ANNALES DE PARASITOLOGIE

HUMAINE ET COMPARÉE

TOME XX

1944-1945

Nos 5-6

MÉMOIRES ORIGINAUX

RECHERCHES BIOLOGIQUES DIVERSES

CONCERNANT LE CYCLE ÉVOLUTIF DU TRÉMATODE

OPISTHIOGLYPHE RANAE (PLAGIORCHIIDÆ)

Par Emile BRUMPT

L'étude historique du cycle évolutif d'*O. ranæ*, mettant en évidence quelques désaccords entre les auteurs et diverses lacunes dans leurs publications, nous croyons utile de donner ici un résumé des observations que nous avons faites à la Station expérimentale de Richelieu, en 1944 et 1945. Nous avons profité de l'abondant matériel de cercaires d'*O. ranæ* que nous avions à notre disposition pour confirmer et compléter les diverses études déjà faites sur l'évolution de ce trématode.

Historique. — Les premières recherches expérimentales sur le cycle de l'*O. ranæ* sont dues à Looss (1894) et surtout à Sinitzin (1905-1907), mais, avant eux, Moulinié (1856), Pagenstecher (1857), Schwartz (1885) ont cru avoir infecté directement des batraciens avec des métacercaires provenant d'une cercaire armée.

Schwartz en particulier fit absorber des *Limnæa stagnalis*, renfermant des métacercaires enkystées d'origine indéterminée, à des *Rana esculenta* à jeun depuis un certain temps ; au cours de plus de vingt expériences, il trouva toujours des *O. ranæ* dans la partie antérieure de l'intestin des grenouilles. Cet auteur dit même avoir

trouvé des trématodes adultes avec des œufs, déjà huit heures après l'ingestion de limnées, ce qui prouve que tous ses animaux présentaient des infections spontanées et que, par conséquent, ses expériences n'ont aucune valeur. D'autre part, comme l'a fait remarquer Sinitzin (1905), il est peu probable que les grenouilles mangent des limnées.

Les expériences des auteurs signalés ci-dessus ne peuvent être retenues. Il en est de même pour les recherches d'Engel (1865), qui observa chez la grenouille, quatorze jours après avoir fait ingérer des *Gammarus pulex* porteurs de métacercaires, un trématode adulte qu'il considéra comme *O. ranæ*. De son côté, von Linstow, (1887, 1892) crut avoir obtenu ce trématode chez une grenouille ayant ingéré des métacercaires observées chez des larves d'un phryganidé (*Limnophilus rhombicus*). Plus tard, il signala l'existence de la même métacercaire chez d'autres phryganidés : *L. griseus* et *Phryganea flavicornis*, ainsi que dans l'intestin de têtards. Or, ces expériences d'Engel et de Linstow n'ont aucune valeur, car les cercaires d'*Opisthioglyphe ranæ*, ainsi que Sinitzin l'a établi dès 1905, ne s'enkystent jamais chez les larves d'insectes. Nous avons confirmé les expériences de ce dernier auteur et démontré comme lui, en étudiant le xénotropisme, que ces cercaires ne s'enkystent pas davantage chez divers crustacés (*Gammarus*, *Asellus*, *Astacus*), ce qui montre l'inexactitude des observations d'Engel et de von Linstow qui, comme les auteurs anciens cités ci-dessus, avaient utilisé des batraciens ayant déjà une infection spontanée.

Ercolani (1882), parmi les nombreuses expériences qu'il a faites sur des animaux parasités spontanément, ce qui lui a fait publier de nombreuses erreurs, croit avoir démontré que la *Cercaria armata* de Siebold, enkystée dans la peau des têtards, se transforme en *D. endolobum* (= *O. ranæ*) chez les grenouilles adultes. D'après cet auteur, les mêmes métacercaires ingérées par la couleuvre à collier se transforment, non en *O. ranæ*, mais en *Distomum signatum* (= *Leptophallus nigrovenosus*). D'autres métacercaires de têtards, plus petites, mangées par les grenouilles, donneraient le *Distomum clavigerum* (= *Pleurogenes claviger*). Dans ce dernier cas, Ercolani a certainement commis une erreur, car les métacercaires de ce trématode ne se rencontrent que chez diverses larves d'insectes (Mathias et Vignaud, 1935) et, dans le premier cas, il est certain que cet auteur a fait ingérer des têtards ayant des infections mixtes à *O. ranæ* et *Leptophallus nigrovenosus*.

Looss (1894, p. 237) a trouvé chez *Limnæa stagnalis* une cercaire armée, s'enkystant chez les têtards et, fréquemment aussi, chez de

petits mollusques. Cette cercaire, à notre avis, est vraisemblablement celle d'*Opisthioglyphe ranæ*. Cependant, à la p. 90 de son mémoire, Looss dit qu'il a démontré en 1893 (1) que la forme larvaire de l'*O. ranæ* était la *Cercaria ornata* d'un planorbe et qu'il a obtenu le même trématode en partant de cercaires du type *armata* de *Limnæa stagnalis*. Il est vraisemblable que Looss a obtenu des *O. ranæ* en utilisant les métacercaires provenant des cercaires de ce dernier mollusque, mais certainement pas avec la *C. ornata*, dont tous les représentants dont le cycle est connu s'enkystent chez des insectes. A la page 239 de son important mémoire, Looss, dans le but de vérifier les affirmations de Schwartz, qui disait avoir obtenu des *O. ranæ* adultes avec des œufs en huit heures, a fait ingérer des métacercaires, dont il ne donne pas l'origine, à des grenouilles rousses d'une localité où elles n'étaient jamais parasitées par les trématodes, ainsi qu'à des crapauds et à des tritons. Il résulte de ses expériences qu'en mai et juin, quinze jours après l'infestation, il n'y avait pas d'œufs chez les *Opisthioglyphe* et que chez les grenouilles, infestées naturellement en automne et conservées à jeun en hiver, c'est en mars seulement que quelques vers commencèrent à montrer des œufs.

C'est Sinitzin (1905, 1907) qui a établi complètement le cycle de l'*O. ranæ* en étudiant les cercaires émises par *Limnæa stagnalis* et *L. palustris*, et nos observations confirment les siennes, sauf en ce qui concerne la morphologie de la cercaire, que l'auteur russe représente (A, fig. 1) avec des cils que nous n'avons jamais aperçus, et la morphologie des sporocystes (3, fig. 1), sensiblement différents de ceux que nous avons observés chez *Limnæa stagnalis* (fig. 3).

Carrère (1935), qui a fait après Looss d'intéressantes observations sur les localisations des métacercaires chez les têtards pendant la régression de leur appendice caudal, a trouvé les cercaires d'*O. ranæ* chez *L. palustris*. Cet auteur a observé, chez de jeunes *Bufo vulgaris* infestés au stade de têtards, des métacercaires dans le moignon de la queue, dans la peau, ainsi que dans les masses musculaires de la langue, de la cavité buccale, et en très grand nombre dans les tuniques de l'œsophage ; il émet alors l'hypothèse que les métacercaires de ce dernier organe peuvent tomber dans la cavité intestinale et y devenir adultes, ce qui, d'après lui, n'exclut d'ailleurs pas l'infestation des batraciens par ingestion de métacercaires, mais ce dernier processus serait pour lui moins important que le précédent.

Le dernier travail qui semble avoir été publié sur le cycle évolutif de l'*O. ranæ* est celui du Japonais Yoshitaka Komiya (1938). Cet

(1) Ber. d. k. Schs. Gesellsch. d. Wissensch., IX, 1893, p. 18.

auteur donne de la cercaire, qu'il a trouvée chez *Limnæa ovata* et *L. palustris* des environs de Hambourg, une description très détaillée (B, fig. 1), que nous acceptons. Cependant, moins heureux que lui, nous n'avons vu ni les cils minuscules qu'il décrit sur le corps de la cercaire (2, fig. 1), ni les flammes vibratiles de l'appareil excréteur que nous avons observées très facilement chez d'autres espèces de cercaires et de métacercaires. Yoshitaka Komiya n'a pas infecté de têtards et il ne cite pas dans son texte le travail fondamental de

FIG. 1. — A. *Cercaria gibba* Sinitzin (nec *C. gibba* Filippi) nommée *Cercaria tenuispina* par Lühe. 2, cils cuticulaires ; 3, sporocystes. D'après Sinitzin (1905). — B. Cercaire d'*Opisthioglyphe ranæ*. 2, cil cuticulaire ; 3, stylet et conduits glandulaires ; 4, métacercaire ; 5, stylet. D'après Yoshitaka Komiya (1938).

Sinitzin, mentionné seulement dans la bibliographie qui termine son travail ; en revanche, il a établi ce fait nouveau que les cercaires s'enkystent dans le mollusque parasité, ainsi que dans de jeunes *Limnæa ovata* d'élevage (1). C'est en partant des métacercaires de ce mollusque, âgées de 14 jours, qu'il dit avoir infecté deux *Rana esculenta* et une *Rana temporaria*. Chez une grenouille sacrifiée le 14^e jour, il a trouvé des *O. ranæ* adultes, dont il n'indique pas le nombre. Ces expériences d'infestation ne sont nullement démonstra-

(1) Yoshitaka Komiya ne signale pas la localisation des métacercaires chez ses limnées d'élevage. Nous verrons plus loin, d'après nos expériences, que les cercaires s'enkystent presque exclusivement et en grand nombre dans le pied du mollusque (fig. 10).

lives, car des recherches de Looss (1894) et des nôtres en 1944 et 1945, il résulte que l'évolution du ver adulte est beaucoup plus lente chez des animaux à jeun, mais en très bon état somatique ; aussi y a-t-il lieu de faire des réserves sur le succès de l'unique expérience de Komiya.

