

Vie Milieu, 1977, Vol. XXVII, fasc. 1, sér. A, pp. 91-100.

**RELATIONS ENTRE LE DÉVELOPPEMENT
D'UN PHYCOMYCÈTE
ET L'ACCUMULATION DE FER
SUR LA SURFACE BRANCHIALE
DE *CARCINUS MAENAS* (CRUSTACÉ DÉCAPODE)
AU COURS DU CYCLE D'INTERMUE ***

par Jean-Louis M. MARTIN
Centre Océanologique de Bretagne
B.P. 337, 29273 Brest Cedex

ABSTRACT

—The structure of the branchial surface of *Carcinus maenas* (Crustacea, decapoda) shows variations during the intermoult cycle. These variations which involve a growing complexity are in close connection with the development of a saprophytic Phycomycete on the branchial lamellae. Filamentous hyphae of the Phycomycete, which take form after exuviation form, at stage C4 of the intermoult cycle, a very thin network which acts like a filter against the particles in the sea water flowing through the branchial chambers.

Such a complexity is not observed in *Homarus americanus*. The branchial surface at stage C4 of the intermoult cycle shows a very uniform appearance. Filamentous hyphae observed in *Carcinus maenas* do not take form in *Homarus americanus*. —

These facts provide some explanations for the accumulation of iron under a particulate state on the gills of *Carcinus maenas* during stages C3 and C4 of the intermoult cycle, and about different levels of accumulation of this metal observed in the gills of *Carcinus maenas* and those of *Homarus americanus*, described in previous works.

(*) Contribution n° 456 du Département Scientifique du Centre Océanologique de Bretagne.

La surface branchiale des Crustacés décapodes marins, *Carcinus maenas* (L.) et *Cancer irroratus* (SAY, 1817) possède un très grand pouvoir d'accumulation du fer (MARTIN, 1973). Il a été montré en effet que chez *Cancer irroratus* les concentrations de fer, exprimées par rapport au poids sec du tissu, pouvaient dans cet organe être supérieures à 5 000 ppm au stade C4 du cycle d'intermue.

D'une façon générale, nous pouvons résumer le métabolisme du fer dans la branchie de *Cancer irroratus* de la façon suivante : au cours des stades d'intermue post-exuviaux, c'est-à-dire les stades A, B et C1-C2, les concentrations sont faibles. Une brusque et très importante augmentation se produit au cours des stades C3 et C4. Il a été montré (MARTIN et ODENSE, 1974) que l'accumulation de fer, observée au cours des stades C3 et C4 du cycle d'intermue chez les Crustacés décapodes brachyours *Cancer irroratus* et *Carcinus maenas*, ne se produisait pas chez le Crustacé décapode macroure *Homarus americanus*.

Les études morphologiques et histochimiques (ALLEN, 1892; DRACH, 1930; DAHLGREN et KEPNER, 1930; SMYTH, 1942; FLEMISTER, 1959; AGRAWAL et AUTAR, 1969) mettent en évidence des différences entre les divers types de branchies chez les Crustacés décapodes.

Il est connu que les Crustacés sont fréquemment l'objet d'infection de la part de Phycomycètes (CRONIN et JOHNSON, 1958; WILSON, 1959; JOHNSON, 1970). L'accumulation de fer sur la surface branchiale des Crustacés décapodes brachyours pouvait être due au développement de Phycomycètes, qui conférerait à la surface branchiale un pouvoir filtrant vis-à-vis des particules contenues dans l'eau de mer transitant dans la chambre branchiale. Le but de ce travail est de confirmer cette hypothèse.

MATÉRIEL ET TECHNIQUES

Les branchies de *Carcinus maenas* (L.) et *Homarus americanus* (Milne Edw.), originaires des côtes de Nouvelle-Ecosse (Canada), ont été observées à l'aide d'un microscope à balayage électronique (marque Jeol, modèle ESM-2). Les échantillons avaient auparavant été fixés à l'aide d'une solution neutre d'aldéhyde formique tamponnée de pH 7,0-7,2 (LILLIE, 1954) puis déshydratés par des bains successifs dans des solutions d'alcool éthylique présentant un gradient croissant de concentration, jusqu'à l'alcool absolu, puis dans le toluène. La métallisation des échantillons a été effectuée par pulvérisation d'un alliage de paladium (40 %) et d'or (60 %), sous un vide de 5×10^{-5} Torr.

