

LA PROGENÈSE CHEZ LES TRÉMATODES DIGÉNÉTIQUES

(fin)

Etude de quelques métacercaires à évolution inconnue et de certaines formes de développement voisines de la progenèse.

Conclusions générales

Par Alice BUTTNER

D. Etude de quelques métacercaires progénétiques à évolution inconnue

Nous réunissons, dans le présent chapitre, quelques cas de progenèse dont nous avons tenté de retrouver la souche dans les gîtes où ils avaient été signalés, mais dont nous n'avons pu étudier l'évolution.

1. Cas d'une métacercaire progénétique, parasite de mollusques : *Paralepoderma progeneticum* A. Buttner, 1950

Nous avons ainsi cherché à nouveau les métacercaires progénétiques découvertes par P. Paris, le 18 avril 1932, chez des *Planorbis planorbis* (L.) de la région de Saint-Jean-de-Losne, en Côte-d'Or, décrite à cette époque par R.-Ph. Dollfus, d'après des individus conservés dans l'eau formolée.

Dollfus avait observé dans la masse viscérale des mollusques parasités des sporocystes cylindriques contenant un nombre variable d'embryons, des cercaires leptocerques (1), et des métacercaires progénétiques, libres ou enkystées ; les œufs très nombreux que montraient ces métacercaires étaient mûrs et le miracidium était visible. Il y avait également de jeunes métacercaires encore immatures.

Dans un travail récent (1950), R.-Ph. Dollfus a créé le genre

(1) On peut se demander si ces cercaires rapportés au groupe leptocerque ne sont pas en réalité des xiphidiocercaires dont le stylet aurait disparu sous l'effet du fixateur, car les leptocercaires, si l'on s'en tient à celles dont le cycle évolutif est connu, évoluent généralement chez des rédies, comme dans le cas classique de *Fasciola hepatica* L. Or, R.-Ph. DOLLFUS signale seulement la présence de sporocystes dans la masse viscérale du planorbe et non de rédies. Il se peut également que la cercaire évoluant chez ce mollusque ne soit pas celle qui correspond aux métacercaires progénétiques.

Paralepoderma pour désigner les distomes présentant « les caractères généraux des *Lepoderma*, sauf en ce qui concerne la position des testicules, qui sont symétriques ou subsymétriques, et la position de la vessie qui ne passe pas entre les testicules et se bifurque immédiatement en arrière d'eux ». Dollfus estime que la métacercaire progénétique de *Planorbis planorbis* qu'il a décrite appartient à ce genre nouveau. Elle présente bien en effet deux testicules symétriques, mais l'appareil excréteur en Y ne permet guère de discerner à quel niveau se fait la bifurcation du tronc médian (fig. 58). En 1932, Dollfus estimait incertaine la position systématique de ce distome. Il écrivait : « Cette métacercaire appartient évidemment aux *Lepodermatoidea*. On retrouve une disposition semblable des testicules au même niveau ou presque chez quelques *Lepoderma*, par exemple *L. cloacicola* (Lühe), chez des *Astiotrema*, chez des *Renifer*, chez *Leptophallus*, etc... Toutefois, la métacercaire

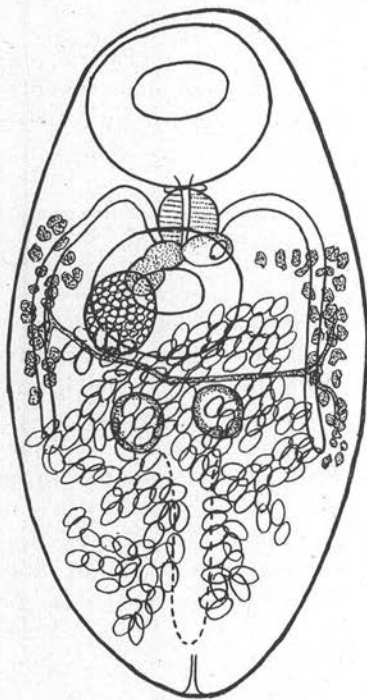


FIG. 58. — *Paralepoderma progeneticum* (A. Buttner, 1950). Métacercaire progénétique de *Planorbis planorbis* mesurant 650 μ (d'après R.-Ph. Dollfus, 1932).