RECHERCHES PERSONNELLES

Comme nous l'avons signalé dans une autre note, nous avons établi en 1944, à la Station expérimentale de Richelieu, le cycle évolutif du trématode *Leptophallus nigrovenosus*, parasite de la couleuvre à collier. Notre étude concernant la morphologie des cercaires et des sporocystes de ce ver étant incomplète par suite du manque subit de matériel en octobre 1944, nous avons fait récolter de nombreuses *Limnæa stagnalis* et d'assez nombreuses *L. limosa* pendant l'été 1945, afin de combler les lacunes de notre travail. Malheureusement, par suite de la sécheresse qui avait fait disparaître l'eau de notre gîte où nous avions trouvé de nombreuses limnées présentant des cercaires de *Leptophallus*, nous n'avons pu retrouver ces dernières. En revanche, sur 235 grandes *Limnæa stagnalis* (1), d'un poids moyen de 4 à 6 grammes, récoltées en divers points du domaine de Richelieu, nous avons rencontré dans 10 cas une xiphidiocercaire que nos nombreuses expériences nous ont permis de déterminer comme étant la forme larvaire d'*Opisthioglyphe ranæ*.

En septembre 1944, nous avons déjà trouvé, dans un gîte du domaine où presque tous les têtards d'*Alytes obstetricans* présentaient une infection à métacercaires d'*O. ranæ* et de *Leptophallus*, trois exemplaires de jeunes *Limnæa limosa*, sur 49 examinées (1236 R), hébergeant la cercaire d'*O. ranæ*, ainsi que cela fut établi, non par une étude morphologique presque toujours insuffisante, mais par la métacercaire obtenue chez des têtards qui ont ensuite permis d'infecter de jeunes crapauds.

Méthode d'étude. — Afin de déceler les infestations, les mollusques ont été placés dans des tubes Borrel renfermant environ 60 cm³ d'eau de source. En peu de temps, après exposition au soleil ou à une température de 20 à 25° C., on pouvait observer l'émission des cercaires.

Les cercaires ont été étudiées à frais avec ou sans coloration au rouge neutre et mesurées après fixation par la chaleur. Leur

(1) Il est probable que la *L. stagnalis* est un hôte relativement peu favorable, car sur 72 grands exemplaires, récoltés dans un gîte où les grenouilles vertes et leurs têtards étaient abondants, aucun n'était parasité.

dénombrement a été effectué parfois par la méthode classique qui consiste à les tuer par la chaleur, à recueillir le sédiment qui les renferme, à l'émulsionner dans une quantité d'eau déterminée et à compter le nombre renfermé dans une goutte. Nous avons surtout utilisé un procédé qui semble nouveau et auquel nous donnerons le nom de Xénarithmèse.

Xénarithmèse (ξενος hôte ; αριθμησης numération). — Nous proposons cette méthode pour l'étude de diverses cercaires s'enkystant rapidement ou en totalité chez certains hôtes, tels que divers arthropodes et les têtards de batraciens anoures. Au cours de l'été 1945, nous avons surtout employé cette méthode en utilisant des têtards neufs d'*Alytes* que nous pouvions nous procurer en grand nombre. Comme ces têtards fixent sur eux toutes les cercaires d'*O. ranæ*, il suffit de mettre un têtard ou deux, si le nombre de cercaires est trop grand, dans un tube renfermant les cercaires émises pendant un temps déterminé. Quand il ne reste plus de cercaires libres dans le tube, le têtard est sacrifié et comme les cercaires qu'il a pu avaler se sont fixées dans la cavité buccale ou les branchies, il n'y a aucune perte de cercaires par digestion. Le têtard est alors examiné par fragments entre deux lames fixées par des pinces en acier, à un faible grossissement en utilisant une platine mobile. En général, pour des têtards pesant de 0 gr. 5 à 1 gr. 5, il est intéressant de compter séparément les métacercaires de la queue, de la tête, des viscères et du tronc. Cette méthode permet aussi de constater que les têtards déjà infectés quelques semaines plus tôt ne présentent aucune immunité (v. p. 219).

Au cours des expériences, il est bon de ne pas laisser les mollusques dans le même tube que les animaux fixant leurs cercaires, car si ces dernières tuent les têtards, les mollusques dévorent ceux-ci et le travail est à recommencer. C'est ainsi que si l'on met dans un tube à essai une *Bithynia tentaculata* émettant des cercaires avec des larves de chironomes, ces dernières, souvent tuées par une infestation intense, sont ensuite détruites par le mollusque. Les limnées, encore plus voraces, ne laissent aucune trace des têtards ou des mollusques tués par les cercaires.

Transplantation des trématodes jeunes. — Ercolani (1881) semble être le premier auteur qui ait tenté d'infecter des couleuvres avec des trématodes de batraciens et inversement. Comme il utilisait des animaux déjà parasités, il a publié des résultats assez surprenants, signalant en particulier que suivant l'hôte une espèce donnée pouvait se transformer en une autre espèce.

Beaver (1935) a transmis très facilement des échinostomes adultes (*Echinostomum revolutum*) de divers âges, d'oiseaux ou de mammifères, à des pigeons en les inoculant par la voie rectale.

Dans nos expériences, nous n'avons éprouvé aucune difficulté à transférer de nombreux parasites jeunes, âgés de deux à vingt et un jours, à des animaux indemnes. C'est ainsi que les vers trouvés dans l'intestin de batraciens divers, infectés par des têtards chargés de nombreuses métacercaires, ont pu s'adapter immédiatement à de nouveaux batraciens ayant ingéré de force les vers inoculés avec une pipette. Le meilleur procédé consiste à faire manger à un batracien neuf tout l'intestin d'un batracien infecté. L'intestin est rapidement digéré, mais les quelques centaines de trématodes qu'il renferme s'adaptent aussitôt à l'intestin grêle de leur nouvel hôte.

Cercaire. — Les cercaires d'*O. ranæ* des divers exemplaires de *L. stagnalis* ont des dimensions à peu près identiques, bien que certaines d'entre elles donnent quelques métacercaires plus petites que les autres.

Des cercaires de *Limnæa stagnalis* tuées par la chaleur, en tube ou entre lame et lamelle (fig. 2), présentent les dimensions suivantes :

Corps : longueur	450 μ
largeur	200 μ
Queue : longueur	350 μ
largeur	50 μ
Diamètre de :	
Ventouse buccale	90 μ
Ventouse ventrale	86 μ
Longueur du stylet	30 μ
Prépharynx	20 μ
Pharynx	30 μ
Œsophage	70 μ

La cercaire nage habituellement avec la face dorsale convexe tournée vers le bas, elle se pose sur la face dorsale au fond des tubes pendant les périodes de repos.

Pour l'ensemble de la description, nous renvoyons au travail de Yoshitaka Komiya qui décrit des cercaires de *Limnæa ovata* ou de *L. palustris* plus petites que les

FIG. 2. — Cercaire étudiée par nous.

nôtres (B, fig. 1). Nous rappelons simplement ici que nous n'avons pas réussi à voir les flammes vibratiles de l'appareil excréteur. La cuticule du corps de la cercaire est finement striée ; nous n'avons pas aperçu de cils ; le parenchyme est rempli de granulations réfringentes réparties dans tout le corps. La vésicule excrétrice en Y a des parois épaisses, mais ne présente pas de granules d'excrétion. Ces derniers n'apparaissent que 24 heures après l'enkystement et leur nombre augmente dans les métacercaires âgées qui sont ainsi faciles à reconnaître (fig. 4 et 6). La ventouse orale est un peu plus grande que la ventouse ventrale ; le centre de cette dernière est à $260\ \mu$ de l'extrémité antérieure et à $180\ \mu$ de l'extrémité postérieure du corps.

Les glandes du stylet sont composées de nombreuses cellules allongées, groupées sur les côtés et en avant de l'acetabulum.

Sporocystes. — Les cercaires prennent naissance, dans l'hépatopancréas et sur le tube digestif, en petit nombre, deux ou trois au maximum, dans des sporocystes blancs, rarement légèrement jaunâtres, agglomérés en masses et très difficiles à dissocier. Sur le tube digestif, il est parfois possible d'étudier quelques sporocystes isolés (fig. 3). Ces derniers, souvent moniliformes, ont une paroi mince et incolore quand ils sont distendus par les cercaires et les germes, ou au contraire épaisse, jaunâtre et à verrues bien visibles quand ils sont rétractés après l'évacuation de quelques cercaires. Le sporocyste est fixé dans les tissus du mollusque par une sorte de rostre couvert de tubercules. Nous n'avons pas vu d'orifice de ponte permanent, mais nous avons vu souvent des cercaires qui sortaient avec leur appendice caudal en avant, à une des extrémités du sporocyste.

Les sporocystes mesurent de 600 à $1.400\ \mu$ (fig. 3) ; nous n'avons jamais rencontré de métacercaires dans les sporocystes observés chez un mollusque sacrifié ou chez le mollusque mort. D'autre part, en conservant des sporocystes dans l'eau physiologique à 25° ou à une température plus basse, nous n'avons pas constaté, comme dans le cas des cercaires d'échinostomes, la formation de métacercaires *in vitro*.

Mollusques parasités. — Nous avons observé l'infection de *Limnæa stagnalis* et de *L. limosa*. Sinitzin et Yoshitaka Komiya l'ont observé chez *L. palustris*.

Parmi les dix *L. stagnalis* infectées, neuf pesaient de 4 à 6 gr. et une seule (348 R₃) pesait 1 gr. 7. Nous n'avons pas eu l'occasion d'observer des infections mixtes, mais nous avons trouvé parfois

des métacercaires étrangères, ressemblant à celles de notre *Cercaria polyxena*, ainsi que des tétracotyles et des métacercaires d'échinostomes.

