites par l'externa de la sacculine et injectée au crabe** qui potentiellement aura des effets sur différents aspects induits par le parasite. **Puis dans un second temps de comparer les peptidomes et les protéomes circulants chez le crabe sacculiné et le crabe sain.**

Enfin, **je souhaite étendre cette analyse au crabe désacculiné** qui a perdu le parasite. Les auteurs parlent de régression voire de disparition de la glande de mue (Rubiliani, 1985 ; Chassard-Bouchaud et Hubert, 1976). On peut s'attendre à ce que la substance ait disparu si le parasite a été éliminé. En effet, nous avons eu des cas de crabes désacculinés qui ont repris leur mue au laboratoire ce qui indiquerait que le processus est réversible.

Nous savons par les études réalisées par Rubiliani et Payen (1979) que les régions neurosécrétrices du crabe hôte apparaissent détruites (a) par une action directe des racines de la sacculine qui englobent les cellules à caractère neurosécréteur dans la masse ganglionnaire ventrale, (b) par une action indirecte, en l'absence de contact des racines, au niveau du cerveau et des pédoncules oculaires. Les mêmes auteurs suggèrent l'émission d'une substance libérée au niveau de la masse ganglionnaire ventrale qui détruirait les cellules neurosécrétrices de l'hôte. Reinhard (1950) évoque également l'existence de cette substance « toxique » pour tenter d'expliquer les modifications des caractères sexuels externes des crabes parasités. **L'analyse du protéome et du peptidome pourra nous donner des pistes quant à la nature de cette substance circulante.**

### *1.2.3. Etude transcriptomique couplée avec l'étude des peptidome/protéome.*

Pour comprendre le fonctionnement de cette sacculine, des études sur les gènes de développement ont été réalisées sur les larves (Rabet et al, 2001 et Blin et al, 2003). Actuellement, le transcriptome de l'hôte, le crabe vert, *Carcinus maenas* est connu (Verbruggen et al, 2015). Les transcriptomes des parasite *Sacculina carcini* et *Sacculina gerbei* réalisés avec l'externa de sacculine (obtenu en collaboration avec E. Corre, J. Henry, C. Gaudin et N. Rabet) sont en cours d'annotation. **Ces données, complétées avec notre approche peptidomique/ protéomique, devrait permettre d'identifier des molécules de communication exprimées par la sacculine et libérée dans la circulation de l'hôte.** Cette approche peptidomique se fait par analyse de l'hémolymphe sur les crabes mâles et femelles non sacculinés versus sacculinés (cf paragraphe 1.2.2.).

Une étude préliminaire, qui a été financée grâce aux actions transversales de l'UMR BOREA, semble indiquer que la sacculine produirait des substances antibactériennes ce qui dans le cadre de l'interaction hôte/parasite pourrait perturber la réponse immunologique de l'hôte. Nous avons également mis en évidence la présence de régulateurs libérés par la sacculine, régulateurs parfois identiques à ceux du crabe *Carcinus maenas* tel que le Peptide Crustacean CardioActive (CCAP) (Fig. 42) (Stangier et al., 1987). Chung et al (2006) suggèrent que peut-être le CCAP contenu dans les neurones du pédoncule oculaire des brachyures pourrait être impliqué dans l'adaptation aux facteurs de stress de l'environnementaux. Aussi, le CCAP contenu dans l'hémolymphe du crabe et libéré par la sacculine, pourrait être une substance permettant au parasite de « s'installer » dans l'hôte ?

```

Cm-CCAP      MKMSSTSWLGRTWLVTAGSLLLLVFLVTNAQAGPVAKRDIKRPFCNAFTGCG
Sc-CCAP1    --MNAAVWCAFVLFATITTR---QWRVRSAMQEYAPDGLQPMVMEKSRIKRPFCNAFTGCG
Sc-CCAP2    --MKAAIWCAFVLFATITTR---QWRVRSAMQEYAPDGLQPMVMDKLRIRKRPFCNAFTGCG
              *.: : * . . :.* : : * : * : : . :*****

Cm-CCAP      KKRSDPELEGLASGSELNDITKHVLAEARLWEQLQSKMEAMRMLASRMDSRPVFRKRSL
Sc-CCAP1    RKRSEDVDVSMMPAGMSPVSSAQDTVQNSAVWRHIINTIRQQ-IEKERMMSRGLY-----
Sc-CCAP2    RKRSEDVDVSMMPAGMSPVSSAQDTVQNSAVWRHIINTIRQQ-IEKERMMSRGLY-----
              :***: . : * . . :.: : : * : : . . . : . * * * : :

Cm-CCAP      IHPQHDRVHSVTTLNHKGDAEKQ
Sc-CCAP1    -----
Sc-CCAP2    -----

```

Figure 42 : Résultats très préliminaires de l'alignement de séquences peptidiques du Peptide Crustacean CardioActive (CCAP) de *Carcinus maneus* (cm), *Sacculina carcini* (sc-ccap1), *Sacculina gerbei* (sc-ccap2).

Je souhaite l'année prochaine, prendre un(e) étudiant(e) de M2 sur ce projet en co-direction avec Céline Zatylny-Gaudin (qui apportera son expertise en peptidomique) afin d'analyser plus en détail toutes les données déjà récoltées et non totalement traitées (analyse des hémolymphes, et comparaison avec le transcriptome). Ce master 2 pourra être financé via l'appel à projet du MNHN.

Toutes ces données permettront de mieux comprendre l'expression des gènes de l'adulte de sacculine quasiment inconnue, d'identifier les peptides qui touchent différents aspects du parasitisme (castration, féminisation, arrêt des mues) et permettront à terme d'expliquer les interactions et la communication chimique entre l'hôte et son parasite.

### 1.3. Identification des cirripèdes rhizocéphales parasites et étude phylogénétique avec le support de la collection patrimoniale du MNHN

#### 1.3.1. Poursuite de l'étude taxinomique et barcoding

La systématique et la taxonomie des rhizocéphales sont très confuses en raison de la rareté des caractères morphologiques utilisables. Pour rappel, bien souvent les descriptions faites de sacculines prennent en compte l'hôte, décrivant la sacculine comme une nouvelle espèce s'il s'agit d'un nouvel hôte. En effet, comme je l'ai dit précédemment, à l'heure actuelle les 130 espèces du genre *Sacculina* sont définies selon quelques caractères parfois morphologiques (hauteur du pédoncule de l'externa, position de ce pédoncule, forme de l'ostiole), parfois arbitraires comme par exemple leur distribution et/ou l'espèce d'hôte qu'elle parasite. **Je souhaite mieux comprendre la taxinomie et la systématique du groupe des rhizocéphales et préciser les grands clades qui forment ce groupe**, c'est-à-dire identifier les espèces mais également les relations phylogénétiques entre ces espèces rhizocéphales parasites de pancrustacés. **Je souhaite réaliser une prospection élargie de tout le matériel de mission**, le valoriser, enrichir cette collection en recherchant les parasites des anomoures (bernard-l'hermite) et des Caridea (crevettes).

**L'étude débutera par une prospection élargie de la collection patrimoniale INVMAR « malacostracés » du MNHN.** Un travail préliminaire réalisé par Lee Ann Galindo et Florian Pellen a permis d'inventorier 290 spécimens de sacculines rhizocéphales parasite de crabes, représentant 5 genres. Lorsque nous avons créé la collection, nous avons réalisé en même temps des prélèvements d'ADN de chaque individu, pour créer une banque de tissus, et réaliser le séquençage du Cytochrome c Oxidase I (CO1). Tous ont été récoltés durant les campagnes océanographiques menées par le MNHN et par nos récoltes personnelles. La plupart des spécimens récoltés sont des parasites de brachyoures (crabes).

Chaque échantillon sera identifié, numéroté MNHN, puis prélevé afin d'enrichir notre banque de tissus provenant de rhizocéphales. Les tissus seront traités pour extraire de l'ADN qui servira après séquençage à réaliser des phylogénies moléculaires. Les marqueurs phylogénétiques visés sont CO1, les ADNr 16S et 12S pour les gènes mitochondriaux et 18S, 28S et Histone H3 au niveau nucléaire. Le CO1 a déjà été testé et est un bon marqueur en barcoding au niveau spécifique, mais il ne permet pas d'obtenir une phylogénie résolue. L'histone H3 est un autre candidat prometteur pour compléter ces données moléculaires afin de résoudre les nœuds profonds.

**Je souhaite également travailler sur les caractères morphologiques des Rhizocéphales.** En effet, il existe peu de travaux anatomiques sur ce groupe. Nous avons commencé, avec Baptiste Carton et Valentin Djian, à créer une base de connaissances à l'aide du logiciel xper<sup>3</sup> à partir des publications princeps des différentes espèces de Rhizocéphales (noms nominaux disponibles au niveau des espèces et des genres) et nous avons donc déterminé des caractères morphologiques discriminants observables sur les spécimens en collection. Cette base permettra de générer des matrices de caractères anatomiques qui seront ensuite retravaillées afin de réaliser des phylogénies morphologiques soutenues.

Une fois ces deux études réalisées, j'aimerais pouvoir **comparer les phylogénies morphologiques et moléculaires obtenues, ce qui permettra de mieux comprendre la classification de ce groupe des Rhizocéphales, de réinterpréter certaines homologies et de préciser la spécificité hôte parasite.** En effet, les tous premiers travaux de taxonomie moléculaire, que nous avons réalisée sur le CO1, montrent qu'une espèce peut parasiter plusieurs hôtes et qu'un seul hôte peut être parasité par plusieurs espèces de sacculines dans un milieu restreint.

### 1.3.2. Analyse des mitogénomes de rhizocéphales

Notre première analyse du COI nous a permis de cibler les spécimens les plus intéressants de rhizocéphales, pour un second projet que j'ai débuté avec N. Rabet sur le mitogénome de ce groupe.

En effet, les nouvelles techniques de séquençage à haut débit ouvrent la voie à une meilleure identification des relations de parenté entre espèces et fournissent un outil révolutionnaire pour mieux comprendre l'évolution des génomes. **Nous explorerons la diversité des sacculines, parasites de crabes. L'idée est de comparer les événements de remaniement chez ces animaux. Nous chercherons aussi à définir de nouveaux caractères moléculaires pour reconstruire une phylogénie soutenue,** non disponible pour le moment. Nous placerons ensuite les événements de remaniement de l'ordre des gènes sur cette phylogénie pour proposer des scénarios de transformations.