PHYCOMYCÈTE ET FER SUR LA BRANCHIE DE *CARCINUS MAENAS*

La détermination des différentes étapes du cycle d'intermue a été effectuée selon les critères définis par DRACH (1939) et DRACH et TCHERNIGOVITZEFF (1967).

RÉSULTATS

La figure 1 (a) montre la morphologie d'ensemble d'une branchie de *Carcinus maenas*. Nous constatons la présence de lamelles branchiales, en forme de disques tronqués, empilés les uns sur les autres. Ces lamelles branchiales s'insèrent sur un raphé central. La partie représentée sur cette figure correspond à l'apex de la branchie. Nous pouvons remarquer la présence de jeunes lamelles branchiales en cours de croissance, démontrant que chez *Carcinus maenas* la croissance de la branchie s'effectue par l'apex de l'organe et non par la base de celui-ci.

La figure 1 (b) montre, sur une coupe transversale de lamelles branchiales, la structure de celles-ci. Nous pouvons constater que chaque lamelle branchiale est parcourue sur toute la longueur de son pourtour, d'un canal de diamètre important, appelé canal marginal de la lamelle. Le rôle de ce canal est d'amener l'hémolymphe réduite et de la conduire jusqu'au canal efférent de la branchie après son oxydation dans la lamelle branchiale.

La figure 1 (c) montre l'empilement de lamelles branchiales sur une moitié de branchie. Celle-ci a été obtenue par section longitudinale au niveau du raphé. L'épithélium de la membrane supérieure a été enlevé. Nous avons pu mettre ainsi en évidence la structure de la partie branchiale où s'effectue l'oxygénation de l'hémolymphe. Cette partie de la lamelle branchiale ne forme pas un système clos, mais est constituée d'un espace dans lequel se trouvent de très nombreux piliers lamellaires joignant les faces inférieures et supérieures de chaque lamelle. L'hémolymphe circule librement entre les piliers lamellaires.

Au stade A1-A2 du cycle d'intermue, c'est-à-dire immédiatement après la mue, la surface de la lamelle branchiale, au niveau des piliers lamellaires, de *Carcinus maenas* présente un aspect relativement uniforme (Fig. 2 a). Cette surface n'est pas susceptible d'accumuler les particules contenues en suspension dans l'eau de mer.

Au cours du stade d'intermue B1-B2, la même surface présente un aspect sensiblement différent. Au cours de ce stade apparaissent sur la surface branchiale des spores de Phycomycètes représentées par des taches blanches sur la figure 2 (b).