progénétique du planorbe peut très bien présenter avec celle-ci quelques différences morphologiques et l'on risquerait, en assignant un genre à la métacercaire, que ce genre ne soit pas celui auquel appartient réellement l'espèce. Il s'agit d'une espèce dont le cycle évolutif comporte ou non, selon les circonstances, une forme adulte dans le vertébré hôte définitif ; dans le cas présent, nous ne connaissons pas le cycle dit « normal », mais seulement le cycle progénétique ; il faut attendre, pour une identification précise, le résultat de recherches dans la nature et d'infestations expérimentales. »

Dans son récent travail (1950), bien qu'il n'ait pas effectué de nouvelles recherches, R.-Ph. Dollfus a comparé à nouveau les figures qu'il avait faites en 1932 de la métacercaire progénétique trouvée par Paris à diverses formes de *Lepoderma cloacicola*, décrites par différents

auteurs et par lui-même, et les a jugées « morphologiquement identiques ».

Nous avons pu recevoir de Saint-Jean-de-Losne, en avril dernier, une cinquantaine de *Planorbis planorbis* (664/A.B.-I). Une dizaine sont morts, dont trois présentaient quelques métacercaires encore immatures. L'une de ces métacercaires était libre au voisinage de l'hépatopancréas, écrasé entre deux lames ; morphologiquement, elle ressemblait beaucoup à la métacercaire progénétique figurée par R.-Ph. Dollfus ; les deux ventouses, en particulier, étaient très grandes, le diamètre de la ventouse orale dépassant légèrement celui de l'acetabulum. Nous n'avons pu malheureusement fixer cet exemplaire en vue d'une identification certaine.

L'isolement de chacun de ces mollusques en tube à essai ne nous a pas permis d'observer d'émission de cercaires et de les comparer à celle décrite en 1932 par Dollfus (1). Nous avons néanmoins, au cas où la maturation des cercaires serait en cours et où leur émission se produirait plus tardivement, joint aux *Planorbis planorbis* de Saint-Jean-de-Losne une quinzaine de jeunes *Planorbis planorbis* originaires de Richelieu, préalablement marqués, afin de pouvoir examiner plus tard si des métacercaires jeunes se trouvaient présentes dans leur hépatopancréas. Aucun de ces mollusques n'a montré de métacercaires après autopsie.

Nous avons en effet signalé, au cours de notre étude sur *Paralepoderma brumpti*, que jamais des métacercaires, enkystées ou libres, n'ont été trouvées chez les nombreux exemplaires de *Planorbis planorbis* examinés à Richelieu, et que ceux de ces planorbes qui étaient parasités par la cercaire de *P. brumpti*, ou exposés à sa pénétration lors d'émissions importantes, ne se sont pas montrés sensibles à ce parasitisme. Ajoutons encore que la métacercaire de *P. brumpti* est toujours enkystée, alors que la métacercaire progénétique des planorbes de Saint-Jean-de-Losne montre souvent des formes libres. Enfin, même en ce qui concerne la morphologie pure, les métacercaires de quinze jours de *P. brumpti*, qui possèdent un nombre d'œufs sensiblement égal à celui des métacercaires de planorbe étudiées par Dollfus, ont une taille variant entre 1.500 et 1.700 μ de long sur 900 à 1.000 μ de large, alors que les exemplaires mûrs décrits par Dollfus ont des dimensions variant entre 420-650 μ de long sur 200-330 μ de large, (1932, p. 409). Nous avons

(1) Cependant, deux mois plus tard, l'un d'eux émettait des xiphidiocercaires de grande taille qui ne s'enkystèrent, ni chez des mollusques (planorbes, bulins), ni chez des têtards de *Rana temporaria*, ni chez des larves de chironome et de phrygane. Il s'agissait donc vraisemblablement d'une espèce différente. Les autres *Planorbis planorbis*, autopsiés au bout de trois mois, étaient indemnes d'infestation.

d'ailleurs pu comparer quelques-uns de ces spécimens, aimablement mis à notre disposition par R.-Ph. Dollfus, avec nos exemplaires montés de *P. brumpti*, et constater sur pièces cette différence de taille pour des distomes à maturité au moins égale.

Nous espérons ne pas désobliger notre maître et ami, R.-Ph. Dollfus, en faisant observer que des distomes ayant un comportement biologique aussi différent que ceux réunis par cet auteur sous la désignation de *Paralepoderma cloacicola*, ne peuvent raisonnablement appartenir à une seule et même espèce.