La majorité des pancrustacés partagent un arrangement des gènes mitochondriaux commun (Boore et al. 1998). Les cirripèdes thoraciques font exception : les 4 mitogénomes connus (*Nobia grandis*, *Megabalanus ajax*, *Striatobalanus amaryllis*, *Amphibalanus amphitrite*) présentent des ARNt réarrangements des gènes (Shen et al. 2014). Chez les cirripèdes rhizocéphales (tous parasites), groupe frère des thoraciques, seul un mitogénome partiel est décrit. Il s'agit de celui de *Polyascus gregaria*, sacculinidé asiatique. Bien qu'incomplet, ce mitogénome révèle, de nombreux réarrangements par rapport à ceux connus des cirripèdes thoraciques (Yan et al. 2012).

**Pour les sacculines, l'étude se limitera à la famille Sacculinidae dans un premier temps.** A titre exploratoire, nous avons réalisé le mitogénome de *S. gerbei* (Galindo et al, in prep) et

partiellement celui de *S. carcini*. Les premières analyses montrent de forts réarrangements, associés à un taux de divergence moléculaire considérable pour des espèces du même genre. Ce travail nécessitera l'expertise de N. Rabet (qui travaille déjà sur un autre groupe de crustacés les branchiopodes) et pourrait venir compléter les informations qui seront trouvées au cours de l'étude de taxonomie ci-dessus (cf 1.3.1.).

## 2. Le projet étude des parasites de vertébrés aquatiques

Je travaille et co-dirige avec P. Keith et E. Feunteun, l'équipe Biodiversité, Plasticité, Adaptation et Conservation (BIOPAC) du laboratoire BOREA, équipe dans laquelle nous avons de nombreux spécialistes de l'ichtyofaune. L'un des axes de notre recherche repose sur la dispersion et la caractérisation des communautés aquatiques en milieu austral et insulaire.

**Je souhaite donc à l'avenir participer plus activement aux projets d'étude sur la dispersion des « poissons » en y ajoutant la dimension parasite.** Deux études seront menées en parallèle; l'une sur les Gobiidae et leurs parasites (Monogena), une seconde avec un modèle poisson/Myxospora.

### 2.1. Le modèle monogène/Gobiidae

Certains de mes collègues étudient des espèces dulçaquicoles insulaires ayant développé des traits de vie spécifiques leur permettant de coloniser ces milieux particuliers (espèces migratrices diadromes). Les stratégies de dispersion de ces organismes diadromes représentent un moteur essentiel de la structuration et de la persistance des communautés. J'aimerais développer un projet sur les parasites de ces espèces diadromes et plus particulièrement travailler sur les groupes des monogènes. Pourquoi les monogènes ? Les monogènes sont des plathelminthes qui parasitent, entre autre, les poissons marins et d'eau douce. Ils présentent un cycle direct à un seul hôte, l'hôte définitif sur lequel ils se fixent principalement au niveau des branchies ou sur le tégument (Fig. 43). Ils sont ectoparasites et hématophages. Les monogènes se divisent en deux groupes, les Polyopisthocotylea et les Monopisthocotylea (Mollaret et al., 1997, 2000 ; Boeger and Kritsky (2001)).

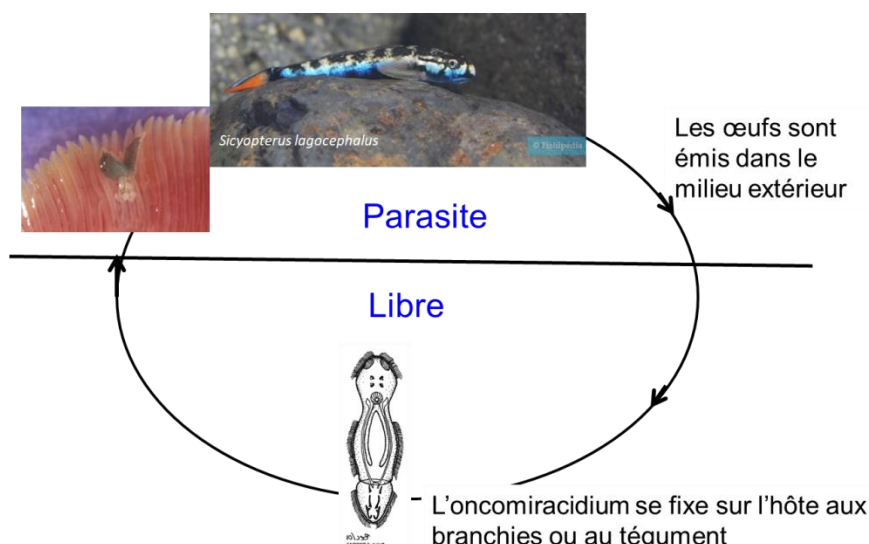


Figure 43 : cycle de vie d'un monogène

De nombreux auteurs ont montré l'intérêt d'utiliser un modèle « monogène/hôte vertébré » afin d'illustrer les processus de coévolution (Sasal et al., 1998, Desdevises et al., 2000, Verneau et al., 2009).

Mes collègues C. Lord et P. Keith travaillent sur les gobies d'eau douce (*Sicydiinae*) des régions Indo-Pacifiques. Ces espèces contribuent majoritairement à la diversité des communautés piscicoles des systèmes insulaires, avec un degré d'endémisme élevé (Lord-Daunay, 2009). Nous souhaitons travailler conjointement eux sur les hôtes et moi-même sur les parasites, **afin d'utiliser les monogènes comme modèle pour une étude de co-phylogénie, permettant de retracer la coévolution**, de répondre à certaines questions sur l'évolution de ces hôtes, les gobies et leur dispersion à travers les océans.

## 2.2. Le modèle « Poisson » / Myxosporea

L'arrivée de P. Mathews (post doctorant du Brésil-bourse FASEP) dans mon équipe cette année, m'a permis de démarrer une collaboration fructueuse avec le Brésil. En effet, P. Mathews a apporté son expertise sur les cnidaires *Myxosporea* parasites de poissons de l'Amazonie. Les Myxosporea appartiennent au groupe des cnidaires comme l'anémone de mer, le corail ou la méduse, mais ils présentent un mode de vie parasite. Ils ont été longtemps classés comme des « protozoaires » du fait de leur forme unicellulaire. Smothers et al. (1994) les classeront dans le phylum des métazoaires, en réalisant une analyse phylogénétique à l'aide du gène codant les ARNr 18S. Jusque dans les années 1980, les auteurs pensaient que la transmission des Myxosporea se faisait directement de vertébré à vertébré. En 1984, Wolf et Markiw démontrent expérimentalement que les spores de *Myxobolus cerebralis* ne produisent pas d'infections lorsqu'elles sont administrées à des salmonidés. Pour se reproduire avec succès, les Myxosporea ont besoin d'un annélide ou d'un bryozoaire comme hôte définitif, dans lequel les spores se développent (Fig. 44). Ces stades trophiques et « sexués » vivent dans la cavité corporelle du bryozoaire ou de l'annélide sous la forme de sacs multicellulaires ou organismes vermiformes. Ils seront libérés sous forme d'actinospores qui viendront se fixer à l'hôte intermédiaire, le poisson. Chez cet hôte, les parasites ont différentes localisations; la peau, l'intestin, les filaments branchiaux, le cœur, les reins les muscles. Le cycle de vie des Myxosporea est donc un cycle indirect à deux hôtes, (Fig. 44).

La plupart des myxozoaires ne sont pas nocifs pour leurs hôtes, cependant, certaines espèces provoquent des maladies chez les poissons d'élevage et sauvages qui sont des problèmes pour les industries de l'aquaculture et de la pêche dans le monde entier. Généralement, les Myxosporea d'eau douce semblent être spécifiques au niveau de la famille ou du genre de l'hôte, tandis que certains Myxosporea marins ont une faible spécificité d'hôte.

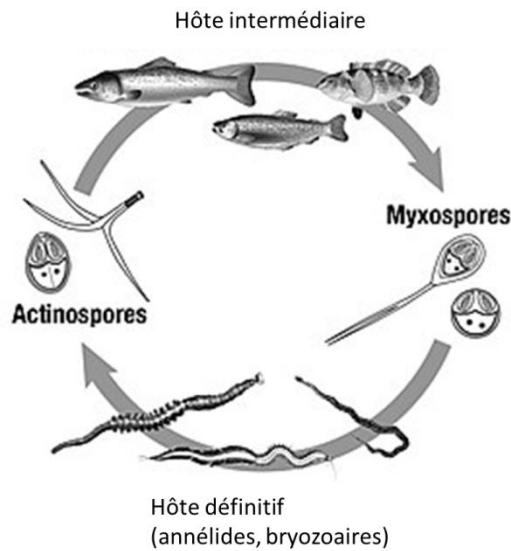


Figure 44 : Cycle de vie d'un Myxosporea

Je souhaite bénéficier de l'expertise du Dr Mathews, afin de développer également ce modèle cnidaire/poisson sur les hôtes, des différentes régions du globe, étudiés par mon équipe et afin de réaliser une étude identique à la fois sur les gobis d'eau douce (Sicydiinae) des régions Indo-Pacifiques, mais aussi sur les deux espèces de brochets présentes en France dont le brochet d'Aquitaine découvert très récemment (Denys et al., 2014). Cette dernière étude se ferait en collaboration avec Dr G. Denys (OFB).

Nous avons décrit deux espèces de *Myxobolus* du Brésil (Mathews et al, 2020a, b), tous deux parasites d'espèces hôtes considérées comme « menacées » et nous venons juste de trouver une nouvelle espèce du genre *Myxobolus* sur un gobi des Iles Salomon, récolté par notre équipe en 2019. Nous savons que les *Myxobolus* présentent un degré élevé de spécificité d'hôtes en particulier pour les espèces d'eau douce, aussi ce modèle pourrait permettre là encore de **réaliser des études de coévolution hôte /parasite**. Ce travail nous permettrait d'étudier les changements évolutifs induits dans la population hôte par la présence de la population de parasites, et réciproquement.