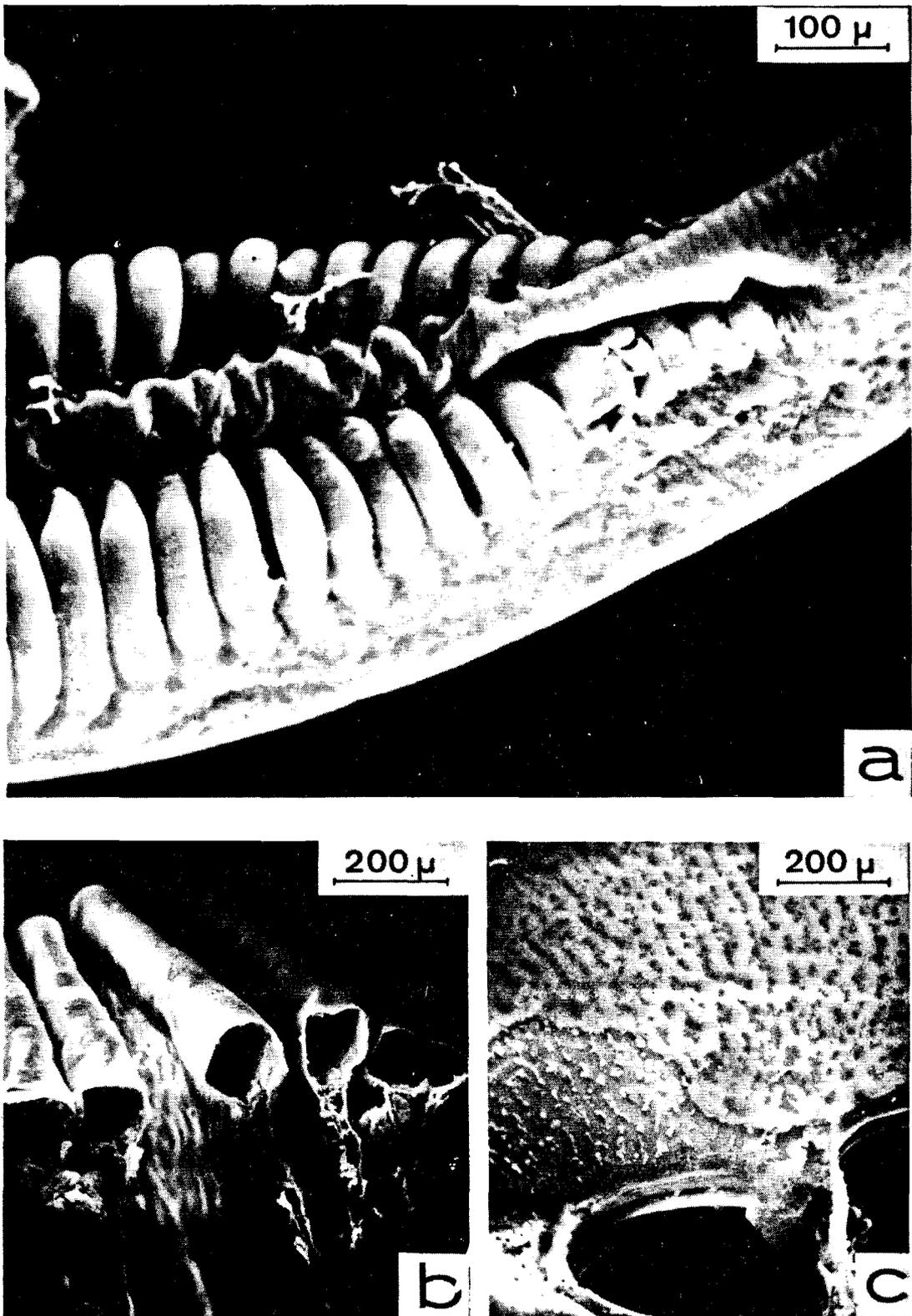


FIG. 1. — *Carcinus maenas*. Apex d'une branchie, situation et insertion des lamelles branchiales sur le raphé (a); coupe transversale de lamelles branchiales et de canaux marginaux (b); présence de piliers lamellaires sous le tégument branchial (c).