La durée de l'infestation des mollusques n'a pu être évaluée sur une longue période ; cependant un exemplaire (n° 91 R₃), récolté à Richelieu le 17 août, émettait de nombreuses cercaires à Paris jus-

FIG. 3. — *Opisthioglyphe ranæ*. Sporocystes de *Limnæa stagnalis* (205 R₃).
c, cercaire mûre ; p, villosités des extrémités.

qu'au 21 novembre, date de sa mort. Cet exemplaire, qui a été utilisé pour de nombreuses expériences, était mis en tube Borrel sans nourriture pendant la journée, afin d'utiliser ses cercaires, et la nuit, il était placé dans une cuve d'une contenance de dix litres avec des plantes aquatiques et des feuilles de laitue.

Biologie des cercaires. — Nous avons observé la sortie des cercaires à partir de 4° centigrade jusqu'à une température voisine de 35° dans des tubes exposés au soleil. En mettant les mollusques parasités dans une obscurité complète durant la nuit, nous avons observé une émission plus faible en général que pendant le même nombre d'heures pendant la journée, dans des conditions de température sensiblement identiques.

C'est ainsi que la *L. stagnalis* 91 R₃ a émis de 20 heures à 8 heu-

res du matin (1) : 265 cercaires, et de 8 heures à 20 heures le jour suivant : 815 cercaires ; diverses autres fois : 995 et 780 de 8 heures à 20 heures et 463 de 20 heures à 8 heures. La *L. stagnalis* 205 R₃ a émis 670 cercaires de 8 heures à 20 heures et 767 de 20 heures à 8 heures ; 430 de 8 heures à 20 heures et 979 de 20 heu-

TABLEAU I
Infestation des têtards d'Alyte

NUMÉROS DES LIMNÉES	POIDS DES TÊTARDS	EMISSION DES CERCAIRES	NOMBRE ET LOCALISATION DES MÉTACERCAIRES						OBSERVATIONS (1)
			QUEUE	TÊTE	CORPS	PATTES	BIAN- CHIES	TOTAL	
91....		20 h. à 8 h.	65	87	91		22	265	S
91....		8 h. — 20 h.	270	235	220		70	815	M
91....	0 gr. 5	8 h. — 20 h.	350	320	325			995	M
91....	0 gr. 35	20 h. — 8 h.	125	145	183			453	S
91....	1 gr. 0	8 h. — 20 h.	380	250	160			790	M
91....	0 gr. 75	8 h. — 20 h.	190	50	125		32	462	S
91....	0 gr. 35		180	390	190			760	M
91....	0 gr. 35		70	40	30			140	M (2)
91....	1 gr. 2		320	135	215		20	690	M (3)
91....			70	70	125			265	S
91....			65	94	105			264	S
91....			180	390	190			760	M
91....			175	145	187			507	M
91....			168	130	225			523	M
91 + 148	petit		222	105	144		20	491	M
112....			160	250	25	27		462	S
166....	1 gr. 5		250	200	600			1050	M (4)
166....			150	200	200	81		631	M
166....				550				550	M (5)
203....	0 gr. 35	8 h. — 20 h.	250	240	180			670	M
205....	0 gr. 35	20 h. — 8 h.	317	150	300			767	M
205....	0 gr. 75	8 h. — 20 h.	190	150	90			430	M
205....	0 gr. 5	8 h. — 20 h.	103	70	90			263	S
205....		20 h. — 8 h.	515	261	203		++	979	M
348....		8 h. — 20 h.	158	150	243		27	538	S
348....		8 h. — 20 h.	309	150	205		43	707	S
348....		20 h. — 8 h.	55	46	37		5	143	S

1. — M = mort, tué par les cercaires. — S = sacrifié.

2. — Ce têtard d'alyte était avec deux têtards de triton palmé qui, de leur côté, ont fixé respectivement 94 et 125 cercaires.

3. — Mort en quatre jours.

4. — Mort après quelques jours de cohabitation avec la Limnée 166.

5. — Ce têtard devait être très infesté, mais ayant été tué par les cercaires, il a été en grande partie dévoré par la Limnée 166 R₂ qui se trouvait avec lui.

(1). De 20 heures à 8 heures, les mollusques étaient enfermés dans une armoire totalement obscure.

Surinfestation de têtards d'Alyte

NUMÉROS DES LIMNÉES	POIDS DES TÊTARDS	NOMBRE ET LOCALISATION DES MÉTACERCAIRES						MÉTACERCAIRES		OBSERVATIONS
		QUEUE	TÊTE	CORPS	PATTES	BRANCHIES	TOTAL	ANCIENNES	NOUVELLES	
91+348.	0 gr. 6 (428 R ₃)	161					520	151	369	M
91+348.	1 gr. 2 (428 R ₃)	1121	1043	985	80	240	3469	1156	2303	M

res à 8 heures. La *L. stagnalis* 348 R₃ a émis 707 cercaires de 8 heures à 20 heures et 143 de 20 heures à 8 heures, puis 225 de 8 heures à 20 heures.

L'émission diurne et nocturne des cercaires varie donc suivant les limnées parasitées étudiées.

Nous donnons ci-dessus, dans le tableau I, le nombre de cercaires ayant infecté des têtards et les ayant souvent tués.

L'émission des cercaires peut s'effectuer à une température assez basse. A la température de 4° C., la limnée 91 R₃ a émis en deux heures 50 cercaires, et la petite limnée 348 R₃, 10 seulement. A 6° C., l'exemplaire 91 a évacué 40 cercaires en une heure et demie, et dès qu'il fut placé au soleil, l'émission a atteint une moyenne d'environ 100 cercaires par heure. Nous avons également recherché si les cercaires qui sont actives et capables de pénétrer chez le têtard à 0° C., pouvaient quitter le mollusque à cette température. En mettant des fragments de glace dans de l'eau à 0°, nous n'avons pas constaté d'émissions pendant l'expérience qui a duré 4 heures.

Le plus grand nombre de cercaires a été émis par une grande *L. stagnalis* 91 R₃ pesant 6 grammes, qui, le 2 octobre, a évacué 265 cercaires de 20 heures à 8 heures, puis 815 de 8 heures à 20 heures du jour suivant, soit un total de 1.080. Comme cette limnée a rejeté 995 cercaires le 18 septembre pendant la journée, il est probable qu'elle a dépassé ce jour-là le chiffre précédent. Une petite *L. stagnalis* (348 R₃) pesant 1 gr. 7 a évacué 856 cercaires en 24 heures le 2 octobre.

Les cercaires venant d'être libérées nagent avec rapidité dans toute la hauteur du tube Borrel, mais se tiennent plus volontiers à la surface de l'eau. Elles ont un phototropisme positif, mais si la lumière est trop intense, celle du soleil par exemple, elles s'accu-

mulent vers les points d'ombre. Les cercaires fatiguées tombent au fond du tube où on peut en trouver d'actives soixante-deux heures après leur émission.

Pouvoir infectieux. — Les cercaires sont infectieuses dès leur sortie du mollusque et elles le sont encore 20 et 48 heures plus tard. Nous avons même pu infecter un têtard (300 R₃) qui a présenté 7 métacercaires après un séjour de quelques heures avec des cercaires âgées de 62 heures ; des cercaires âgées de 48 heures, au nombre d'environ 300, ont pu donner 140 métacercaires à un têtard, montrant ainsi que près de 50 pour 100 étaient encore infectieuses.

La pénétration des cercaires chez les têtards peut s'effectuer à 0° C. (1). Un têtard d'alyte de 0 gr. 35, placé avec d'assez nombreuses cercaires à cette température, fixe en 2 heures 18 cercaires. Un têtard témoin, du même poids, mis avec le reste des cercaires exposées au soleil, les fixe toutes et succombe en 4 heures à son infestation avec 222 métacercaires dans la queue, 105 dans la tête, 144 dans le corps et 20 dans les branchies, soit au total 491, ce qui établit nettement le rôle de la température sur les tropismes et l'activité des cercaires.

Choix de l'hôte. — Les cercaires d'*O. ranæ* ne sont attirées ni par les arthropodes (larves d'insectes, aselles, gammares), ni par les vers (sangues, planaires) ; en revanche, elles s'enkystent très volontiers chez les têtards de batraciens, ainsi que chez certains mollusques, en particulier chez les *Limnæa limosa* et *L. auricularia*, ce qui établit sur une base biologique les grandes affinités de ces deux limnées que beaucoup d'auteurs considèrent comme de simples variétés d'une espèce unique. Toutefois, même ces dernières limnées ne fixent que 40 ou 50 pour 100 des cercaires, alors que, dans les mêmes conditions, des têtards d'alyte les fixent toutes et attirent d'autre part les cercaires qui ont dédaigné les limnées : quand une *L. limosa* et un têtard d'alyte sont ensemble, c'est ce dernier qui attire presque toutes les cercaires.

Les *Limnæa stagnalis* de tout âge, parasitées ou non, sont très peu attractives. L'exemplaire 91 R₃ avait à sa mort, après avoir

(1) Cette expérience, qui semble avoir été tentée pour la première fois, présente un intérêt tout particulier au point de vue épidémiologique. En effet, il est probable que pendant toute la durée de leur infestation, les mollusques émettent des cercaires, et comme dans notre pays, même quand la glace recouvre les étangs, la température de l'eau reste aux environs de 4-5° C., les têtards d'alyte et de grenouille verte qui hibernent peuvent être parasités peu à peu et assurer la perpétuité des cycles évolutifs de divers trématodes.

éliminé des milliers de cercaires pendant plus de trois mois, 18 métacercaires âgées dans le pied et 4 dans le manteau. Cependant, l'exemplaire 166, ayant également une infection spontanée intense, présentait à l'autopsie 72 métacercaires dans le pied et le mufle et une dizaine dans le reste du corps. D'autres exemplaires également positifs ne montraient à l'autopsie que quelques rares métacercaires. Les exemplaires neufs mis en contact avec de nombreuses cercaires ne présentaient que quelques métacercaires, tan-

FIG. 4. — *Opisthioglyphe ranæ*. Métacercaires chez une jeune *Limnæa auricularia* laissée pendant 15 jours dans un bocal avec la *Limnæa stagnalis* 205 R₃. Au total, environ 1.000 métacercaires dont 900 dans le pied et 100 dans le reste du corps (manteau et viscères) où ils sont très difficiles à dénombrer. T, tentacule avec cinq métacercaires ; GN, ganglions nerveux.

dis que, dans les mêmes conditions, les *L. limosa* et les *L. auricularia* étaient fortement infestées. Le faible parasitisme des limnées émettant des cercaires ne peut donc pas être attribué à une immunité acquise.