Ce projet sur les hôtes vertébrés aquatiques avec les deux modèles proposés nous permettra donc de **réaliser une étude de coévolution, de montrer les effets du parasitisme sur la population hôte et également de connaître l'histoire évolutive des parasites**.

---

## Références bibliographiques

- Anderson RC. 1992. Nematode parasites of vertebrates. Their development and transmission, chapter 3: Order Strongylida (The bursate nematodes) Cambridge: CAB International, University Press, pp 35-208.
- Anderson. C. 2000. Nematode parasites of vertebrates. Their development and transmission, 2nd ed. Cabi Publishing, New York, New York, 650 p.
- Asakawa M. 1988. Genus *Heligmosomoides* Hall, 1916 (Heligmosomidae: Nematoda) from Japanese wood mice, *Apodemus* spp. Journal of the College of Dairying, 1988, 12: 349–365
- Asakawa M. & Ohbayashi M. 1986. Genus *Heligmosomoides* Hall, 1916 (Heligmosomidae: Nematoda) from Japanese wood mice, *Apodemus* spp. Journal of the College of Dairying, 11: 317–331.
- Asakawa M. & Ohbayashi M. 1987. A new Heligmosomid nematode, *Heligmosomoides protobullosus* n. sp. (Heligmosomidae: Nematoda), from the Japanese grass vole, *Microtus montebelli* Milne-Edwards. Japanese Journal of Veterinary Research, 35: 209-213.
- Asakawa M., Ying W.Z., Zhu J.H., Chen G.Q., Takahashi K., Hasegawa H., Sawada I., Matsukawa K. & Ohbayashi M. 1990. A preliminary report on the helminth fauna of small mammals in Shenyang, China. Journal of Rakuno Gakuen University Natural Science, 14: 135–146.
- Asakawa M., Tenora F., Hasegawa H., Jin M.L., He X.Q., Wu X.M., Tsuchiya N., Moriwaki K., Fukumoto S.I. & Ohbayashi M. 1992. *Heligmosomoides polygyrus* (Dujardin, 1845) (Nematoda: Trichostrongyloidea: Heligmosomidae) from *Apodemus microps* (Rodentia: Muridae) in Ulumuchi, China. Bulletin of the Biogeographical Society of Japan, 47: 69–71.
- Asakawa M., Guo A.H., Yang X.Y., Liu Z.L., Li J.F., Koyasu K., Oda S.I., Tsuchiya K., Miyashita N., Wang F.S. & Moriwaki K. 1993. A further survey on the distribution of *Heligmosomoides neopolygyrus* Asakawa & Ohbayashi, 1986 (Nematoda: Trichostrongyloidea: Heligmosomidae) in eastern part of China. Bulletin of the Biogeographical Society of Japan, 48: 49–52.
- Audebert F. 1999. Les lagomorphes, hôtes “relais” dans l’évolution des Trichostrongylina. Thèse de doctorat. 269pp.
- Audebert F. & Durette-Desset M.C. 2007. Do Lagomorphs play a relay role in the evolution of the *Trichostrongylina* nematodes? Parasite 14: 183-197.
- Audebert F., Durette-Desset M.C. & N.B. Chilton. 2000. Internal transcribed spacer rDNA can be used to infer the phylogenetic relationships of species within the genus *Nematodirus* (Nematoda: Molineoidea). International Journal for Parasitology, 30: 187-191.
- Audebert F., Cassone J., Hoste H. & Durette-Desset M.C. 2000a. Morphogenesis and distribution of *Trichostrongylus retortaeformis* in the intestine of the rabbit. Journal of Helminthology, 74: 95-107.
- Audebert F., Cassone J., Baccam D., Kerboeuf D. & Durette-Desset M.C. 2001. The life cycle of *Ohbayashinema erbaevae* (Nematoda, Heligmosomoidea, Heligmosomidae) in *Ochotona rufescens rufescens* (Ochotonidae) Parasite, 8: 325-333.

- Audebert F., Cassone J., Kerboeuf D. & Durette-Desset M.C. 2002a. The life cycle of *Nematodiroides zembrae* (Nematoda, Trichostrongylina) in the rabbit, *Journal of Parasitology*, 88(5): 898-904.
- Audebert F., Cassone J., Kerboeuf D. & Durette-Desset M.C., 2003b. Development of *Trichostrongylus colubriformis* and *Trichostrongylus vitrinus*, parasites of ruminants in the rabbit and comparison with *T. retortaeformis*, *Parasitology Research*, 90: 57-63.
- Audebert F., N. Chilton, J.L. Justine, C. Gallut, A. Tillier, & Durette-Desset M.C. 2005. Additional molecular evidence to support a sister taxon relationship between heligmosomid and molineid nematodes (Trichostrongylina). *Parasitology Research*, 96: 343-346.
- Audebert F., Hoste H. and Durette-Desset M.C. 2002b. Life cycle of *Trichostrongylus retortaeformis* (Nematoda, Trichostrongyloidea) in its natural host, the rabbit (*Oryctolagus cuniculus*). *Journal of Helminthology*, 76: 189-192.
- Audebert F., Vuong P.N. & Durette-Desset M.C. 2003a. Intestinal migrations of *Trichostrongylus retortaeformis*, (Trichostrongylina, Trichostrongylidae) in the rabbit. *Veterinary Parasitology*, 112:131-146.
- Badie A. Vincent M., Morel-Vareille C. & Rondelaud D. 1973. The cycle of *Dicrocoelium dentriticum* (Rudolphi, 1819) in Limousin: Ethology of ants parasited by Metacercariae". *Compte Rendus de la société de Biologie*. 167 (5), 725-727.
- Barker, I.K. 1974. The relationship of abnormal mucosal microtopography with distribution of *Trichostrongylus colubriformis* in the small intestines of lambs. *International Journal for Parasitology*. 4, 153–163.
- Barker I.K., 1975. Intestinal pathology associated with *Trichostrongylus colubriformis* infection in sheep: histology. *Parasitology*. 70: 165-171.
- Barker, I.K. & Beveridge, I. 1983. Development of villus atrophy in the small intestine of sheep infected with *Trichostrongylus rugatus*. *Veterinary Parasitology* 13: 67–75.
- Barker I.K. & G.E. Ford. 1975. Development and distribution of atrophic enteritis in the small intestines of rabbits infected with *Trichostrongylus retortaeformis* *Journal of Comparative Pathology*. 85: 427-435.
- Bethel W.M. & Holmes J.C. 1973. Altered Evasive Behavior and Responses to Light in Amphipods Harboring Acanthocephalan Cystacanths. *Journal of parasitology*. 59 (6): 945-956.
- Beveridge I. & I.K. Barker, 1983 Morphogenesis of *Trichostrongylus rugatus* and distribution during development in sheep. *Veterinary Parasitology*. 13: 55-65.
- Beveridge I., Martin R.R. & A.L. Pullman. 1985. Development of the parasitic stages of *Nematodirus abnormalis* in experimentally infected sheep and associated pathology. *Proceedings of the Helminthological Society of Washington*. 52(1): 119-131.

- Bezúbik B, Wedrychowicz H, Wojciechowska A, 1988. *Trichostrongylus colubriformis* in rabbits: some quantitative aspects and pathogenesis of single and multiple infections. *Acta Parasitologica Pol.* 33: 131–142.
- Bigot L, Abdul Shaik H., Bozzolan F., Party V., Lucas P., Debernard S. & Siaussat D. 2011. Peripheral regulation by ecdysteroids of olfactory responsiveness in male Egyptian cotton leaf worms, *Spodoptera littoralis*. *Insect biochemistry and molecular Biology.* 42 (1): 22-31.
- Blin M, Rabet N, Deutsch J.S. & Mouchel-Vielh E. 2003. Possible implication of Hox genes Abdominal B and Abdominal A in the specification of genital and abdominal segments in cirripedes. *Development Genes and Evolution.* 213: 90-96.
- Boeger WA, & Kritsky. 2001. Phylogenetic relationships of the Monogenoidea. D.T.J. Littlewood, R.A. Bray (Eds.), *Interrelationships of the Platyhelminthes*, Taylor & Francis, London (2001), pp. 92-102.
- Boore J.L., Lavrov D.V. & W.M. Brown. 1998. Gene translocation links insects and crustaceans. *Nature.* 393: 667-668.
- Boulenger C.L. 1915. The life history of *Nematodirus filicollis* Rud., a nematode parasite of the sheep's intestine. *Parasitology.* 8(2): 133-155.
- Bremner KC, 1956. The parasitic life cycle of *Haemonchus placei* (Place, 1893) Ransom (Nematoda: Trichostrongylidae). *Australian Journal of Zoology.* 4:146–151.
- Browne WE, A.L. Price, M. Gerberding & N.H. Patel, 2005. Stages of embryonic development in the amphipod crustacean, *Parhyale hawaiiensis*. *The journal of genetics and development.* <https://doi.org/10.1002/gene.20145>
- Cabaret J. 1981. Egg output of *Graphidium strigosum* (Nematoda) in low-level prime infection of rabbits. *Folia Parasitologica (Praha).* 28: 337-341.
- Cable J., Harris P.D., Lewis J.W. & Behnke J.M. 2006. Molecular evidence that *Heligmosomoides polygyrus* from laboratory mice and wood mice are separate species. *Parasitology.* 133, 111-122.
- Carton B. 2016. Comparaison du développement larvaire, par une approche évo-dévo, de deux sacculines *Sacculina carcini* et *Sacculina gerbei* (Pancrustacea, Cirripedia, Rhizocephala). *Mémoire de Master 2 Systématique Evolution Paléontologie (SEP).* 30pp.
- Carton B., F. Audebert, F. Trédez, L.A. Galindo, B. Maury & N. Rabet. 2018. Synchronism in the naupliar development of *Sacculina carcini* is explained by synchronized cell division. *Ninth international crustacean congress (ICC 9), Washington, 22th-25th May.*
- Chabaud A.-G. 1955. Essai d'interprétation phylétique des cycles évolutifs chez les nématodes parasites de Vertébrés. *Conclusions taxonomiques. Annales de Parasitologie.* 30(1-2) : 83-126.
- Chabaud A.-G., 1965. *Ordre des Strongylida* in Grassé P.-P. - *Traité de zoologie, Némathelminthes (Nématodes-Gordiacés) Rotifères, Gastrotriches Kinorhynques.* Tome IV, fascicule III : 869-931.