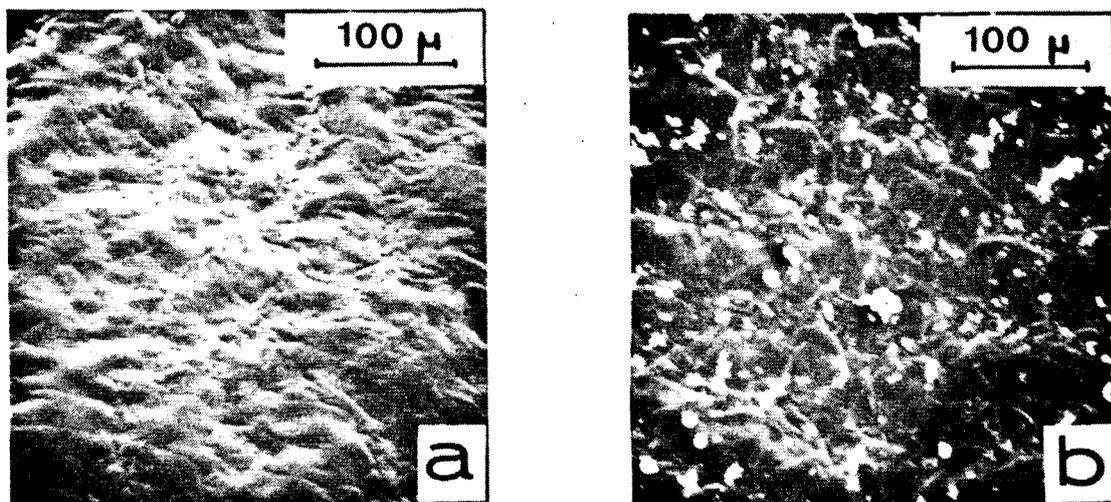


FIG. 2. — *Carcinus maenas*. Structure de la surface branchiale au niveau des piliers lamellaires au cours des stades A1-A2 (a) et B1-B2 (b).

La figure 3 (a) représente l'état de la même surface, c'est-à-dire au niveau des piliers lamellaires, au stade C4 du cycle d'intermue. Nous pouvons constater que les spores observées au cours du stade B1-B2 se sont développées pour former des hyphes constituant un réseau très dense et particulièrement enchevêtré. Ce réseau occupe l'espace situé entre deux lamelles branchiales (Fig. 3 b). Nous pouvons constater sur cette figure que les hyphes de ce Phycomycète, qui est très certainement un saprophyte de la classe des Trichomycètes, et de l'ordre des Eccrinales (CAVALIÈRE, communication personnelle), sont particulièrement longs et fins.

Au niveau du raphé (Fig. 3 c), la structure de la surface branchiale de *Carcinus maenas* au stade C4 du cycle d'intermue est sensiblement identique à celle précédemment observée. En effet, cette portion de surface voit se développer les hyphes du Phycomycète.

Au niveau du canal marginal de la lamelle (Fig. 3 d), la surface branchiale présente une structure plus uniforme que celle précédemment observée au niveau du raphé et de la lamelle. En effet, sur cette portion de surface le champignon précédemment observé ne se développe pas.

Chez le homard, *Homarus americanus*, les observations effectuées ont permis de montrer que la surface branchiale au niveau du raphé et au niveau des tubules branchiaux était parfaitement uniforme, sensiblement identique à ce qui est observé chez *Carcinus maenas* au niveau du canal marginal de la lamelle (Fig. 3 d). Chez le homard nous n'avons pu mettre en évidence un développement de Phycomycètes comme cela a été observé chez *Carcinus maenas*.