Expérimentalement, nous avons trouvé une métacercaire d'*O. ranæ* chez un jeune *Gambusia* sur deux, ayant séjourné 48 heures dans un cristalliseur qui renfermait plus de 600 cercaires très actives. Nous avons échoué en utilisant des épinoches et de jeunes loches.

Expérimentalement, encore, dans le but d'analyser la nature des tropismes des cercaires, nous avons tenté d'infecter une souris (433 R₃) âgée de quelques heures. Cet animal, laissé en contact à

l'étuve à 30° avec près de 500 cercaires, a été infecté par trois d'entre elles (fig. 5). Ces métacercaires ayant évolué à un peu plus de 30° C. dans le corps de la souris pendant 20 h. étaient aussi développées, à en juger par leur vésicule excrétrice remplie des produits de leur activité et par leur taille (260 μ), que des métacercaires de têtards âgées de 10 jours. C'est la première fois, à notre connaissance tout au moins, qu'une xiphidiocercaire a été observée enkystée expérimentalement chez un vertébré à sang chaud.

Les têtards d'alyte et de triton palmé attirent davantage les cercaires quand ils sont vivants qu'après leur mort. En mettant dans

FIG. 5. — *Opisthioglyphe ranæ*. Métacercaires d'une souris âgée de quelques heures. Ces exemplaires ont été dessinés 10 à 15 heures après leur enkystement et leur séjour à 30-32° C.

un tube Borrel, renfermant plusieurs centaines de cercaires, un têtard tué par la chaleur et une queue de têtard (331 R₃) vivant sectionnée, nous avons compté 75 métacercaires dans la queue du premier, 10 dans la tête et une seule sur le corps, soit un total de 86 ; dans la queue sectionnée dont les téguments étaient normaux, il y en avait 23 seulement. Ces animaux ayant été enlevés, un têtard vivant introduit dans le tube Borrel fixait 507 métacercaires.

Dans une autre expérience (338 R₃), un têtard tué ne fixe que 8 cercaires et le vivant 264. Enfin, en mettant simultanément un têtard d'alyte mort et un vivant dans le même tube, le têtard tué présente 13 métacercaires et le vivant 523.

Dans l'expérience 352 R₃, deux grandes larves de triton palmé, l'une tuée par la chaleur, l'autre vivante, accompagnées d'une jeune larve tuée par la chaleur, fixent respectivement 40, 228 et 1 cercaires. D'autre part, les têtards d'alyte sont en général plus attractifs pour les cercaires que ceux du triton palmé.

Mode de pénétration. — Pour bien étudier ce processus, le mieux est de mettre soit une queue de têtard, ou mieux encore un jeune têtard tué par la chaleur, dans l'eau à 25-30° C., en contact avec des cercaires. Celles-ci sont moins attirées que par les animaux vivants ; néanmoins, celles qui s'attaquent à ces cadavres sont assez nombreuses pour permettre d'étudier leur mode de pénétration.

Dès qu'une cercaire consent à se fixer (1), elle arpente un peu le corps de l'animal à l'aide de ses ventouses, puis elle se fixe par sa ventouse antérieure dont le stylet fonctionne activement et perce la peau. Durant cette opération, le corps de la cercaire est perpendiculaire au corps de l'animal et la queue, qui ne joue aucun rôle, est immobile et le plus souvent enroulée sur elle-même, comme dans le cas des cercaires de *Leptophallus nigrovenosus* (fig. 7, p. 225). En quelques minutes, le stylet a troué la peau et la cercaire s'introduit dans les tissus, en abandonnant le plus souvent sa queue. Cependant, nous avons souvent observé la pénétration de la cercaire entière (2) dans les tissus où elle chemine et la queue n'est alors abandonnée qu'au moment de l'enkystement. L'orifice de pénétration se voit très bien sur les téguments de la queue des têtards tués, car il reste béant. Chez l'animal vivant, il semble que la tonicité des tissus facilite sa fermeture rapide. La cercaire ne voyage pas longtemps dans les tissus de son hôte, et elle s'enkyste rapidement en tournant sur elle-même ; une demi-heure ou une heure après son entrée, on la trouve entourée d'une paroi kystique délicate d'où elle peut être facilement libérée par écrasement entre lame et lamelle.

Nature des téguments des hôtes attaqués. — Nous avons établi, par diverses expériences, que les cercaires peuvent pénétrer, en petit nombre d'ailleurs, dans la peau de *Rana esculenta* et *R. agilis*, mais refusaient de s'enkyster dans la peau des larves de triton palmé devenues terrestres, ainsi que chez de jeunes alytes et de jeunes *Bufo vulgaris* métamorphosés depuis peu. Cette répulsion tient certainement à une transformation des téguments et aux

(1) Les cercaires d'*O. ranæ* sont beaucoup moins agressives que celles de la plupart des xiphidiocercaires et des échinocercaires qui s'attaquent souvent en grand nombre à leur victime. Au lieu de se fixer d'emblée par centaines en quelques minutes, comme les cercaires de *Leptocephallus nigrovenosus*, elles se fixent successivement par unité toutes les quelques minutes. Néanmoins, plusieurs centaines peuvent pénétrer en trois ou quatre heures.

(2) La pénétration de cercaires avec leur queue a été signalée par Harper (1927, p. 107) chez un chironome, par Wesenberg-Lund (1931, p. 77), par Neuhaus (1940) et par nous dans le cas de notre *Xiphidiocercaria polyxena* (1944-1945, p. 106).

glandes qui se développent après la métamorphose. Nous avons en effet pu infecter, faiblement d'ailleurs, des tritons palmés adultes ayant conservé leur habitat aquatique. Peu de cercaires pénètrent à travers leur peau, mais un nombre parfois assez grand se fixe dans la bouche et sur la langue de ces animaux (fig. 6). Un triton

FIG. 6. — *Opisthioglyphe ranæ*. Métacercaires âgées de quelques jours dans la langue d'un triton palmé (*Molge palmata*) adulte.

palmé mâle (265 R₃) présentait près de 100 métacercaires dans la bouche, aucune dans les divers segments du tube digestif, et seulement 5 sous la peau du ventre. Mais ici encore, à côté de l'attraction pour un hôte déterminé, il y a, pour une même cercaire issue

(1) Dans un travail récent qui vient de nous parvenir, Leigh et van Cleave (1945) ont cherché à connaître les raisons qui déterminent les cercaires de *Glyptelminis quieta* à s'enkyster dans l'épiderme de *Rana pipiens* et à refuser de s'enkyster chez les têtards de la même espèce quand ils sont encore dépourvus de pattes. Cependant, au moment où ces dernières apparaissent, et bien que l'appendice caudal soit encore développé, des cercaires s'enkystent sur les pattes et le corps, mais jamais sur la queue. En accélérant la métamorphose de jeunes têtards de *Rana catesbiana* par l'extrait de thyroïde qui produit des modifications cutanées se rapprochant de la structure observée chez les adultes, ces auteurs ont constaté que l'enkystement pouvait alors se produire chez les têtards, ce qui démontre nettement l'importance de la nature histologique de la peau sur les tropismes des cercaires.

du même mollusque, une attraction plus ou moins forte pour un exemplaire particulier d'un hôte favorable ; c'est ainsi que sur deux autres tritons adultes vivant avec le précédent, l'un n'avait que six métacercaires dans la bouche, l'autre n'en avait pas. L'observation des têtards de triton palmé nous conduit à la même conclusion ; certains exemplaires qui nous semblent identiques attirent plus ou moins les cercaires et, fait curieux, les très jeunes animaux semblent peu attractifs (exp. 346 R₃) [(1), p. 224].

FIG. 7. — *Opisthioglyphe ranæ*. Métacercaires d'âges divers chez des têtards d'alyte. 1 et 2, métacercaire de 3 heures ; 3 et 4, métacercaire de 48 heures ; 5 et 6, métacercaire de 10 jours.

Métacercaire. — Cette larve est incluse dans un kyste hyalin à paroi très mince, d'où un traumatisme léger, une pression entre lame et lamelle peut la faire sortir. La minceur de la paroi kystique est d'ailleurs générale dans le cas de toutes les métacercaires de xiphidiocercaires, à l'exception de quelques-unes, parasites des larves de certains arthropodes, et dont la paroi est assez épaisse.

Les xiphidiocercaires enkystées ne présentent jamais de parois épaisses et striées comme celles des échinostomes, des gymnocéphales, des amphistomes, des strigidés et la plupart des cercaires des autres trématodes, ce qui rend l'étude des métacercaires de ces derniers groupes très difficile, car elles ne peuvent être libérées que par

les sucs digestifs de certains hôtes favorables. Leur mise en liberté par l'utilisation de sucs intestinaux artificiels réussit bien rarement.

Les métacercaires d'*O. ranæ* sont sphériques, cependant quelques rares individus présentent un kyste légèrement ovoïde. La métacercare qui vient de s'enkyster a un diamètre de $170\ \mu$; après 12 heures, elle mesure 170 à $180\ \mu$; elle atteint 180 à $200\ \mu$ après 24 heures, et $220\ \mu$ après 48 heures. Le dixième jour, le kyste a

FIG. 8. — *Opisthioglyphæ ranæ*. Métacercaires spontanées, âgées peut-être de plusieurs mois, d'un têtard d'alyte.

atteint sa plus grande dimension qui varie de 250 à $280\ \mu$ (1). Cependant, même parmi les métacercaires âgées, quelques rares exemplaires sont plus petits que les autres.