- Chandler A. G. 1924. A new genus *Trichostrongylid* worms from the kangaroo. *Parasitology*. 16: 160-163.
- Chassard-Bouchaud C & Hubert M. 1976. On the fine structure of the regressing ecdysial glands of *Carcinus maenas* L. (Crustacea Decapoda) parasitized by *Sacculina carcini* Thompson. *Cell and Tissue Research*. 167: 351–361.
- Chung JS, Wilcockson DC, Zmora N, Zohar Y, Dircksen H & Webster SG. 2006. Identification and developmental expression of mRNAs encoding crustacean cardioactive peptide (CCAP) in decapod crustaceans. *Journal of experimental Biology*. 209: 3862-72.
- Giordina H, Bizzel WE, Porter DA & Dixon CF. 1966. The effect of culture temperature and age on the infectivity of the larvae of *Trichostrongylus axei* and *T. colubriformis* in rabbits and guinea pigs. *Journal of Parasitology*. 52:866–870.
- Coadwell WJ & Ward PFV, 1975. Observations on the development of *Haemonchus contortus* in young sheep given a single infection. *Parasitology*. 71: 505–515.
- Collis S & Walker G. 1994. The morphology of the naupliar stages of *Sacculina carcini* (Crustacea: Cirripedia: Rhizocephala). *Acta Zoologica*. 75: 297–303. doi:10.1111/j.1463-6395.1994.tb00966.x.
- Coop, R.L. & Angus, K.W. 1975. The effect of continuous doses of *Trichostrongylus colubriformis* larvae on the intestinal mucosa of sheep and on liver Vitamin A concentration. *Parasitology*. 70: 1–9.
- Corey EA, Bobkov Y, Ukhanov K & Ache BW. 2013. Ionotropic Crustacean Olfactory Receptors. *PLoS ONE* 8(4): e60551. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0060551>.
- Croset V, Rytz R, Cummins SF, Budd A, Brawand D & Kaessmann H. 2010. Ancient Protostome Origin of Chemosensory Ionotropic Glutamate Receptors and the Evolution of Insect Taste and Olfaction. *PLoS Genetics*. 6(8): e1001064. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1001064>
- Dash KM. 1985. Distribution of *Trichostrongylid* nematodes in the abomasum of sheep. *Int Journal of Parasitology*. 15: 505–510.
- Denham DA. 1969. The development of *Ostertagia circumcincta* in lambs. *Journal of Helminthology*. 43: 299–310.
- Denys G.P., A. Dettai, H. Persat, M. Hauteœur & P. Keith. 2014. Morphological and molecular evidence of three species of pikes *Esox* spp. (Actinopterygii, Esocidae) in France, including the description of a new species. *Comptes Rendus Biologies*. 337(9): 521–534.
- Desdevises Y, R Jovelin, O Jousson & S Morand. 2000. Comparison of ribosomal DNA sequences of *Lamellodiscus* spp. (Monogenea, Diplectanidae) parasitising *Pagellus* (Sparidae, Teleostei) in the North Mediterranean Sea: species divergence and coevolutionary interactions. *International Journal for Parasitology*. 30: 741-746.
- Dikmans G. 1940. A note on the genera *Nematospiroides* Baylis, 1926, and *Sincosta* Roe, 1929 (Nematoda: Heligmosomidae), with description of two new species of *Nematospiroides*. *Proceedings of the Helminthological Society of Washington*. 7: 79-82.

Dikmans G. & J.S. Andrews. 1933. A comparative morphological study of the infective larvae of the common nematodes parasitic in the alimentary tract of sheep. Transactions of the American Microscopical Society. 52(1): 1-25.

Douvres FW. 1956. Morphogenesis of parasitic stages of *Ostertagia ostertagi*, a nematode parasite in cattle. Journal of Parasitology. 42: 626–635.

Durette-Desset M.-C. 1967. Evolution des Nématodes Héligmosomes en rapport avec celle de leurs hôtes fondamentaux, les Microtidae. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris, sér. D. 265 : 1500-1503

Durette-Desset M.-C. 1968. Identification des Strongles des Mulots et Campagnols décrits par Dujardin. Annales de Parasitologie humaine et comparée. 43 (3) : 387-404.

Durette-Desset M.-C. 1974. *Ohbayashinema ochotoni* n. gen., n. sp. (Nematoda, Trichostrongyloidea), parasite d'un Lagomorphe du Népal ; intérêt phylétique de ce genre. Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle, 3è série. 216: 415-418.

Durette-Desset M.-C. 1979. Les Nematodirinae (Nematoda) chez les Ruminants et les Lagomorphes. Annales de Parasitologie Humaine et Comparée. 54: 313–329.

Durette-Desset M.-C. 1985. Trichostrongyloid nematodes and their vertebrate hosts: reconstruction of the phylogeny of a parasitic group. Advances in Parasitology. 24 : 239-306.

Durette-Desset M.-C. & A.-G. Chabaud. 1977. Essai de classification des Nématodes Trichostrongyloidea. Annales de Parasitologie. 52: 539-558.

Durette-Desset M.-C. & A.-G. Chabaud. 1981a. Nouvel essai de classification des Nématodes Trichostrongyloidea. Annales de Parasitologie. 56(3): 297-312.

Durette-Desset M.-C. & A.-G. Chabaud. 1993. Nomenclature des Strongylida au-dessus du groupe-famille. Annales de Parasitologie Humaine et Comparée. 68(2): 111-112.

Durette-Desset M.C., Kinsella J.M. & Forrester D.J. 1972. Arguments en faveur de la double origine des Nématodes néarctiques du genre *Heligmosomoides* Hall, 1916. Annales de Parasitologie Humaine et comparée. 47 : 365–382.

Durette-Desset M.C., Ganzorig S., Audebert F. & M. Kamiya 2000. A new species of the genus *Ohbayashinema* (Nematoda, Trichostrongylina, Heligmosomoidea) parasite of *Ochotona daurica* (Ochotonidae, Lagomorpha) from Bouriatia. Zoosystema. 22 (4): 667-676.

Durette-Desset MC, Hugot JP, Darlu P, Chabaud AG, 1999. A cladistic analysis of *Trichostrongyloidea* (Nematoda). Int J Parasitol 29:1065–1086.

Ford, G.E. 1971. The relationship between a nematode parasite *Trichostrongylus retortaeformis* and its host or environment. Ph.D. thesis, Australian National University, 250 pp.

Galindo Lee Ann, Pellen Florian, Rabet Nicolas & Audebert Fabienne. 2018. Looking for *Sacculina* (Rhizocephala, cirripedia). Ninth international crustacean congress (ICC 9), Washington, 22th-25th May.

- Galindo L.A., Bellec F., Rabet N., Debruyne R., Utge J., Labourdière J., Bonillo C. & Audebert F. The first complete mitochondrial genome of *Sacculina gerbei* (Cirriped, Rhizocephalan) cirripeds suggests a high reorganisation inside parasitic cirripeds. In prep.
- Gallie G.J. 1972. Development of the parasitic stages of *Nematodirus battus* in the laboratory rabbit. *Parasitology*. 64: 293-304.
- Gallie G.J. 1973a. The development of acquired resistance and age resistance to *Nematodirus battus* in the laboratory rabbit. *Journal of Helminthology*. 47(4): 369-376.
- Gallie G.J. 1973b. The pathogenicity of *Nematodirus battus* in weaned and unweaned laboratory rabbits. *Journal of Helminthology*. 47(4): 377-388.
- Gardner S.L. & Jasmer D.P. 1983. *Heligmosomoides thomomyos* sp. n. (Nematoda: Heligmosomidae) from Pocket Gophers, *Thomomys spp.* (Rodentia: Geomyidae), in Oregon and California. *Proceedings of the Helminthological Society of Washington*. 50(2): 278-284.
- Giard A. 1886. De l'influence de certains parasites Rhizocéphales sur les caractères sexuels extérieurs de leur hôte. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris*. 103 : 84-86.
- Glenner H. & Hebsgaard MB. 2006. Phylogeny and evolution of life history strategies of the Parasitic Barnacles (Crustacea, Cirripedia, Rhizocephala). *Molecular phylogenetics and Evolution*. 41: 528-538.
- Gouÿ de Bellocq J, Ferté H, Depaquit J, Justine J-L, Tillier A & Durette-Desset M-C. 2001. Phylogeny of the Trichostrongylina (Nematoda) inferred from 28S rDNA sequences. *Molecular phylogenetics and Evolution*. 19: 430-442.
- Grygier MJ. 1990. Early planktotrophic nauplii of *Baccalaureus* and *Zibrowia* (Crustacea: Ascothoracida) from Okinawa, Japan. *Galaxea*. 8: 321-337.
- Hall M.C. 1916. Nematode parasites of mammals of the orders Rodentia, Lagomorpha, and Hyracoidea. *Proceedings of the Helminthological Society of Washington*. 50: 1-258.
- Hasegawa H., Otsuru M. & Tobita K. 1983. First record of *Heligmosomoides polygyrus* from Japan (Nematoda: Heligmosomidae). *Japanese Journal of Parasitology*. 32: 419-423.
- Haupt W. 1973. Untersuchungen zum Verlauf des Befalls mit *Trichostrongylus retortaeformis* (Zeder, 1800) Looss, 1905, beim Hauskaninchen (*Oryctolagus cuniculus*). *Aus der Sektion Tierproduktion and Veterinärmedizin der Karl Marx Universität Leipzig*: 135-141.
- Haupt W & Nickel EA. 1975. Course of the parasite phase of development of *Trichostrongylus axei* (Cobbold, 1879) Railliet et Henry, 1909, in domestic rabbit. *Archiv für Experimentelle Veterinärmedizin*. 29:129-134.
- Helluy S. 1982. Host-parasite interfaces of the Trematode *Microphallus papillorobustus* (Rankin, 1940).I. Penetration of cercariae and relationship of metacercariae with the nervous system in *Gammarus*, intermediate hosts. *Annales de Parasitologie Humaine Comparée*. 57: 263-270