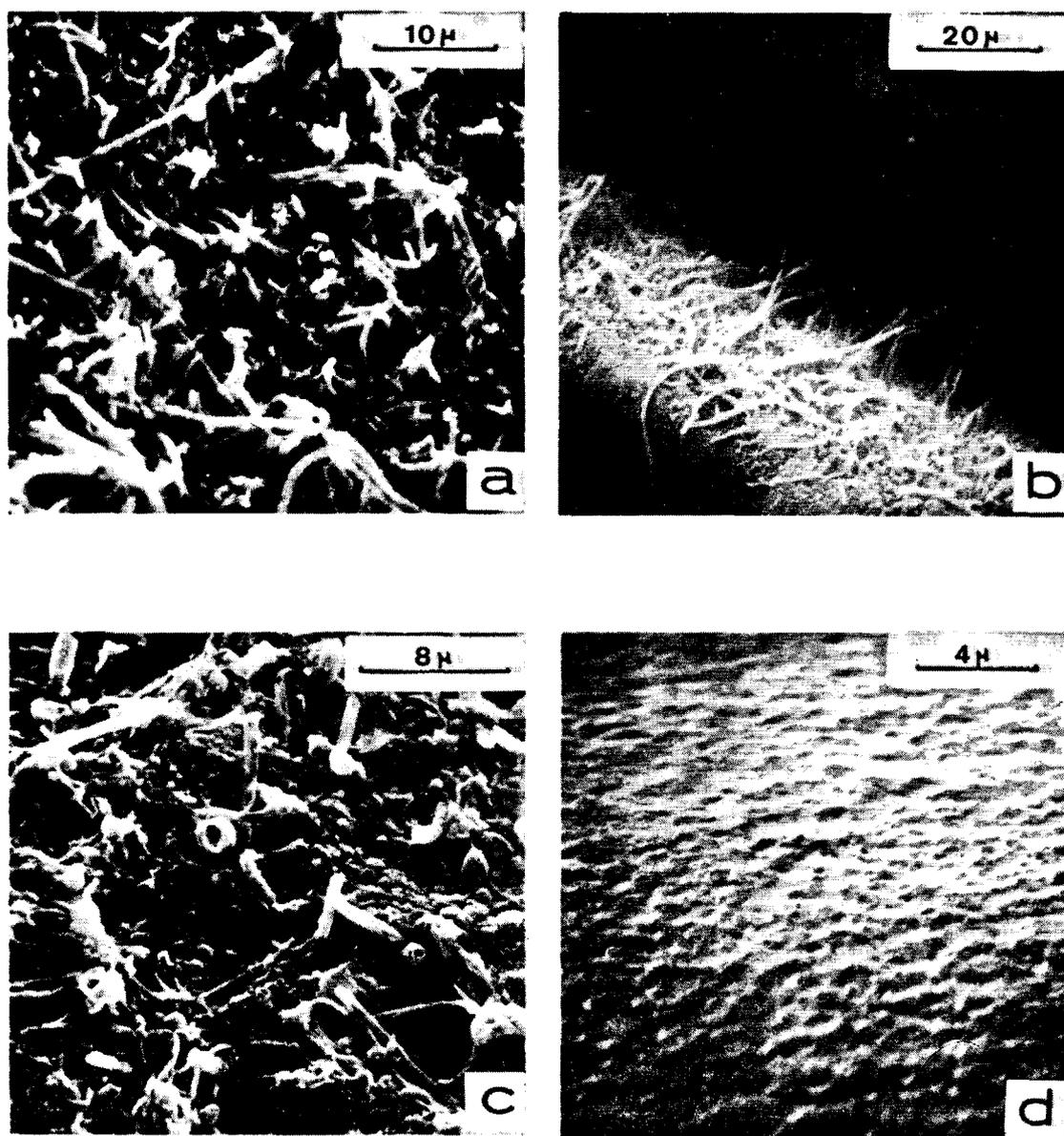


FIG. 3. — *Carcinus maenas*. Structure de la surface branchiale au niveau de la lamelle branchiale au cours du stade C4 (a); présence de Phycomycètes se développant sur la surface externe des lamelles branchiales entre deux mues (b); vue de la surface branchiale au niveau du raphé (c) et du canal marginal de la lamelle (d).

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

L'étude de la structure de la surface branchiale chez les Crustacés décapodes montre l'existence de deux types de variations. Tout d'abord, et en un même endroit, des variations dans le temps, en relation avec les différentes étapes du cycle d'intermue. C'est le

cas de *Carcinus maenas* pour lequel nous avons montré une variation de l'état de la surface branchiale au niveau des piliers lamellaires due au développement de Phycomycètes. Un autre type de variations existe en fonction de l'espèce de Crustacé considéré. En effet, la surface branchiale de *Homarus americanus* ne voit pas se développer, au cours du cycle d'intermue, les hyphes filamenteux observés chez *Carcinus maenas*.

Les hyphes observés, plus particulièrement sur les figures 3 (a) et 3 (b) apparaissent comme étant la forme asexuée et végétative du champignon. Ce sont les hyphes du champignon, semblant être reliés à la branchie du crabe indépendamment les uns des autres qui agissent comme un filtre vis-à-vis des particules, et plus particulièrement pour ce qui nous concerne, du fer sous forme ferrique (MARTIN et ODENSE, 1974), contenu dans l'eau de mer transitant dans la chambre branchiale. Il a été montré (MARTIN, 1975) que chez *Carcinus maenas* l'accumulation de fer au niveau de la branchie est plus intense lorsque le métal est présent dans l'eau, sous forme particulaire que lorsque celui-ci est à l'état soluble.