La ressemblance anatomique existe fréquemment chez les trématodes : un grand nombre de cercaires, en particulier, sont pratiquement impossibles à distinguer morphologiquement et leur identification ne peut être faite que lorsqu'on connaît leur évolution en métacercaires âgées ou en adultes. Chez l'adulte ayant achevé son organogénèse, la détermination du genre peut être certaine ; néanmoins, à l'intérieur du genre, cette détermination devient plus hasardeuse, et nous demeurons convaincue qu'à ce niveau taxonomique l'identification de l'espèce ne peut être subordonnée aux seuls caractères morphologiques, mais doit s'appuyer également sur l'identité des caractères biologiques de tous les individus qui lui sont attribués.

La métacercaire progénétique de P. Paris s'enkystant normalement chez *Planorbis planorbis* L., celle de *Paralepoderma brumpti* ne s'y enkystant jamais et ne témoignant de malacophilie pour aucune espèce de mollusques, nous estimons que ces deux distomes appartiennent à deux espèces différentes.

Les métacercaires les plus grandes des *Planorbis planorbis* envoyés par P. Paris étant toutes progénétiques, avec de nombreux œufs, et les petits exemplaires seuls étant immatures (R.-Ph. Dollfus, 1932), il paraît vraisemblable que le cycle progénétique est le seul processus possible de reproduction pour ce trématode. Ce caractère le différencie donc, au même titre que *Paralepoderma brumpti*, de *Paralepoderma cloacicola* (Max Luhe, 1909), parasite à l'état adulte de la couleuvre.

Nous pensons donc que de sérieuses présomptions biologiques existent en faveur de la non-identité de ces trois distomes. C'est pourquoi, en attendant que de nouvelles expériences sur l'évolution de cette métacercaire viennent infirmer ou confirmer cette opinion, nous considérons la métacercaire progénétique de *Planorbis planorbis* comme une espèce nouvelle, à laquelle nous donnons le nom, peut-être provisoire, de *Paralepoderma progeneticum* A. Buttner, 1950.

2. *Coitocæcum* sp., R.-Ph. Dollfus, 1938, parasite de gammare

En 1936, P. Mathias trouvait chez des *Gammarus pulex* L., récoltés dans le Lez, aux environs de Montpellier, des kystes transparents, de 400 à 600 μ de long sur 350 à 500 μ de large. A leur intérieur, on distinguait une métacercaire repliée sur elle-même, qui renfermait parfois des œufs, et dont la ventouse ventrale était plus grande que la ventouse orale. Extraite de son kyste, cette métacercaire pouvait atteindre 1,3 mm. et elle possédait des organes génitaux bien développés.

En 1938, R.-Ph. Dollfus retrouvait ce parasite chez des *Gammarus pulex* (L.) et des *Echinogammarus berilloni* (Catta), récoltés dans la rivière la Veude, du domaine universitaire de Richelieu (Indre-et-Loire).

Cet auteur fit une étude complète de la morphologie et du cycle évolutif de ce parasite. Il trouva le mollusque gastéropode émetteur de la cercaire qui lui donne naissance. Il s'agit de *Theodoxia* (= *Neritina*) *fluviatilis* (L.), que Dollfus a trouvé parasité dans la proportion de 30 à 40 p. 100. Les sporocystes, en forme de saucisse, sont jaunâtres et mesurent de 1 à 3 mm. de long sur 0 mm. 14 à 0 mm. 25 de large. « Ils contiennent souvent, dit l'auteur, jusqu'à une quarantaine de cercaires à cuticule nue, caractérisées par leur appendice caudal en forme de cloche, fonctionnant comme une ventouse. La cercaire appartient au groupe des cercaires dites cotylécercques (R.-Ph. Dollfus, 1913). Dollfus pense qu'il s'agit probablement de *Cercaria myzura* Pagenstecher, à moins, dit-il, qu'il n'existe plusieurs espèces de cercaires très voisines chez *Theodoxia fluviatilis* (L.) en Europe occidentale.

Lorsque la cercaire mûre sort du mollusque, elle se fixe sur la coquille ou à son voisinage par son appendice caudal et se tient ainsi dressée dans l'eau. Dollfus a observé l'enkystement expérimental chez le gammare, qui se produit rapidement.