- Helluy S. 1984. Host-parasite interfaces of the Trematode *Microphallus papillorobustus* (Rankin, 1940) III. Factors involved in the behavioural alterations of the *Gammarus* intermediate hosts and predator tests. *Annales de Parasitologie Humaine Comparée*. 59: 41-56
- Herlich H. 1954. The life history of *Nematodirus helvetianus* May, 1920, a nematode parasitic in cattle. *Journal of Parasitology*. 40: 60–70.
- Høeg JT, Chan BKK & Rybakov AV. 2014. Rhizocephala. In: Martin JW, Olesen J, Høeg JT, editors. *Atlas of Crustacean larvae*. Baltimore: John Hopkins University Press. p. 111–5.
- Høeg JT, Chan BKK, Kolbasov GA & Grygier MJ. 2014a. Facetotecta. In: Martin JW, Olesen J, Høeg JT (eds) *Atlas of Crustacean Larvae*. JHU Press, Baltimore, pp 100–103.
- Hollins B, Hardin D, Gimelbrant AA & McClintock TS. 2003. Olfactory-enriched transcripts are cell-specific markers in the lobster olfactory organ. *Journal of Comparative Neurology*. 455: 125–138.
- Hoste H. & G. Fort, 1992. Experimental infections with *Nematodirus spathiger* in rabbits. *Journal of Helminthology*. 66: 227-230.
- Hoste H & Mallet S. 1990. Effects of size of *Trichostrongylus colubriformis* infection on histopathology of the mucosa along the whole small intestine in rabbits. *Journal of Comparative Pathology*. 103:457–465.
- Hoste H., Mallet S. & G. Fort. 1993. Histopathology of the small intestinal mucosa in *Nematodirus spathiger* infection in rabbits. *Journal of Helminthology*. 67: 139-144.
- Hsiao CJ, YI Wu, TA Tung, GY Wang, JY Toullec, S-T Liu, W-S Huang & C-Y Lee. 2016. Metabolic effects of parasitization by the barnacle *Polyascus plana* (Cirripedia: Rhizocephala: Sacculinidae) on a grapsid host, *Metopograpsus thukuhar*. *Diseases of aquatic organisms*. 119:199-206.
- Hutchinson G.W. & J.O.D. Slocombe. 1976. Experimentally induced *Haemonchus contortus* infections in the rabbit. *Journal of Helminthology*. 50: 143-152.
- Knight R.A. 1977. Effect of dexamethasone on experimental infections of *Trichostrongylus affinis* and *Nematodirus spathiger* in rabbits. *The Journal of Parasitology*. 63(5): 957-958.
- Lalouette L., Renault D., Ravaux J. & Siaussat D. 2010. Effects of cold-exposure and subsequent recovery on cellular proliferation with influence of 20-hydroxyecdysone in a lepidopteran cell line (IAL-PID2). *Comparative Biochemistry and physiology, part A, molecular & integrative physiology*. 155(3): 407-14.
- Littleton JT & Ganetzky B. 2000. Ion channels and synaptic organization: analysis of the *Drosophila* genome. *Neuron*. 26: 35–43.
- Lord-Daunay C. 2009. Amphidromie, endémisme et dispersion : traits d'histoire de vie et histoire évolutive du genre *Sicyopterus* (Teleostei : Gobioidae : Sicydiinae). pp 153.

- Lyons E.T., Drudge JH, Tolliver SC & Swerczek TW. 1987. Infectivity of *Trichostrongylus axei* for *Bos taurus* calves after 25 years of passages in rabbits, *Oryctolagus cuniculus*. Proceedings of the Helminthological Society of Washington. 54: 242–244.
- Lyons E.T., Drudge JH, Tolliver SC & Collins SS. 1996. Some aspects of experimental infections of *Trichostrongylus axei* in domestic rabbits (*Oryctolagus cuniculus*). Proceedings of the Helminthological Society of Washington. 63: 275–277.
- Kates K.C. & J. H. Turner. 1955. Observations on the life cycle of *Nematodirus spathiger*, a nematode parasite in the intestine of sheep and other ruminants. American Journal of Veterinary Research. 16: 105–115.
- Lubimov M.P. 1935. The diseases of hares and squirrels in Manteifel P.A., Raspopov M.P., Isakov J.A. et P.M. Lubimov - Biology of the hares and squirrels and their diseases, edited by P. Manteifel, Edition coopérative de l'Union, Moscow and Leningrad, 1935, 140 pp.
- Mapes C.J. & R.L. Coop. 1972. The development of single infections of *Nematodirus battus* in lambs. Parasitology. 64: 197-216.
- Martin JW, Olesen J & Høeg JT. 2014. The crustacean Nauplius. In: Martin JW, Olesen J, Høeg JT, editors. Atlas of Crustacean larvae. Baltimore: John Hopkins University Press; p. 8–16.
- Massoni J., Barriol V., Beveridge I., Durette-Desset M.C. & Audebert F. 2010b. The enigma of *Paraastrostrongylus bettongia* (Nematoda) in Australia. The XIIth international congress of Parasitology, Melbourne, 15th-20th August.
- Massoni J., Cassone J., Durette-Desset M.C. & Audebert F. 2011. Development of *Graphidium strigosum* (Nematoda, Haemonchidae) in its natural host, the rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) and comparison with several *Haemonchidae* parasites of ruminants. Parasitology Research. 109: 25-36.
- Massoni J., Durette-Desset M.C., Quéré J.P. & Audebert F. 2010a. Description of a new species of *Heligmosomoides* (Nematoda: Heligmosomidae) parasitic in *Microtus limnophilus* (Rodentia: Cricetidae) from Rangtang, Sichuan, China. Parasite. 17: 17-22
- Massoni J., Durette-Desset M.C., Quéré J.P. & Audebert F. 2012. Redescription of *Heligmosomoides neopolygyrus*, Asakawa and Ohbayashi, 1986, (Nematoda, Heligmosomidae) from a Chinese Rodent, *Apodemus peninsulae* (Rodentia: Muridae); with comments on *Heligmosomoides polygyrus polygyrus* (Dujardin, 1845) and related species in China and Japan. Parasite. 19: 367-374.
- Mathews P., O. Mertins, L. Espinoza, T. Milanin, F. Audebert & A. Morandini. 2020. Taxonomy and 18S rDNA-based phylogeny of *Henneguya multiradiatus* n. sp. (Cnidaria: Myxobolidae) a parasite of *Brochis multiradiatus* native to Peru and Equator. Microbial Pathogenesis. 147. <https://doi.org/10.1016/j.micpath.2020.104372>
- Mathews P., O. Mertins, T. Milanin, L. L. Espinoza, A. Gonzales, F. Audebert and A. Morandini. 2020. Molecular Phylogeny and taxonomy of a new Myxobolus species from the endangered ornamental fish, *Otocinclus cocama* endemic to Peru: A host-parasite coextinction approach. Acta Tropica. 210: <https://doi.org/10.1016/j.actatropica.2020.105545>

- Mawson P. M. 1973. Amidostomatinae (Nematoda: Trichostrongyloidea) from australian marsupials and monotremes. *Transaction of the Royal Society of South Australia*. 97:257-279.
- Michel J.F. 1974. Arrested development of Nematodes and some related Phenomen. *Advances in Parasitology*. 12: 279-366.
- Mollaret I., B.G.M Jamieson, R.D Adlard, A Hugall, G Lecointre, C Chombard & J.-L Justine. 1997. Phylogenetic analysis of the Monogenea and their relationships with Digenea and Eucestoda inferred from 28S rDNA sequences. *Molecular and Biochemical Parasitology*. 90: 433-438.
- Mollaret I., B.G.M Jamieson & J.-L Justine. 2000. Phylogeny of the Monopisthocotylea and Polyopisthocotylea (Platyhelminthes) inferred from 28S rDNA sequences. *International Journal for Parasitology*. 30: 171-185.
- Morgan DO. 1928. On the infective larva of *Ostertagia circumcincta* (Stadelmann, 1894), a stomach parasite of sheep. *Journal of Helminthology*. 6: 183-192.
- Mouritsen KN & T Jensen 2006. The effect of *Sacculina carcini* infections on the fouling, burying behaviour and condition of the shore crab, *Carcinus maenas*. *Marine biology research*. 2: 270-275.
- Newton LA, Chilton NB, Beveridge I & Gasser RB. 1998. Differences in the second internal transcribed spacer of four species of *Nematodirus* (Nematoda: Molineidae). *International Journal for Parasitology*. 28: 337-41.
- Nickel EA & Haupt W. 1986. Experimental studies on the course and consequences of infection with *Graphidium strigosum* (Nem-atoda, Trichostrongylidae) in *Oryctolagus cuniculus* (domestic rabbit). *Angew Parasitology* 27: 215-219 (In German)
- N'Zobadila G., Boyer J. & M.-C. Durette-Desset. 1996a. Morphogénèse d'*Heligmosomoides polygyrus polygyrus* (Dujardin, 1845) (Trichostrongylina, Heligmosomoidea) chez *Apodemus flavicollis* en France. Comparaison avec les espèces proches : *Heligmosomoides laevis* (Dujardin, 1845) et *Heligmosomum mixtum* Schulz, 1954, parasites d'Arvicolidae. *Bulletin du Museum national d'Histoire naturelle, Paris*, 4è série. 18: 367-385.
- N'Zobadila G., Boyer J., Vuong P.N. & M.C. Durette-Desset. 1996b. Chronologie du cycle et étude des pseudo-kystes d'*Heligmosomoides polygyrus polygyrus* (Dujardin, 1845) (Trichostrongylina-Heligmosomoidea) chez *Apodemus flavicollis* en France. Comparaison avec les espèces proches. *Parasite*. 3 : 237-246.
- Payen GG, Rubiliani C, Hubert M, Poulhe R., Y. Turquier & Chassard-Bouchaud C. 1983. Mise en évidence des fonctions de synthèse, d'absorption et de transfert de substances par les racines des Rhizocéphales Sacculinidae; premières données biochimiques et cytochimiques. *Zeitschrift für Parasitenkd.* 69: 255-269.
- Penalva-Arana DC, Lynch M & Robertson HM. 2009. The chemoreceptor genes of the waterflea *Daphnia pulex*: many Grs but no Ors. *BMC Evolutionary Biology*. 9: 79.