Dès le second jour de son évolution, la vésicule excrétrice se remplit de fines granulations blanches qui forment une tache noire à la lumière transmise et permet de caractériser cette métacercare.

Cette différence de morphologie entre les métacercaires âgées et les nouvelles permet de montrer qu'une infestation intense et ancienne d'un têtard d'alyte ne lui donne aucune immunité vis-à-vis d'une surinfestation.

(1) C'est peut-être cette métacercare que Von Linstow (1884) a observée chez un têtard de grenouille rousse, car le kyste de ce ver mesurait $250\ \mu$. Cet auteur lui a donné le nom de *Distomum gyrini*.

TABLEAU II

N° DES EXPÉRIENCES	N° DES LIMÉES	NOMBRE ET LOCALISATION DES MÉTACERCAIRES					OBSERVATIONS
		QUEUE	TÊTE	CORPS	PATTES	BRANCHIES	
<i>Têtards de Triton palmé (Molge palmata)</i>							
113' R ³	112 R ³	25	250	25	2	0	M (1)
348' —	348 —						S (1)
348" —	348 —				4		S
	91 —	4 têtards tués avec nbx (2) métacercaires					M
167' —	166 —			nbx.			M
343' —	91 —						
a.....		50	67	23	11	2 (?)	S
b.....		32	43	26	3		S
c.....		2	100	8	2	10	S
d.....		75	43	10	4		S
346' —	91 —						
1.....		17	23 (+ corps)				S
2.....		38	58				S
3.....		40	51	43	3	1	S
4.....		10	8	7			S
5.....		7		7	4		S
349' { ensemble..	91 —	5	158	56	6		S
—		19	9	10			S
352' —	91 —		33	195 (+queue)			S
<i>Têtards de Xenopus laevis</i>							
415 —	91 et	130	170	430]			M
416 —	348						M (fixé Bouin)
<i>jeunes Axolotls (Amblystoma tigrinum)</i>							
430 —	91 et	558	80	170	77	155	N
	348 —						
						1.040	

(1) M, Mort tué par les cercaires; S, sacrifié.

(2) nbx, nombreuses métacercaires.

Nous n'avons jamais observé de métacercaires à l'intérieur des sporocystes.

Les métacercaires, même âgées de six heures, sont capables d'éclore dans le tube digestif de jeunes batraciens anoures, où on en trouve des centaines, mais, chez les *Alytes* tout au moins, les

FIG. 9. — *Opisthioglyphe ranv.* Localisation chez le têtard de *Xenopus laevis*. — A gauche, premier têtard, face dorsale au milieu et face ventrale à gauche ; — à droite, de profil, second têtard un peu moins évolué. Tous les points noirs sphériques représentent des métacercaires.

infestations avec des métacercaires aussi jeunes ne durent que quelques jours.

Dans le tableau I, nous avons donné la localisation des métacercaires dans le corps des têtards d'alyte ; dans le tableau II, nous donnons leur localisation chez d'autres têtards de batraciens.

Localisation des métacercaires. — Nous avons dit plus haut que les cercaires, après avoir pénétré en un point de la surface de

l'hôte choisi, ne circulaient pas bien loin dans les tissus et s'enkystaient rapidement. Cependant, chez un hôte déterminé, les localisations sont toujours à peu près les mêmes et le pourcentage entre les métacercaires comptées dans la queue, le corps et la tête est relativement constant (tableaux I et II). Mais cette localisation varie suivant les hôtes. C'est ainsi que les métacercaires qui se

FIG. 10. — *Opisthioglyphe ranæ*. Localisation buccale et céphalique chez le premier têtard de *Xenopus laevis* de la figure 9.

rencontrent rarement, et toujours en petit nombre, dans les branchies externes des têtards de triton palmé, se trouvent en abondance dans celles du têtard d'axolotl, et que les métacercaires qui sont rares dans la bouche de ce dernier, même dans une infection mortelle, sont très abondantes chez le têtard de triton palmé, chez celui du *Xenopus* (fig. 9 et 10) et chez les têtards d'alyte.

En ce qui concerne la localisation buccale, le fait que le têtard vivant qui absorbe de l'eau en présente beaucoup, alors que le mort n'en présente que quelques-unes, pourrait faire croire à une intro-

duction fortuite dans la bouche avec fixation ultérieure. Mais, étant donné que le têtard d'axolotl possède une grande cavité buccale et fixe peu de cercaires, il faut bien admettre qu'il s'agit, en l'occurrence, de degrés divers de chimiotropisme.

Un fait assez curieux à signaler, c'est que les métacercaires d'*O. ranæ* sont toujours peu nombreuses sur les pattes des têtards, alors que celles de *Leptophallus nigrovenosus* s'y rencontrent parfois par centaines ; ceci montre l'intérêt de ces observations biologiques pour la systématique. Chez les têtards d'axolotl, les cercaires se fixent surtout dans les parties membraneuses supérieure et inférieure de la queue, où nous avons pu en compter 540, alors que le reste de la queue, avec sa peau, n'en renfermait que 18.

Chez le têtard de *Xenopus* (fig. 9), c'est dans la partie membraneuse dorsale de la queue que les cercaires s'enkystent ; elles sont en particulier très nombreuses au point d'insertion de la membrane caudale sur le dos de l'animal.

Nous ne pouvons pas affirmer que les cercaires s'enkystent librement dans la cavité péritonéale, car les quelques rares métacercaires que nous y avons observées, après extraction des viscères, pouvaient provenir des téguments de l'abdomen. Cette localisation existe, car nous l'avons remarquée chez de jeunes alytes infectés naturellement, qui présentaient quelques métacercaires d'*O. ranæ*, associées à de nombreuses métacercaires de *Leptophallus nigrovenosus*, ces dernières pénétrant normalement et très rapidement dans la cavité péritonéale, où nous en avons compté parfois, dans certaines infections expérimentales, 200 et même 300, soit la moitié ou le tiers des cercaires ayant pénétré chez le têtard. Il est possible que l'agitation constante d'une partie de la queue gêne la fixation des cercaires, car ces dernières ne se rencontrent pas dans l'extrémité caudale des têtards de *Xenopus*. En effet, ceux-ci se tiennent en équilibre dans l'eau grâce à l'agitation continue de la pointe de cet organe qui agit comme une hélice et contrebalance l'action de la pesanteur.

Migration passive des métacercaires. — Nous avons vu que les têtards infestés expérimentalement présentent toujours de nombreuses métacercaires dans leur queue où elles ne déterminent aucune réaction scléreuse. Aussi, au moment de la métamorphose, rien ne les empêche d'être peu à peu entraînées dans le moignon caudal qui, lui-même, disparaît chez l'animal devenu terrestre. Néanmoins, comme les cercaires, souvent au nombre de plusieurs centaines, restent dans ce moignon, ce dernier demeure visible beaucoup plus longtemps que chez les animaux témoins.

Looss (1889), étudiant le comportement d'une cercaire indéterminée de *Limnæa stagnalis*, s'enkystant dans le corps des têtards soit sous la peau, soit plus profondément dans le tissu conjonctif, constate que les métacercaires restent vivantes après la métamorphose des têtards et passent, par conséquent, du têtard à la grenouille qui en dérive. Cet auteur admet que, par suite d'histolyse et de dégénérescences diverses pendant la métamorphose du têtard, le kyste réactionnel produit par le vertébré autour du kyste sécrété par la cercaire disparaît et que les métacercaires se déplacent dans les tissus de leur hôte.

Dans le cas des cercaires de *Leptophallus nigrovenosus* et d'*O. ranæ*, nous n'avons observé que tout à fait exceptionnellement une légère réaction de l'hôte.

Cette migration passive des métacercaires a été étudiée par Krull (1931) dans le cas de trématodes du poumon des grenouilles dont les métacercaires se trouvent dans l'ampoule rectale respiratoire des larves de libellules. Lors de la métamorphose de ces insectes, les métacercaires sont libérées et restent accolées aux vestiges de l'appareil respiratoire larvaire, à l'extrémité du corps de l'adulte qui présente un renflement quand leur nombre est considérable.

Carrère (1935) a étudié tout particulièrement l'accumulation des métacercaires d'*O. ranæ* et d'*Euryhormis squamula* dans le moignon de la queue.

Dans le cas d'*O. ranæ*, il admet, ce que nous n'avons pu confirmer, que les métacercaires de la peau du corps tombent par desquamation et que celles qui sont abondantes dans la bouche et l'œsophage tombent dans le tube digestif où elles peuvent devenir adultes. A notre avis, les métacercaires étant toujours situées dans le derme et sous l'épithélium des muqueuses ne peuvent pas tomber dans le milieu extérieur, ni dans l'intestin, au moment des mues. La conservation de l'espèce est assurée par toutes les métacercaires, quelle que soit leur localisation, à condition qu'elles soient ingérées par des batraciens assez volontiers cannibales dans la nature.

Evolution du ver adulte. — Comme nous l'avons dit dans le résumé historique concernant l'évolution d'*O. ranæ* chez son hôte définitif, les constatations de Looss et de Sinitzin ont infirmé les observations anciennes et établi que l'évolution semble être très lente. Looss admet que ces vers ne peuvent former leurs premiers œufs qu'après avoir atteint une longueur de 1 mm. 5. En faisant ingérer des métacercaires à des animaux indemnes, il ne trouve que des vers jeunes, quinze jours plus tard, même en mai et juin.

Cet auteur observe, d'autre part, que des grenouilles, capturées avant la fin de l'automne et conservées sans nourriture, renfermaient en mars seulement des vers qui semblaient sur le point de produire des œufs. Sinitzin a confirmé les faits cités par Looss et ce sont ces formes jeunes, trouvées chez des grenouilles gardées six ou huit mois à jeun, qui ont faussé diverses expériences faites en faisant ingérer des métacercaires n'appartenant pas au cycle évolutif de ces vers.