Au cours de la mue les hyphes, ainsi que les particules accumulées, sont rejetés avec l'exuvie branchiale, expliquant la brusque diminution des taux de fer de la branchie au cours de la mue (MARTIN, 1974). Au moment de leur reproduction ces champignons produisent des spores qui sont disséminées et qui iront réinfecter les branchies de crabes ayant récemment mué. Les spores en se développant donneront, au cours des stades d'intermue C3 et C4, des hyphes dont nous avons démontré l'action filtrante.

Les différences d'accumulation de fer au niveau de la branchie observées chez les crabes *Carcinus maenas* et *Cancer irroratus* d'une part et le homard *Homarus americanus* d'autre part, sont dues au fait que les branchies des homards analysées ne présentaient pas de parasitisme observé chez les crabes. Ces différences de parasitisme peuvent être dues au fait que les organismes analysés ne provenaient pas d'un même milieu, mais peut-être aussi au fait que le champignon observé chez *Carcinus maenas* ne se développe pas chez *Homarus americanus* adulte. En effet, il a été montré (FISHER *et al.*, 1975) que certaines espèces de Phycomycètes saprophytes, telle que *Haliphthoros milfordensis*, ne parasitaient que les juvéniles de l'espèce *Homarus americanus*.

Nous avons pu montrer (MARTIN, 1975) que les branchies de *Carcinus maenas* et *Cancer irroratus* étaient, contrairement à la branchie de *Homarus americanus*, l'objet d'un véritable colmatage par les particules en suspension contenues dans l'eau de mer transitant dans la chambre branchiale. Ce colmatage interfère très

certainement, sinon dans les processus biochimiques de la respiration, du moins dans les mouvements d'eau dans la cavité branchiale, et peut-être donc, dans l'apport de l'oxygène au niveau de la membrane respiratoire. La mue, au cours de laquelle le crabe rejette ses structures branchiales chitineuses semble de ce fait constituer un moyen efficace de prévention contre un colmatage continu de ses branchies, mais également de « détoxication » de ses structures respiratoires.

REMERCIEMENTS

Je remercie le Professeur A.R. CAVALIÈRE de l'Université de Gettysburg (U.S.A.), pour la détermination du Phycomycète observé, et pour ses suggestions dans la rédaction de ce travail.

RÉSUMÉ

La structure de la surface branchiale du Crustacé décapode *Carcinus maenas* montre des variations au cours du cycle d'intermue. Celles-ci, entraînant une complexité croissante, sont liées au développement d'un Phycomycète saprophyte sur la lamelle branchiale. Les hyphes de ce Phycomycète, qui se développent au cours des stades post-exuviaux, forment au stade C4 du cycle d'intermue un réseau très serré et confèrent à la surface branchiale un véritable rôle de filtre vis-à-vis des particules contenues dans l'eau de mer transitant dans la chambre branchiale.

Chez *Homarus americanus* une telle complexité de la structure de la surface branchiale n'est pas observée. Celle-ci présente, au stade C4 du cycle d'intermue, un aspect uniforme, et ne voit pas se développer les hyphes filamenteux observés chez *Carcinus maenas*.

Ces différentes observations apportent une explication à l'accumulation du fer sous forme particulière au niveau de la branchie chez *Carcinus maenas* au cours des stades d'intermue C3 et C4, et aux différences d'accumulation observées au niveau des branchies de *Carcinus maenas* et de *Homarus americanus* et décrites dans de précédents travaux.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Struktur der Kiemenoberfläche von *Carcinus maenas* (Crustacea, Decapoda) verändert sich im Verlauf des Zwischenhäutungs-Zyklus. Diese Veränderungen, die eine zunehmende Komplexität nach sich ziehen, stehen in Verbindung mit der Entwicklung eines saprophytischen Phycomyceten auf den Kiemenlamellen. Die sich im Laufe der post-exuvialen Stadien entwickelnden Pilzfäden bilden im Stadium C4 des Zwischenhäutungszyklus ein dichtes Netz und verleihen dadurch der Kiemenoberfläche die Rolle eines echten Filters für die im Meerwasser enthaltenen Partikel, die durch die Kiemenkammer geschwemmt werden.