Poirrier F., Durette-Desset M.C. & Audebert F. 2010. A computer-assisted identification key for Trichostrongylina (Nematoda) parasites of Lagomorpha. The XIIth international congress of Parasitology, Melbourne, 15th-20th August.

Purvis GM & Sewell MMH. 1971. The host-parasite relationship between the domestic rabbit and *Trichostrongylus colubriformis*. Veterinary Record. 89: 151–152.

Purvis GM & Sewell MMH. 1972. *Trichostrongylus colubriformis*: age resistance in the rabbit, *Oryctolagus cuniculus*. Experimental Parasitology. 32: 191–195.

Queinnec E., Emmanuèle Mouchel-Vielh, Monique Guimonneau, Jean-Michel Gibert, Yves Turquier & J. S. Deutsch. 1999. Cloning and expression of the engrailed.a gene of the barnacle *Sacculina carcini*. Development Genes and Evolution. 209: 180–185

Rabet, N., Gibert, J. M., Queinnec, E., Deutsch, J. S., & Mouchel-Vielh, E. 2001. The caudal gene of the barnacle *Sacculina carcini* is not expressed in its vestigial abdomen. Dev. genes Evolution 211(4):172-178.

Rasmussen E.1959. Behaviour of sacculinized shore crabs (*Carcinus maenas* Pennant). Nature. 183: 479-480.

Reinhard E.G. 1950. An analysis of the effects of a sacculinid parasite on the external morphology of *Callinectes sapidus* Rathbun. The biological bulletin. 98 (3): 277-288.

Ritchie LE & Høeg JT. 1981. The life history of *Lernaeodiscus porcellanae* (Cirripedia: Rhizocephala) and co-evolution with its porcellanid host. The Journal of Crustacean Biology 1: 334–347.

Roberts FHS, 1935. Helminth parasites of domesticated animals in Queensland. Queensland Agrical Journal. 44 (3): 299–300.

Rogers WP & Sommerville RI. 1968. The infectious process and its relation to the development of early parasitic stages of nematodes. Advances in Parasitology. 6: 327–348.

Rose JH 1969. The development of the parasitic stages of *Ostertagia ostertagi*. Journal of Helminthology. 43:173–184.

Rubiliani C. 1985. Response by two species of crabs to a rhizocephalan extract. The Journal of Invertebrate Pathology. 45 (3): 304-310.

Rubiliani C & Payen GG. 1979. Modalités de la destruction des régions neurosécrétrices des crabes *Carcinus maenas* (L) et *C. mediterraneus* Czerniavsky infestés par la sacculine. General and comparative endocrinology. 38: 215-228.

Rubiliani C, Payen GG, Rubiliani-Durozoi M. 1980. Action d'implants et d'homogénats de racines du Rhizocéphale *Sacculina carcini* Thompson chez le Crabe mâle *Carcinus maenas* (L.). Les Comptes Rendus de l'Académie des sciences. Paris. 290: 355–358.

Rubiliani-Durozoi M, Rubiliani C, Payen GG. 1980. Déroulement des gamétogénèses chez les Crabes *Carcinus maenas* (L.) et *C. mediterraneus* Czerniavsky parasités par la Sacculine. International Journal of Invertebrate Reproduction. 2: 107–120.

- Sasal P, Desdevises Y & Morand S. 1998. Host-specialization and species diversity in fish parasites: phylogenetic conservatism? *Ecography*. 21: 639-43.
- Shen X., Chu K.H., Chan B.K.K. & L.M. Tsang. 2016. The complete mitochondrial genome of the fire coral-inhabiting barnacle *Megabalanus ajax* (Sessilia, balanidae): gene rearrangements and atypical gene content. *Mitochondrial DNA part A*; 27: 1173-1174.
- Schulz R.S. 1931. Parasitological worms of rabbits and hares and the diseases they cause. State Agricultural Publishing House, Moscow, 238 pp
- Silverman PH & Patterson JE. 1960. Histotropic (parasitic) stages of *Haemonchus contortus*. *Nature*. 185: 54-55.
- Skidmore LV. 1932. *Trichostrongylus colubriformis* (= *T. instabilis*) in the jack rabbit (*Lepus californicus melanotis*). *Clinical Case Reports*. 80: 800-801.
- Sommerville RI. 1953. Development of *Ostertagia circumcincta* in the abomasal mucosa of the sheep. *Nature*. 171: 482-483.
- Sommerville RI. 1954. The second ecdysis of infective nematode larvae. *Nature*. 174: 751.
- Sommerville RI. 1964. Effect of CO<sub>2</sub> on the development of third-stage larvae of *Haemonchus contortus* in vitro. *Nature*. 202: 316-327.
- Sommerville RI. 1966. The development of *Haemonchus contortus* to the fourth-stage in vitro. *Journal of Parasitology*. 52: 127-136.
- Smothers J. F., CD Van Dohlen, LH Smith Jr & RD Spall. 1994. Molecular evidence that the myxozoan protists are metazoans. *Science*. 265 (5179): 1719-1721.
- Stangier J., C. Hilbich, K. Beyreuther & R. Keller. 1987. Unusual cardioactive peptide (CCAP) from pericardial organs of the shore crab *Carcinus maenas*. *PNAS* 84 (2): 575-579; <https://doi.org/10.1073/pnas.84.2.575>
- Taylor S.M. & Pearson G.R. 1979. *Trichostrongylus vitrinus* in sheep. I. The location of nematodes during parasitic development and associated parasitological changes in the small intestine. *Journal of Comparative Pathology*. 89: 397-412.
- Terceire S., Dubus G., Vignes-lebbe R\*, Durette-Desset M-C & Audebert F. 2008. A computer assisted identification key for the Heligmonellinae (Nematoda, Trichostrongylina). Xth multicolloquium of Parasitology. Paris, 24-28th August.
- Thomas R. J. 1957. A comparative study of the infective larvae of *Nematodirus* species parasitic in sheep. *Parasitology*. 47: 60-65.
- Thomas R. J. 1959a. A comparative study of the life histories of *Nematodirus battus* and *N. flicollis*, nematode parasites of sheep. *Parasitology*. 48: 374-386.
- Thomas R. J. 1959b. Field studies on the seasonal incidence of *Nematodirus battus* and *N. flicollis* in sheep. *Parasitology*. 49: 387-410.

- Threlkeld WL. 1934. The life history of *Ostertagia circumcincta*. Technical bulletin, Virginia Polytechnic Institute, Virginia. No. 52, 24 pp
- Threlkeld WL. 1946. The life history of *Ostertagia ostertagi*. Technical bulletin, Virginia Polytechnic Institute, Virginia. No. 100, 14 pp
- Thresher RE, Werner M & Høeg JT. 2000. Developing the options for managing marine pests: Specificity trials on the parasitic castrator, *Sacculina carcini*, against the European crab, *Carcinus maenas*, and related species. *The Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 254:37–51.
- Trédez F. 2015. Originalités du développement larvaire de la sacculine (*Sacculina carcini*), parasite du crabe vert (*Carcinus maenas*). Thèse de doctorat, 176pp.
- Trédez F., N. Rabet, L. Bellec & F. Audebert. 2017. Synchronism of naupliar development of *Sacculina carcini* Thompson, 1836 (Pancrustacea, Rhizocephala) revealed by precise monitoring. *Helgoland Marine Research* DOI: 10.1186/s10152-016-0479-2
- Ung V., Dubus G., Zaragüeta-Bagils R. & Vignes-Lebbe R. 2010. Xper2: introducing e-taxonomy. *Bioinformatics*. 26(5): 703–704.
- Veglia F. 1916. The anatomy and life-history of the *Haemonchus contortus* (Rud). 3rd and 4th Rep. D Vet Res Lab, Union of South Africa, Pretoria, 150 pp
- Verbruggen B., Bickley L.K., Santos E.M., Tyle C.R., Stentiford G.D., Bateman K.S. & Van Aerle R. 2015. *De novo* assembly of the *Carcinus maenas* transcriptome and characterization of innate immune system pathways. *BMC Genomics* DOI: 10.1186/s12864-015-1667-1.
- Verneau O., Du Preez L. & Badets M. 2009. Lessons from parasitic flatworms about evolution and historical biogeography of their vertebrate hosts. *Comptes Rendus de Biologie*. 332: 149-158.
- Walker G. 1988. Observations on the larval development of *Sacculina carcini* (Crustacea: Cirripedia: Rhizocephala). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 68: 377–90. doi:10.1017/S0025315400043277.
- Walossek D, Høeg JT & Shirley TC. 1996. Larval development of the rhizocephalan cirripede *Briarosaccus tenellus* (Maxillopoda: Thecostraca) reared in the laboratory: a scanning electron microscopy study. *Hydrobiologia*. 328: 9–47.
- Wetzel R & Enigk K. 1937. Zur Biologie von *Graphidium strigosum*, dem Magenwurm der Hasen und Kaninchen. *Deutsche tierärztliche Wochenschrift*. 25: 401–405. in German
- Wharton D.A. 1986. The structure of the cuticle and sheath of the infective juvenile of *Trichostrongylus colubriformis*. *Parasitenk*. 72: 779-787.
- Werner, M. 2001. Prevalence of the parasite *Sacculina carcini* Thompson 1836 (Crustacea, Rhizocephala) on its host crab *Carcinus maenas* (L.) on the west coast of Sweden. *Ophelia* 55: 101-110.