FIG. 11. — *Opisthioglyphe ranæ*. Quelques exemplaires d'un *Bufo vulgaris* (N° 276 R₂).

Nos expériences confirment les opinions de Looss et de Sinitzin sur ce qui concerne la lenteur de l'évolution.

Le 30 octobre 1944, deux jeunes *Bufo vulgaris*, pesant 1 gr. 50 et appartenant à un lot dans lequel aucun animal infecté n'avait été rencontré, ingèrent un fragment de têtard présentant une infection mixte à *O. ranæ* et à *Leptophallus nigrovenosus* ; le 25 novembre, ils ingèrent de nouveau des fragments de têtards d'alyte infectés. Ces deux animaux sont conservés à jeun à Paris, à la température du laboratoire, jusqu'au 13 février, date à laquelle ils sont sacrifiés.

Le premier crapaud (1276 R₂) présente dans l'intestin grêle, 106 jours après le premier repas infectant et 80 jours après le second, 50 *Opisthioglyphe ranæ*, dont 10 avec des œufs provenant vraisemblablement de la première infestation et 40 vers immatu-

res (fig. 13). Tous ces vers étaient beaucoup plus petits que ceux observés chez des grenouilles vertes.

Le second crapaud (1277 R₂) présente 70 vers dont quelques petits adultes chez lesquels les plus grands mesurent 0 mm. 9 et les plus petits 0 mm. 650, alors que, chez les grenouilles vertes infectées spontanément, ces vers peuvent mesurer parfois plus de

Fig. 12. — *Opisthioglyphe ranæ*. 1, ver âgé de 6 jours ayant évolué chez un jeune alyte ; — 2, ver âgé de 2 jours de l'intestin grêle d'une jeune *Rana agilis* ; — 3, ver âgé de 41 jours provenant de métacercaires âgées de 5 jours, ingérées par un têtard d'alyte.

1 mm. 2. Il est vrai que le développement des vers adultes de ces jeunes crapauds aurait peut-être pu se poursuivre si l'expérience avait duré plus longtemps.

Deux grenouilles vertes ingérèrent chacune, le 25 novembre 1944, un têtard d'alyte présentant une infection mixte. La première (1245/XXXI), sacrifiée 69 jours plus tard, a, dans l'intestin grêle, 30 jeunes parasites immatures, et la seconde (1246/XXXI), sacrifiée le 81^e jour, présente dans l'intestin grêle un grand exemplaire adulte d'*O. ranæ* d'une infection spontanée et 100 formes jeunes identiques à celles des deux crapauds étudiés ci-dessus.

Un gros têtard d'axolotl (4341 R₃), ayant ingéré un têtard d'alyte

présentant plus de 500 métacercaires âgées de deux mois, ne présentait pas de vers dans l'intestin cinq jours plus tard. Une infection très intense par des *Balantidium* est-elle la cause de cet insuccès ?

En 1945, nous avons fait de nouvelles expériences qui confirment les précédentes. Un *Bufo vulgaris*, pesant 8 grammes, ingère le 31 août trois têtards d'alyte très riches en métacercaires, ayant au maximum 10 jours. Cet animal, laissé ensuite à jeun, est sacrifié le 29 octobre, soit 59 jours après le début de l'expérience. L'autopsie permet de récolter plus de 400 vers dans l'intestin grêle. Tous ces jeunes *O. ranæ* sont à peu près de la même taille ; ils mesurent environ 0 mm. 5 et aucun n'a encore atteint la maturité sexuelle.

Afin d'étudier le rôle de l'alimentation et de la température des animaux infectés expérimentalement sur le développement des vers, nous avons fait ingérer à un lot de crapauds (*Bufo vulgaris*), à une grande *Rana agilis* et à cinq *Rana esculenta*, des têtards présentant de nombreuses métacercaires âgées et nous avons réparti ces animaux en deux lots. Les animaux du premier lot ont été conservés à la température du laboratoire et ont été nourris deux fois par semaine avec de la viande de bœuf ; les autres ont été laissées à jeun à la température extérieure.

Les résultats obtenus seront publiés ultérieurement.

Pouvoir infectieux des métacercaires. — Les métacercaires sont certainement infectieuses pour leur hôte définitif quand elles ont atteint leur plus grande taille, 250 et 280 μ , soit vers le dixième jour ; mais, dès les premières heures de leur formation, elles sortent de leurs kystes dans l'estomac des batraciens et présentent une grande activité dans l'intestin grêle de leurs hôtes. Malheureusement, la plupart de nos expériences ont été faites en utilisant de jeunes *Alytes obstetricans* pesant deux grammes environ et il ne nous semble pas que cet hôte puisse permettre l'évolution complète des *O. ranæ* jusqu'à leur maturité, d'autant plus qu'il n'a pas encore été trouvé infecté par ce ver dans la nature. Ce qui nous permet d'admettre que les alytes sont des hôtes peu favorables peut être mis en évidence par l'expérience suivante. Le pied d'une *Limnæa ovata* renfermant 900 métacercaires âgées de 1 à 24 jours est donné à un *Alyte* et le reste du corps de ce mollusque, n'ayant que 110 métacercaires, à une jeune *Rana agilis* ; or, le 14^e jour, l'alyte n'avait plus que deux jeunes vers dans l'intestin grêle, alors que la grenouille en hébergeait 93, soit presque autant que de métacercaires ingérées.

Chez les jeunes alytes ayant ingéré des métacercaires âgées au maximum de cinq et de six heures, l'autopsie, faite dans les quatre jours suivants, montre toujours de nombreux jeunes vers très actifs et semblant déjà bien adaptés à la vie intestinale. Par contre, les animaux sacrifiés huit ou neuf jours plus tard ne montrent plus aucun ver. L'ingestion de métacercaires de 24 et de 48 heures, de 5 jours et au delà donne les mêmes résultats.

De jeunes grenouilles agiles ou vertes et de jeunes crapauds pré-

FIG. 13. — Bothriocéphalidé (*Cephalochlamys ramaquensis*), parasite de *Xenopus laevis*. L'œuf embryonné, entouré de son enveloppe ciliée, est tout formé et très mobile dans les anneaux expulsés. Au contact de l'eau, de nombreux embryons ciliés circulent rapidement à travers les champs du microscope. La recherche du cycle évolutif a été négative ; à droite, coque ouverte par l'embryon.

sentent des infections de longue durée, alors que les alytes semblent n'avoir que des infections fugaces.

De gros têtards d'alyte ont pu être infectés en ingérant des métacercaires de leurs congénères, et nous avons trouvé de jeunes *Opisthioglyphe* en voie de développement, trois, six et quatorze jours après le début de l'expérience. Nous comptons recommencer des recherches en utilisant des têtards de *Rana esculenta* et en les élevant jusqu'à la métamorphose et même au delà pour voir si cette infection des têtards peut se prolonger chez l'animal parfait.

Les métacercaires conservent leur vitalité pendant au moins 48 heures dans le corps d'un mollusque ou d'un têtard en putréfaction, ainsi que l'établissent les expériences suivantes :

Un alyte (332 R₃) ingère environ 530 métacercaires et présente, 48 heures plus tard, 100 jeunes vers dans l'intestin grêle. Une jeune

Rana esculenta et un jeune *Bufo vulgaris* ingèrent des fragments d'un têtard mort depuis 48 heures ; ils montrent tous deux d'assez nombreux vers quelques jours plus tard.

Nous avons fait déglutir de nombreuses métacercaires à quatre *Xenopus laevis* à demi adultes et à quatre gros têtards d'axolotl. L'examen de déjections des *Xenopus*, effectué deux mois après leur infestation, a été négatif. Un têtard d'axolotl, sacrifié le cinquième jour, ne présentait aucun ver dans l'intestin.

Dès que la métacercaire a quitté son kyste, elle évacue rapidement le contenu de sa vésicule excrétrice dont la surface se montre couverte de granules réfringents, abondants également dans le corps du ver.

Interactions parasitaires. — La présence de nombreux *Balantidium*, *Nyctotherus* et *Opalina* dans l'intestin des batraciens ne semble nullement gêner les jeunes *Opisthoglyphe* qui se déplacent avec agilité au milieu d'eux. Par contre, nous avons observé un fait intéressant en infestant avec des têtards d'alyte, très riches en métacercaires, quatre *Xenopus laevis* : ceux-ci, pendant les deux jours qui suivirent leur repas, ont évacué un certain nombre de bothriocéphalidés que notre collègue Dollfus a bien voulu déterminer et qu'il rapporte à l'espèce *Cephalochlamys namaquensis* (Cohn, 1906) (= *Dibothriocephalus xenopi* Ortlepp, 1926) ; les œufs utérins de ce parasite, non operculés, renferment déjà un coracidium cilié qui éclôt spontanément au contact de l'eau douce (fig. 13).

En dehors de l'intérêt de cette expérience où les jeunes *Opisthoglyphe* ont joué le rôle de vermifuge, nous devons signaler que nos *Xenopus laevis* proviennent d'un élevage que M. Parisy a entrepris aux environs de Paris, en 1923, il y a donc 22 ans. Or, depuis cette époque, le *Cephalochlamys*, qui, comme tous les bothriocéphalidés, doit avoir deux hôtes intermédiaires, a pu trouver ces deux hôtes en France (1).

Rôle pathogène. — Depuis les expériences de Looss (1894), plusieurs auteurs ont signalé le rôle pathogène expérimental des cercaires pour divers têtards de batraciens anoures ou urodèles, ainsi que pour plusieurs espèces de poissons qui succombent quand

(1) A Richelieu, nous avons mis de nombreux œufs mûrs de ce ver et des déjections de *Xenopus* avec un abondant plancton de copépodes, d'ostracodes et de divers insectes dans une grande cuve de verre ; malgré nos dissections négatives, nous avons mis dans cette cuve, vingt-trois jours plus tard, deux têtards de triton palmé, cinq têtards d'alyte et deux petites épinoches. Tous ces animaux disséqués de quinze à dix-huit jours plus tard ne renfermaient pas de larves plérocercoides.

un certain nombre de ces larves pénètrent dans leur corps. Pour notre part, nous avons observé en 1919, à Biskra, l'enkystement de la *Cercaria vivax* dans le corps de têtards de *Rana esculenta*, déterminant la mort des sujets trop infestés (Brumpt, 1922).