Bei *Homarus americanus* ist eine solche Komplexität in der Struktur der Kiemenoberfläche nicht zu beobachten. Diese ist vielmehr gleichförmig im Stadium C4 des Zwischenhäutungszyklus; die bei *Carcinus maenas* beobachteten Pilzfäden entwickeln sich hier nicht.

Diese Beobachtungen erklären die Anhäufung von Eisen in partikulärer Form an den Kiemen von *Carcinus maenas* während der Zwischenhäutungs-Stadien C3 und C4, sowie die Unterschiede im Grad dieser Anhäufung an den Kiemen von *Carcinus maenas* und von *Homarus americanus*, die schon früher beschrieben worden sind.

BIBLIOGRAPHIE

- AGRAWAL, V.P. & K. AUTAR, 1969. Morpho-histology of the respiratory system of the freshwater crab, *Potamon martensi* (Woodmason). *J. zool. Soc. India*, 21 : 195-204.
- ALLEN, J., 1892. On the minute structure of the gills of *Palaemonetes varians*. *Quart. J. micros. Sci.*, 34 : 75.
- CRONIN, E.T. & T.W. JOHNSON, 1958. A halophilic *Enterobrius* in the mole crab *Emerita talpoida* Say. *J. Elisha Mitchel scient. Soc.*, 74 : 167-172.
- DHALGREN, U. & W. KEPNER, 1930. Water-breathing respiratory tissues gills. In : A textbook of principle of animal histology. The Mac Millan Co., New York.
- DRACH, P., 1930. Etude sur le système branchial des crustacés décapodes. *Archs Anat. Microscop.*, 26 : 83-133.
- DRACH, P., 1939. Mue et cycle d'intermue chez les crustacés décapodes. *Ann. Inst. océanogr., Paris*, 19 : 103-391.

- DRACH, P. & C. TCHERNIGOVITZEFF, 1967. Sur la méthode de détermination des stades d'intermue et son application générale aux crustacés. *Vie Milieu*, 18 : 595-609.
- FISHER, W.S., NILSON, E.H. & R.A. SHLESER, 1975. Effect of the fungus *Haliphthoros milfordensis* on the juvenile stage of the american lobster, *Homarus americanus*. *Jnl Invertebr. Path.*, 26 : 41-45.
- FLEMISTER, S.C., 1959. Histophysiology of the gill and kidney of the crab *Ocypode albicans*. *Biol. Bull.*, 116 : 37-48.
- JOHNSON, T.W., 1970. Fungi in marine crustaceans. In : Symposium on diseases of fish and shellfishes, S.F. Snieszko (ed.), American Society Special Publication, n° 5, pp. 405-408.
- LILLIE, R.D., 1954. Histopathologic technics and practical histochemistry. McGraw Hill, New York.
- MARTIN, J.L.M., 1973. Iron metabolism in *Cancer irroratus* (Crustacea Decapoda) during the intermolt cycle, with special reference to iron in the gills. *Comp. Bioch. Physiol.*, 46 (A) : 123-129.
- MARTIN, J.L.M., 1975. Recherches sur le métabolisme des métaux chez les crustacés décapodes; leurs rapports avec la mue et la reproduction. *Thèse de Doctorat es-Sciences, Marseille*.
- MARTIN, J.L.M. & P.H. ODENSE, 1974. Le fer dans la branchie des crustacés décapodes *Carcinus maenas* (L.) et *Homarus americanus* Milne Edw. : étude quantitative et histochimique. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 16 : 123-130.
- SMYTH, J.D., 1942. A note on the morphology and cytology of the branchiae of *Carcinus maenas*. *Proc. R. Ir. Acad.*, 48 : 105-118.
- WILSON, I.M., 1959. Marine fungi : a review of the present position. *Proc. Linn. Soc. Lond.*, 171 : 53-70.

Reçu le 27 septembre 1976.