- Wilson D. E. & Reeder D. M. 2005. Mammal Species of the World. A taxonomic and Geographic Reference (3rd ed). Johns Hopkins Universtiy Press, Baltimor, 2142pp.
- Wolf K & Markiw ME. 1984. "Biology contravenes taxonomy in the myxozoa: new discoveries show alternation of invertebrate and vertebrate hosts". *Science*. 225 (4669): 1449–52.
- Wood I.B. & M.F. Hansen. 1960. Experimental transmission of Ruminant Nematodes of the genera *Cooperia*, *Ostertagia*, and *Haemonchus* to laboratory rabbits. *The Journal of Parasitology*. 46: 775-776.
- Yan J., J Zhou, P Li, H Sun & K Zhou. 2012. Nearly complete mitochondrial genome of *Polyascus gregaria* and the phylogenetic relationships among maxillopodans. *Molecular biology reports*. 39: 7413-7419.
- Zbinden M, Berthod C., N. Montagné, J. Machon, N. Léger, T. Chertemps, N. Rabet, B. Shillito & J. Ravaux. 2017. Comparative study of chemosensory organs of shrimp from hydrothermal vent and coastal environments. *Chemical senses*. 42: 319-331.
- Zebrowska-Plata D. 1980. Attempts to attain development of the sheep nematode *Ostertagia circumcincta* (Stadelman, 1894) in unusual hosts: rabbits and guinea pigs. *Acta Parasitologica Polonica*. 27(23): 213-220.
- Zetlmeisl C, Hermann J, Petney T, & Glenner H. 2011. Parasites of the shore crab *Carcinus maenas* (L.): implications for reproductive potential and invasion success. *Parasitology*. 138: 394–401.

---

## Liste des publications

### Articles dans revues internationales à comité de lecture

18 articles dont 10 en 1er auteur et 4 en dernier auteur et 2 en avant dernier

18. Tiago Milanin, Patrick D. Mathews, A. Morandini, Omar Mertins, Fabienne Audebert, Jose O.L. Pereira, Antonio A.M. Maia. 2021. Morphostructural data and phylogenetic relationships of a new cnidarian myxosporean infecting spleen of an economic and ecological important bryconid fish from Brazil. *Microbial pathogenesis*. 150: 104718. <https://doi.org/10.1016/j.micpath.2020.104718>-IF: 2.914
17. P. Mathews, O. Mertins, L. Espinoza, T. Milanin, **F. Audebert**, A. & Morandini. 2020. Taxonomy and 18S rDNA-based phylogeny of *Henneguya multiradiatus* n. sp. (Cnidaria: Myxobolidae) a parasite of *Brochis multiradiatus* native to Peru and Equator. *Microbial Pathogenesis*. 147. <https://doi.org/10.1016/j.micpath.2020.104372>- IF : 2.914
16. Mathews P., O. Mertins, T. Milanin, L. L. Espinoza, A. Gonzales, **F. Audebert** & A. Morandini. 2020. Molecular Phylogeny and taxonomy of a new Myxobolus species from the endangered ornamental fish, *Otocinclus cocama* endemic to Peru: A host-parasite coextinction approach. *Acta Tropica*. 210: <https://doi.org/10.1016/j.actatropica.2020.105545> IF: 2.555
15. F. Trédez, N. Rabet, L. Bellec & **Audebert F.** 2017. Synchronism of naupliar development of *Sacculina carcini* Thompson, 1836 (Pancrustacea, Rhizocephala) revealed by precise monitoring. *Helgoland Marine Research* 70: 26 - DOI: 10.1186/s10152-016-0479-2. IF: 1.442
14. Massoni J., Durette-Desset M.C., Quéré J.P. & **Audebert F.** 2012. Redescription of *Heligmosomoides neopolygyrus*, Asakawa and Ohbayashi, 1986, (Nematoda, Heligmosomidae) from a Chinese Rodent, *Apodemus peninsulae* (Rodentia: Muridae); with comments on *Heligmosomoides polygyrus polygyrus* (Dujardin, 1845) and related species in China and Japan. *Parasite*. 19: 367-374. IF: 2.545
13. Massoni J., Cassone J., Durette-Desset M.C. & **Audebert F.** 2011. Development of *Graphidium strigosum* (Nematoda, Haemonchidae) in its natural host, the rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) and comparison with several Haemonchidae parasites of ruminants. *Parasitology research*. 109: 25-36. IF: 1.641
12. Massoni J., Durette-Desset M.C., Quéré J.P. & **Audebert F.** 2010. Description of a new species of *Heligmosomoides* (Nematoda: Heligmosomidae) parasitic in *Microtus limnophilus* (Rodentia: Cricetidae) from Rangtang, Sichuan, China. *Parasite*. 17: 17-22. IF: 2.545
11. **Audebert F.** & Durette-Desset M.C. 2007. Do Lagomorphs play a relay role in the evolution of the Trichostrongylina nematodes? *Parasite*. 14: 183-197. IF: 2.545
10. **Audebert F.**, Chilton N., Justine J.L., Gallut C., Tillier A. & Durette-Desset M.C. 2005. Additional molecular evidence to support a sister taxon relationship between heligmosomid and molineid nematodes (Trichostrongylina). *Parasitology research*. 96: 343-346. IF: 1.641

9. **Audebert F.**, Cassone J., Kerboeuf D. & Durette-Desset M.C. 2004. Development of *Nematodirus spathiger* (Nematoda, Molineoidea), in the rabbit and comparison with others *Nematodirus spp* parasites of ruminants. *Parasitology Research*. 94: 112-117. IF: 1.641
  
8. **Audebert F.**, Cassone J., Kerboeuf D. & Durette-Desset M.C. 2003. Development of *Trichostrongylus colubriformis* and *Trichostrongylus vitrinus*, parasites of ruminants in the rabbit and comparison with *T. retortaeformis*, *Parasitology Research*. 90: 57-63. IF: 1.641
  
7. **Audebert F.**, Vuong P.N. & Durette-Desset M.C. 2003. Intestinal migrations of *Trichostrongylus retortaeformis*, (Trichostrongylina, Trichostrongylidae) in the rabbit. *Veterinary parasitology*. 112: 131-146. IF: 2.009
  
6. **Audebert F.**, Hoste H. & Durette-Desset M.C. 2002. Life cycle of *Trichostrongylus retortaeformis* (Nematoda, Trichostrongyloidea) in its natural host, the rabbit (*Oryctolagus cuniculus*), *Journal of Helminthology*. 76: 189-192. IF : 1.30
  
5. **Audebert F.**, Cassone J., Kerboeuf D. & Durette-Desset M.C. 2002. The life cycle of *Nematodiroides zembrae* (Nematoda, Trichostrongylina) in the rabbit, *Journal of Parasitology*. 88(5): 898-904. IF : 0.696
  
4. **Audebert F.**, Cassone J., Baccam D., Kerboeuf D. & Durette-Desset M.C. 2001. The life cycle of *Ohbayashinema erbaevae* (Nematoda, Heligmosomoidea, Heligmosomidae) in *Ochotona rufescens rufescens* (Ochotonidae) *Parasite*. 8: 325-333. IF: 2.545
  
3. **Audebert F.**, Cassone J., Hoste H. & Durette-Desset M.C. 2000. Morphogenesis and distribution of *Trichostrongylus retortaeformis* in the intestine of the rabbit. *Journal of Helminthology*. 74: 95-107. IF: 1.30
  
2. **Audebert F.**, Durette-Desset M.C. & N.B. Chilton 2000. Internal transcribed spacer rDNA can be used to infer the phylogenetic relationships of species within the genus *Nematodirus* (Nematoda: Molineoidea). *International Journal for Parasitology*. 30: 187-191. IF: 3.872
  
1. Durette-Desset M.C., Ganzorig S., **Audebert F.** & M. Kamiya. 2000. A new species of the genus *Ohbayashinema* (Nematoda, Trichostrongylina, Heligmosomoidea) parasite of *Ochotona daurica* (Ochotonidae, Lagomorpha) from Bouriatia. *Zoosystema*. 22 (4): 667-676. IF : 0.434

*Publications en préparation*

Patrick D. Mathews, Céline Bonillo, Nicolas Rabet, Clara Lord, Romain Causse, Philippe Keith, **Fabienne Audebert**. 2020. Molecular and morphological characterization of a new pathogenic cnidarian (Myxosporea: Myxobolidae) parasitizing skin of the giant mottled eel from the Solomon Islands. *Soumis à Genetics and Evolution* IF 2.611

Y. Bellagha\*, F. Poirrier\*, E. Aubin\*, V. Rivière-Ung & **F. Audebert**. A computer-assisted identification key for Trichostrongylina (Nematoda), parasite of Lagomorpha.

Bellec L., L.A. Galindo, N. Rabet, R. Debruyne, J. Utge, J. Laboudière, C. Bonillo & F. Audebert. The first complete mitochondrial genome of *Sacculina gerbei* (Cirriped, Rhizocephalan) cirripeds suggests a high reorganisation inside parasitic cirripeds. (*en préparation*)

B. Carton, N. Rabet, F. Tredez, B. Maury & F. Audebert. Synchronism in the naupliar development of *Sacculina carcini* verified by synchronized cell division. (*en préparation*)

Galindo L. A., Pellen F., Rabet N. & Audebert F. Phylogeny of the genus *Sacculina* (Rhizocephala, cirripedia). (*en préparation*)

Massoni J., Bonillo C., Durette-Desset M.C., Beveridge I. & Audebert F. The enigma of *Paraurostrongylus bettongia* (Nematoda) in Australia. (*en préparation*)

#### *Congrès internationaux*

#### **Communications orales (\* intervenant)**

8. Rabet Nicolas\*, **Audebert Fabienne**, Bonillo Celine, Debryune Régis. 2019. The contribution of the study of mitogenomes to the phylogeny of crustaceans: mitochondrial reorganization and genetic information. Franco-Taiwanese workshop on crustaceans. Taiwan. 23-29 June

7. Rabet Nicolas\*, **Audebert Fabienne**, Bonillo Celine, Debruyne Régis. 2019. Use of NGS to infer the genomes of mitochondria: methodology and particular case of ATrich mitogenomes in crustaceans. Franco-Taiwanese workshop on crustaceans. Taiwan. 23-29 June

6. Carton B., F. Audebert\*, F. Tredez, L. A. Galindo, B. Maury & N. Rabet. 2018. Synchronism in the naupliar development of *Sacculina carcini* is explained by synchronized cell division. 9<sup>th</sup> international crustacean congress (ICC 9), Washington, 22<sup>th</sup>-25<sup>th</sup> May.