En ce qui concerne la cercaire d'*Opisthoglyphe ranæ*, son action mortelle sur les têtards a été bien établie par Sinitzin (1905-1907). Nous avons fait succomber par des infestations intenses les têtards des animaux suivants : *Alytes obstetricans*, *Xenopus laevis*, *Triton palmatus*, Axolotl (*Amblystoma tigrinum*). Ces animaux réagissent d'ailleurs très différemment. Les têtards d'alyte semblent les plus résistants (tableau I). Des animaux pesant 35, 50 et 75 centigrammes peuvent résister à des infestations uniques respectives de 453, 263, 462 et même 1.156 métacercaires enkystées en divers points du corps. Cependant un têtard d'alyte pesant 60 centigrammes, hébergeant depuis environ six semaines 151 métacercaires et réinfecté par 369 autres, est tué en moins de 24 heures. Dans les infestations intenses, des têtards d'alyte sont tués parfois en moins de 3 heures.

Des têtards de triton palmé pesant en moyenne 12 centigrammes résistent souvent à de nombreuses métacercaires. C'est ainsi qu'un exemplaire (343 Rn) sacrifié après une surinfestation faite 13 jours après la première expérience, présentait 292 métacercaires dont 19 jeunes de quelques heures provenant de l'essai de réinfestation. Cependant, certains têtards de même taille de cette espèce peuvent succomber avec un nombre moindre.

Par contre, les têtards de *Xenopus laevis*, qui attirent fortement les cercaires, sont tués rapidement. Deux exemplaires d'un poids de 30 centigrammes ont succombé l'un à une infestation unique et massive en quelques heures, l'autre, en trois jours, à des infestations fractionnées. Ce dernier présentait 730 métacercaires dans son corps.

Chez les divers têtards signalés ci-dessus, nous n'avons observé de sang extravasé ni sur le trajet des cercaires ni autour des métacercaires. Il n'en fut pas de même dans le cas de deux têtards d'axolotl pesant 550 centigrammes et mesurant 7 centimètres ; l'un d'eux fut tué par un total de 1.040 cercaires enkystées pendant deux jours consécutifs. Chez cet animal, les migrations de cercaires produisirent des hémorragies diffuses dans les points très infectés de la membrane natatoire caudale, comme nous en avons déjà signalé chez les têtards d'anoures et d'urodèles attaqués par les cercaires du *Leptophallus nigrovenosus*. Beaucoup de cercaires isolées, enkystées sur la gorge et en certains points du

corps, étaient entourées d'un dépôt sanguin sphérique. L'examen de vingt de ces dernières cercaires ne nous a pas permis de trouver d'hématies à l'intérieur du kyste, comme Looss (1894, p. 237) en aurait vu dans le cas d'une cercaire dont il ne donne pas le nom ni l'origine. La constatation d'hématies à l'intérieur du kyste serait d'une grande importance, car si la paroi du kyste provient d'une mue de la cercaire, comme l'admettent certains auteurs, Neuhaus (1940) par exemple, la présence d'hématies serait impossible. La formation de ces extravasations sphériques centrées par une métacercaire chez le têtard d'axolotl est un fait très spécial, dû probablement à la configuration des vaisseaux sanguins chez cet animal, car nous n'avons vu que des extravasations irrégulières ou en nappe chez les têtards atteints par les cercaires de *Leptophallus nigrovenosus* qui déterminent régulièrement ces lésions.

Pathogénie des accidents mortels. — Les métacercaires en petit nombre sont bien tolérées par la plupart de leurs hôtes, mollusques et vertébrés, et il est exceptionnel de trouver autour des métacercaires un début de réaction inflammatoire. Or, dans les infestations plus intenses qui, chez le têtard d'alyte, peuvent être évaluées à environ 500 à 600 métacercaires par gramme d'animal, la mort se produit, même quand l'hôte aurait dû être en partie immunisé par une assez forte infestation antérieure.

La localisation des métacercaires chez le têtard ne semble devoir gêner en rien le fonctionnement des organes essentiels, puisqu'elles se trouvent dans la queue ou dans son moignon et dans la cavité buccale.

Nous ne croyons pas que la sécrétion des glandes dites de pénétration de la cercaire, par les propriétés lytiques qui lui sont accordées par quelques auteurs (Looss, 1894 ; Davis, 1936), facilite la pénétration purement mécanique du parasite, car le cheminement avec les deux ventouses est suffisant pour permettre à la cercaire de s'enkyster à l'endroit qui lui semble favorable. Cependant, le produit des glandes de pénétration est certainement évacué chez le têtard, soit pendant les courtes migrations de la cercaire, soit pendant son enkystement, car les glandes sont très réduites chez la métacercaire et il est possible que leur sécrétion soit toxique, comme Looss (1894, p. 237) l'admet dans le cas d'une cercaire dont il ne donne pas l'origine et que nous ne pouvons identifier.

En dehors de l'action toxique probable, nous devons éliminer, dans le cas des cercaires d'*O. ranæ*, leur action spoliatrice, car elles n'empruntent rien à leur hôte au moment de l'infestation, et c'est seulement quelques jours plus tard qu'en augmentant de volume

à ses dépens, elles prélèvent certains aliments par osmose. En ce qui concerne leurs actions traumatique, mécanique et inflammatoire, il semble qu'elles soient nulles, étant donné les localisations des métacercaires dans les tissus.

Immunité. — L'immunité antitoxique présentée par des têtards ayant subi une première infestation mortelle par une cercaire indéterminée a été signalée par Looss (1894). Dans le cas de la cercaire d'*O. ranæ*, nous n'avons observé aucune immunité vis-à-vis d'une nouvelle infestation par des cercaires chez deux têtards d'alyte, pesant un gramme chacun et ayant subi une assez forte infestation trois semaines ou un mois plus tôt. Le premier têtard (428 R₃) est mort avec un total de 520 métacercaires dont 369 nouvelles et le second têtard, déjà infecté par 1.156 métacercaires âgées, a succombé après une nouvelle attaque par 2.203 cercaires. Cependant, un têtard de triton palmé (343 R₃), présentant depuis plusieurs semaines 292 métacercaires (1) dans son corps et mis en contact avec plusieurs centaines de cercaires actives, n'en a fixé que 19. Il semble donc y avoir eu, dans ce dernier cas, une protection efficace déterminée par une première infestation, mais cette unique expérience, dont les résultats peuvent être dus au hasard, doit être renouvelée.

En ce qui concerne l'immunité qu'un mollusque émetteur de cercaires peut présenter, il nous est difficile de donner notre avis, car, dans nos expériences, nous n'avons eu l'occasion d'étudier que des *Limnæa stagnalis* parasitées ; or, cette espèce non infectée attire très peu les cercaires d'*O. ranæ*. De semblables études auraient été couronnées de succès en utilisant des *L. limosa* ou des *L. auricularia* et en comparant les infestations des animaux parasités et celles des animaux neufs. Nous avons la conviction que l'immunité des mollusques vis-à-vis des cercaires qu'ils émettent est un fait général dans le cas des larves d'échinostomes tout au moins.

Identification de la cercaire d'*O. ranæ*. — Nos études ne nous permettent pas de classer cette cercaire parmi les groupes de xiphidiocercaires admis par les auteurs. Cependant, nous pouvons la placer provisoirement parmi les *Polyadena* de Cort, dont la diagnose a été légèrement modifiée par Dubois (1929).

Parmi les espèces européennes décrites, qui lui ressemblent par leur morphologie, certains caractères biologiques permettent de les

(1) Cette évaluation n'a pu être faite, bien entendu, qu'à l'autopsie de l'animal sacrifié.

distinguer. C'est ainsi que la *Cercaria helvetica* XXX de Dubois s'enkyste chez les têtards, mais également chez des arthropodes (*Asellus*, *Corethra*), et que la *Xiphidiocercaria tricuspidata* de Riech (1927) de *Limnæa palustris* fait succomber les têtards, mais ne s'enkyste pas chez les mollusques ; les métacercaires étudiées par cet auteur ne mesurent que 120 à 150 μ

Enfin, parmi les nombreuses cercaires armées décrites et figurées par Wesenberg-Lund, aucune ne semble se rapporter à *O. ranæ*.

L'étude du xénotropisme des cercaires présente une importance très considérable pour l'identification de formes morphologiquement très voisines et très difficiles à distinguer.

RÉSUMÉ

Nous avons rencontré la xiphidiocercaire du trématode *Opisthioglyphe ranæ*, en 1944, chez 3 *Limnæa limosa* sur 40 et, en 1945, chez 10 *Limnæa stagnalis* adultes sur 235 examinées.

Nous donnons les dimensions des cercaires tuées par la chaleur ; la longueur du corps est de 450 μ et celle de la queue de 350 μ . Les sporocystes sont blancs ou parfois légèrement teintés en jaune très clair ; ils renferment une à trois cercaires et un assez grand nombre de germes.

L'émission des cercaires a lieu à partir de 4° C. ; elle se fait aussi bien le jour que la nuit ; un tableau montre quelques évacuations de cercaires de 8 heures à 20 heures et de 20 heures à 8 heures du jour suivant. Cette dernière expérience était faite dans une armoire tout à fait obscure.

Quelques cercaires sont capables de s'enkyster chez les têtards, même à zéro degré C.

Quelques cercaires conservent assez de vitalité 62 heures après leur émission pour s'enkyster chez le têtard d'alyte.

Les cercaires d'*Opisthioglyphe ranæ* s'enkystent facilement chez les têtards tués par la chaleur ou dans des queues prélevées sur des têtards vivants ; la pénétration des cercaires et leur enkystement sont ainsi faciles à observer.