5. Rabet\* N., **F. Audebert, L. A. Galindo & C. Bonillo.** 2018. Evolution of mitogenome reorganization in crustaceans: from the extreme case of sacculin to a more classical situation in Branchiopods. 9<sup>th</sup> international crustacean congress (ICC 9), Washington, 22<sup>th</sup>-25<sup>th</sup> May.

4. Rabet N.\*, **F. Audebert, L.A. Galindo & C. Bonillo.** 2018. Evolution of mito-genome reorganization in crustaceans: from the extreme case of sacculin to a more classical situation in Branchiopods. Indo-French workshop on EVOLutionary DEvelopmental and CELL biology (EVODECE), Banyuls 10<sup>th</sup>-12<sup>nd</sup> January.

3. Trédez F\*., N. Rabet & Audebert F. 2014. Variation in larval development in Pancrustaceans: the case of *Sacculina carcini* (Cirripedia, Rhizocephala). 8<sup>th</sup> international crustacean congress (ICC-8) Frankfurt A. AM. , Germany, 18<sup>th</sup>-23<sup>th</sup> August.

2. Tercerie S., Dubus G., Vignes-lebbe R\*., Durette-Desset M-C & Audebert F. 2008. A computer assisted identification key for the Heligmonellinae (Nematoda, Trichostrongylina). *X<sup>th</sup> multicolloquium of Parasitology. Paris, 24-28<sup>th</sup> August.*

1. **Audebert F\***. 2005. Xper: Knowledge Base for Computer-Aided Species Identification. *California Academy of sciences, San Francisco, 23<sup>th</sup> September*. Communication invitée

### Posters

4. Galindo L.A., Pellen F., Rabet N. & **Audebert F.\*** 2018. Looking for *Sacculina* (Rhizocephala, cirripedia). Ninth international crustacean congress (ICC 9), Washington, 22<sup>th</sup>-25<sup>th</sup> May.

3. Poirrier F., Durette-Desset M.C. & **Audebert F.** 2010 A computer-assisted identification key for Trichostrongylina (Nematoda) parasites of Lagomorpha. The XIIth international congress of Parasitology, Melbourne, 15<sup>th</sup>-20<sup>th</sup> August.

2. Massoni J., Barriol V., Beveridge I., Durette-Desset M.C. & **Audebert F.** 2010. The enigma of *Parastrongylus bettongia* (Nematoda) in Australia. The XIIth international congress of Parasitology, Melbourne, 15<sup>th</sup>-20<sup>th</sup> August.

1. **Audebert F.**, Cassone J. & Durette-Desset M.C. 1998. Life cycle of Trichostrongylina (Nematoda) parasites of Lagomorpha; comparison with life cycles of Trichostrongylina parasites of Ruminants, studied in rabbits. Euro-american mammal congress, Santiago de compostella, 19<sup>th</sup>-24<sup>th</sup> July.

### *Congrès nationaux*

#### Communications orales (\* intervenant)

6. Trédez F\*, **Audebert F.** & Rabet N. 2014. La sacculine mise à nue. Symposium Action Thématique MNHN Cycles Biologiques. Paris, France. 18 Novembre 2014.

5. Trédez F\*, **Audebert F.** & Rabet N. 2014. Variation in larval development in crustaceans: the case of *Sacculina carcini* (Pancrustacea, Cirripedia). 5èmes journées du réseau André Picard (JAP). Paris, France, 26-27 Mars 2014.

4. **Audebert F\***. 2002. Les cycles des Nématodes Trichostrongylina. Conférence micromammifères et parasites, Montpellier, 16-17 septembre 2002. **Conférencière invitée**

3. **Audebert F\***. & Durette-Desset M.C. 1998. Cycles biologiques de Nematodirinae, parasites de Lagomorphes et de Ruminants chez le Lapin. Société Française de Parasitologie, Rennes, 10-11 juin 1998.

2. **Audebert F\***. 1997. Cycle biologiques des Nématodes parasites. Doctoriales du Muséum National d'Histoire Naturelle, Dourdan, 15-20 juin 1997.

1. **Audebert F\***. 1996. Apport des données biologiques et moléculaires dans l'étude des Nématodes Trichostrongyles parasites de Lagomorphes et de Ruminants domestiques. Séminaire Laveran, Annecy, 27-29 mars 1996.

### Posters

5. **Audebert F.** Vuong P.N. & Durette-Desset M.C. 2003. Cycle de *Trichostrongylus retortaeformis* (Nematoda, Trichostrongylina) chez le lapin : trait d'union entre cycle ancestral et évolué. Journées de l'UFR de Biologie, UPMC, 15-17 janvier 2003.

4. **Audebert F.** & Durette-Desset M.C. 2001. Phylogénie moléculaire des Nématodes Trichostrongylina à partir de séquences d'ITS 1 de l'ADNr. Congrès pour la formation du Réseau d'Etude de la Biodiversité des Nématodes et Helminthes, Paris, MNHN, 17-19 septembre 2001.

3. **Audebert F.** 1997. Biologie de Trichostrongles (Nématodes) parasites de Lapins et de Ruminants. 3ème Congrès des étudiants du 3ème cycle au Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, 11-12 juin 1997.
2. **Audebert F.** 1997. Cycle biologiques des Nématodes parasites. Doctoriales du Muséum National d'Histoire Naturelle, Dourdan, 15-20 juin 1997.
1. **Audebert F.**, Cassone J. & Durette-Desset M.C. 1997. Comparaison de la phase parasite du cycle expérimental de *Trichostrongylus retortaeformis*, parasite du Lapin, avec les cycles de cinq Nématodes Trichostrongles, parasites de Ruminants. Société Française de Parasitologie, Paris, 10-12 mars 1997.

## Résumé

Évolution des parasites : exemples parmi les Nématodes et les Crustacés.

Mon sujet de recherche porte sur l'évolution des parasites et de leur adaptation chez l'hôte. Pour ce faire, j'étudie deux modèles : l'un terrestre, le modèle nématode *Trichostrongylina* / Vertébré, l'autre aquatique le modèle cirripède *Rhizocephala* / crabe. L'étude du modèle nématode / vertébré m'a permis de mettre en évidence le rôle relais des hôtes lagomorphes dans l'évolution des *Trichostrongylina* à travers une étude détaillée des cycles de vie et de la morphogénèse, mais aussi de la morphologie des adultes. Recrutée à l'université Pierre et Marie Curie, au Laboratoire Informatique et Systématique (LIS) dirigé par le Pr Régine Vignes-Lebbe en 2004, je me suis intéressée aux caractères morphologiques et à la taxinomie des *Trichostrongylina*. J'ai ainsi proposé une base d'identification numérique de ces nématodes, parasites de lagomorphes, à l'aide du logiciel Xper, développé par l'équipe, tout en continuant à travailler sur les cycles de vie. En 2014, j'ai fait une reconversion thématique à mon arrivée dans l'UMR BOREA, équipe dirigée par le Pr Philippe Keith, dans laquelle j'ai débuté une étude sur un second modèle aquatique marin : la sacculine et le crabe. C'est dans cette thématique que j'ai co-encadré avec le Dr Nicolas Rabet (HDR) de 2012 à 2015, la thèse de Fabien Trédez. Nous avons travaillé sur le développement larvaire de la sacculine *Sacculina carcini*, parasite du crabe vert *Carcinus maenas* ce qui nous a permis d'identifier un nouveau stade nauplius, grâce à un suivi très précis du cycle de vie, mais aussi de montrer un synchronisme dans les pontes, phénomène expliqué par une division cellulaire synchrone. Parallèlement, je m'intéresse à la systématique et la phylogénie des *Trichostrongylina* et des *Rhizocephala*. J'ai ainsi décrit plusieurs nouvelles espèces chez les nématodes en particulier et chercher à résoudre les relations phylogénétiques entre elles, à partir de données moléculaires. Chez les rhizocéphales, les données moléculaires, sont parfois les seules données permettant de discriminer des espèces entre elles en effet les caractères morphologiques sont souvent peu discriminants.

Dans un futur proche, je souhaite continuer à développer mes recherches sur le modèle sacculine, en particulier sur la communication chimique entre le parasite et son hôte. Je vise aussi à continuer d'étudier la coévolution entre l'hôte et le parasite sur le modèle sacculine mais également avec de nouveaux modèles aquatiques comme les Monogènes ou les Myxosporea et les poissons.

## Abstract

Evolution of parasites: examples among Nematodes and Crustaceans.

My research topics concern the evolution of parasites and their adaptations to their hosts. To do so, I study two models: one terrestrial model, the nematode *Trichostrongylina* in vertebrates, and an aquatic model, the cirriped *Rhizocephala* in crabs. The nematode / vertebrate model allowed me to highlight the relay role of lagomorph hosts in the evolution of *Trichostrongylina* through a detailed study of life cycles, morphogenesis, and adult morphology. At Pierre and Marie Curie University, in the Computer and Systematic Laboratory (LIS) directed by Prof. Régine Vignes-Lebbe in 2004, I became interested in the morphological characters and taxonomy of *Trichostrongylina*. I proposed and constructed a database for the digital identification of these nematode parasites of lagomorphs using the Xper software developed by the team, while continuing to work on life cycles. In 2014, I made a thematic shift when I joined the BOREA laboratory, in a team led by Prof. Philippe Keith, in which I started the study of the marine model, *Sacculina* in crabs. It is on this subject that I co-supervised the PhD thesis of Fabien Trédez with Dr Nicolas Rabet (HDR) from 2012 to 2015. We worked on the larval development of *Sacculina carcini*, a parasite of the green crab *Carcinus maenas*, which allowed us to identify a new nauplius larval stage, thanks to very precise monitoring of the life cycle. We also demonstrated synchronism in egg-laying, a phenomenon explained by synchronous cell division. At the same time, I remain interested in the systematics and phylogeny of *Trichostrongylina* and *Rhizocephala*. This led me to describe new nematode species in particular and to research phylogenetic relationships, particularly from molecular data. Molecular data in *Rhizocephala* are often the only means to discriminate between species and this work allows us to test the true host specificity in *Sacculina*. In the future, I wish to develop my research on the *Sacculina* model, in particular on the chemical communication between the parasite and its host, and I wish to study the coevolution between the host and the parasite on *Sacculina* but also with new aquatic models like Monogens or Myxosporea and fish.