Les cercaires pénètrent en plus grande quantité chez les têtards vivants que chez ceux qui ont été tués par la chaleur.

Nous proposons, sous le nom de *Xénarithmèse*, une méthode de numération des cercaires éliminées par un mollusque. Ce procédé consiste à compter les métacercaires enkystées chez des animaux qui les attirent et les fixent dans 100 pour 100 des cas, comme cela s'observe chez les têtards d'alyte et les cercaires d'*O. ranæ*.

En ce qui concerne le choix de l'hôte, en dehors de l'enkystement chez les têtards d'alyte (1), de triton palmé et chez divers mollusques, nous avons obtenu des métacercaires nombreuses chez des têtards de *Xenopus laevis*, chez deux têtards d'axolotl, et, à notre grande surprise, nous avons constaté l'enkystement de trois cercaires sous la peau d'une souris âgée de quelques heures, ce qui n'avait encore jamais été signalé.

Les métacercaires ne semblent pas se former chez les poissons tels que l'épinoche et la loche, mais nous en avons observé expérimentalement une chez un jeune *Gambusia*.

Les modifications des téguments au moment de la métamorphose de certains batraciens semblent exercer une action répulsive sur les cercaires. Les têtards de triton palmé devenus terrestres, ainsi que les *Alytes* et les *Bufo* devenus terrestres n'attirent plus les cercaires.

Les métacercaires d'*O. ranæ* mesurent $170\ \mu$ au moment de leur formation, elles grossissent lentement, leur vésicule excrétrice se remplit peu à peu de granulations et la forme complètement développée mesure, le dixième jour, 250 à $280\ \mu$.

Les métacercaires, même âgées de six heures seulement, éclosent dans l'intestin de leur hôte définitif, mais nous ne savons pas si elles peuvent y devenir adultes.

Nous donnons dans deux tableaux les localisations des métacercaires chez leurs hôtes expérimentaux.

Au moment de la métamorphose des têtards d'alyte, les métacercaires émigrent passivement et s'accumulent dans le moignon caudal.

L'évolution du ver adulte chez les batraciens est très lente. Chez deux jeunes *Bufo vulgaris*, des vers adultes n'ont été obtenus qu'entre le 80° et le 106° jour. Chez deux *Rana esculenta*, aucun ver adulte n'a été obtenu après 69 et 81 jours. Nos expériences confirment donc celles de Looss et de Sinitzin en ce qui concerne la lente évolution du ver.

Nous avons réussi à transplanter des trématodes âgés de 2 à 21 jours, récoltés dans l'intestin d'un batracien infecté expérimentalement, en les inoculant dans la cavité buccale.

A la suite de l'ingestion de têtards d'alyte renfermant de nombreuses métacercaires, quatre *Xenopus laevis* ont évacué plusieurs exemplaires d'un intéressant bothriocéphalidé (*Cephalochlamys namaquensis*), qui s'est acclimaté en France dans un élevage où il

(1) En 1939, on connaissait 28 espèces de cercaires à évolution connue s'enkystant chez les têtards de divers batraciens de l'Ancien et du Nouveau Monde.

a dû rencontrer les deux hôtes intermédiaires qui sont vraisemblablement nécessaires à son évolution. Cette interaction parasitaire dans l'intestin des *Xenopus* mérite d'être signalée.

BIBLIOGRAPHIE

- BEAVER (P.). — A method for transplanting adult trematodes. *Journ. of Parasit.*, XXI, 1935, p. 434.
- BRUMPT (E.). — Etude morphologique et biologique de *Xiphidiocercaria polyxena* n. sp. produisant des infections mortelles chez les larves de Culicidés. *Ann. Parasit.*, XX, 1944-1945, p. 97-117.
- Cycle évolutif du trématode *Leptophallus nigrovenosus*, parasite de la couleuvre à collier (*Tropidonotus natrix*). *Ann. Parasit.*, XX, 1940, p. 244-262.
- La bilharziose au Maroc. Répartition du *Bullinus contortus* et du *Planorbis metidjensis*. Etude épidémiologique comparée du foyer tunisien de Gafsa et du foyer marocain de Marrakech. *Bull. Soc. Path. exot.*, XV., 1922, p. 632.
- DAVIS (D.-T.). — Report on the preparation of an histologic ferment present in the body of cercaria. *Jl. of Paras.*, XXII, 1936, p. 108-110.
- Pathological studies on the penetration of the cercaria of the strigeid trematode, *Diplostomum flexicaudum*. *Jl. of Paras.*, XXII, 1936, p. 329-337.
- DUBOIS (G.). — *Les cercaires de la région de Neuchâtel* (Thèse). Imprimerie centrale, Neuchâtel, 178 p.
- CARRÈRE (P.). — Rapport entre le développement des batraciens anoures et la destinée de leurs métacercaires. *C.R. Soc. Biol.*, CXX, 1935, p. 155-157.
- ENGEL. — Développement du *Distoma endolobum*. *Mém. Soc. Sc. nat. Strasbourg*, VI, 1866.
- ERCOLANI (G.-B.). — Dell'adattamento della specie all'ambiente. Nuove ricerche sulla storia genetica dei trematodi. *Mem. Acad. Sc. Istituto di Bologna*, 1881, in-4°, 98 p., 3 pl.
- *Id.*, 2^e mémoire. *Rendic. Acc. Sc. Ist. di Bologna*, 1881-1882, p. 37-46.
- De l'adaptation des espèces au milieu ambiant. Nouvelles recherches sur l'origine des trématodes. (Traduction résumée du premier mémoire d'Ercolani par MM. Emery C. et Masso A.). *Arch. Ital. Biol.*, Turin, I, 1882, p. 439-453.
- JOYEUX (Ch.) et BAER (J.-G.). — Recherches sur le cycle évolutif du trématode *Opisthioglyphe rostellus* (Olsson, 1876). *Bull. biol. France et Belgique*, LXI, 1927, p. 359-373.
- KRULL (W.-H.). — Life history studies on two frog lung flukes, *Pneumonaces medioplexus* and *Pneumobites parviplexus*. *Trans. Amer. Micr. Soc.*, I, 1931, p. 215-275, 2 pl., p. 242.
- LEIGH (H.) et VAN CLEAVE (H. J.). — Metamorphosis of the frog host as a factor in cercarial penetration by *Glypthelmins quieti*. *J. of paras.*, XXXI, 1945, p. 205-209.
- LINSTOW (O. von). — Helminthologische Untersuchungen. *Zool. Jahrb. Abt. f. Syst.*, III, 1887, p. 97-114.
- Beobachtungen an Helminthenlarven. *Arch. f. mikrosk. Anat.*, XXXIX, 1892, p. 325-343.

- LOOSS (A.). — Die Distomen unserer Fische und Frösche. *Bibliotheca Zoologica*, fasc. 14, 1894.
- Ueber die Betheiligung der Leucocyten an dem Zerfall der Gewebe im Froschlärvenschwarze Während der Reduktion derselben. In-8°, 28 p., Leipzig, 1889.
- LÜHE (M.). — Trématodes. *Susswasserfauna Deutschland*, H. 17, 1909.
- McMULLEN (D.-B.). — A discussion of the taxonomy of the family *Plagiorchiidae* Lühe, 1901, and related trematodes. *Jl. Parasit.*, XXIX, 1937, p. 244-258.
- MATHIAS (P.) et VIGNAUD (R.). — Sur le cycle évolutif d'un trématode de la sous-famille des *Pleurogenetinae* Looss (*Pleurogenes claviger*). *C.R. Soc. Biol.*, CXX, 1935, p. 397-398.
- MOULINÉ (I.). — De la reproduction chez les trématodes endoparasites. *Mém. Inst. nat. genevois*, III, 1846.
- NEUHAUS (W.). — Entwicklung und Biologie von *Pleurogenes medians*, Olss. *Zoologische Jahrb.*, LXXIV, 1940, p. 224.
- PAGENSTECHER (H.-A.). — Trematodenlarven und Trematoden. *Helminthologische Beiträge*, Heidelberg, 1857.
- RIECH (F.). — Faunistische und experimentell-biologische Untersuchungen über die Tierwelt, insbesondere die Parasiten des Frischen Haßes. *Schriften der Königsberger gelehrten Gesellschaft Naturwissenschaften Klasse*, Jahrg. IV (1927), Heft, p. I-VI.
- SCHWARZE (W.). — Die postembryonale Entwicklung der Trematoden. Inaug. Diss. 1885.
- SIEBOLD (C.-T.-E. von). — Ueber die Band und Blasenwürmer nebst einer Einleitung über die Entstehung der Eingeweidewürmer. Leipzig, 1854.
- SINITZINE (Th.). — Matériaux pour servir à l'histoire naturelle des trématodes. Les distomides des batraciens et des poissons des environs de Varsovie (en russe), 1905, Varsovie, 210 p., 4 pl.
- Observations sur les métamorphoses des trématodes. *Arch. Zool. exp. et gén.*, VII, 1907, notes et revues, p. 21-37.
- TRAYASSOS (L.). — Pesquisas helminthologicas realizadas em Hamburgo. Notas sobre o genero *Opisthioglyphe* Looss 1899 et generos proximos. *Mem. Inst. Osw. Cruz*, XXIII, 1930, p. 5.
- WESENBERG-LUND (C.). — Contribution to the development of the Trematodes digenea. *Mém. Acad. danoise (Sciences nat. et math.)*, 1931, 220 p.
- YOSHITAKA KOMIYA. — Die Entwicklung der Excretions systems einiger Trematoden larven aus Alster und Elbe nebst Bemerkungen über ihren Entwicklungszyklus. *Zeit. f. Parasitenkunde*, X, 1938, p. 340-385.

Institut de Parasitologie de la Faculté de Médecine de Paris.
(Directeur : Prof. E. Brumpt).