Des kystes âgés spontanés mesurent, sans compression, de 500 à 575 μ sur 300-462 μ . Les organes génitaux se développent dans la métacercaire et deviennent fonctionnels. Dollfus a observé de nombreux spermatozoïdes dans le *receptaculum seminis* et le canal de Laurer ; les œufs sont souvent pondus dans le kyste. Ces œufs sont peu nombreux. Dollfus en a trouvé 16 chez une métacercaire extraite de son kyste, qui mesurait 1 mm. 4 de long et il donne les dimensions suivantes : 56 $\mu \times 41 \mu$ pour le plus petit et 69 $\mu \times 43 \mu$ pour les plus grands. Nous avons observé nous-même de 3 à 18 œufs chez des métacercaires enkystées chez un gammare, trouvé à Richelieu, au cours de recherches effectuées en 1945 sous la direction du professeur E. Brumpt. Nous donnons ci-inclus la figure

originale de cet animal (fig. 59) et de deux métacercaires isolées dont l'une seulement est progénétique et appartient au genre *Coito-*

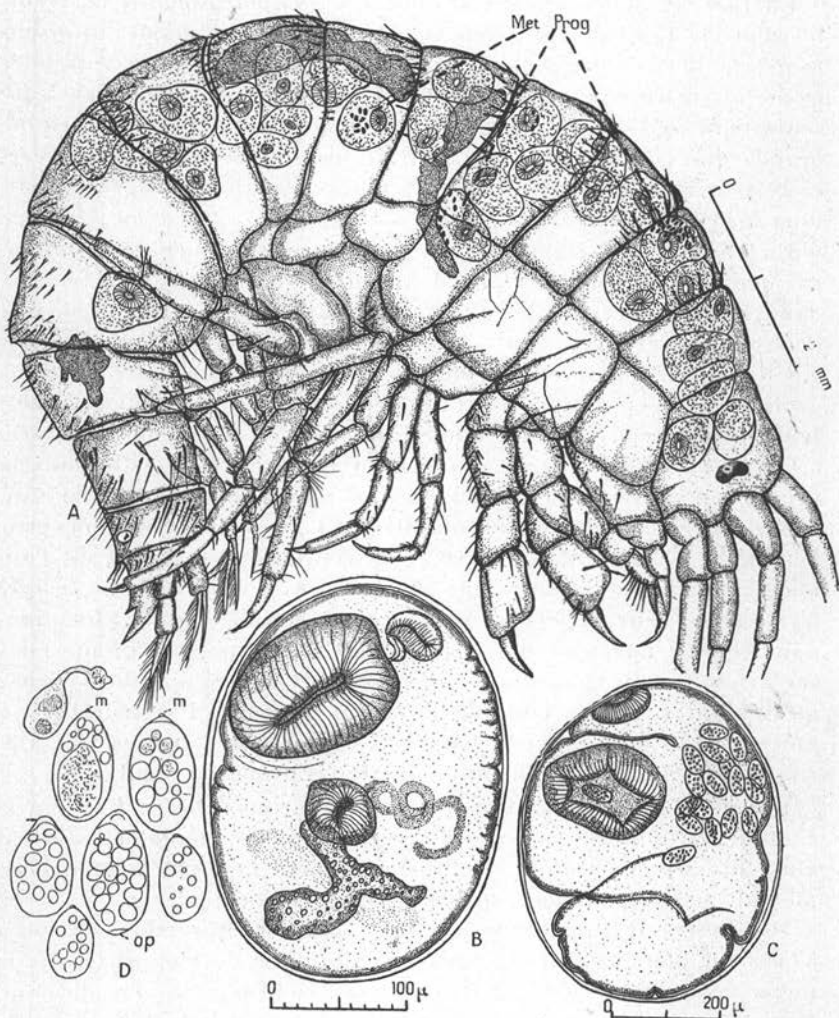


FIG. 59. — *Gammarus* sp. de Richelieu. Métacercaires progénétiques de *Coitocæcum* sp. A, gammaré ; B, métacercaire inconnue ; C, métacercaire progénétique de *Coitocæcum* ; D, œufs de cette métacercaire. — Met Prog : métacercaires progénétiques ; m : mucron ; op : opercule (d'après un croquis du Dr C. Desportes).

cæcum, le croquis avait été esquissé par le regretté docteur C. Desportes. Il arrive que les œufs soient de dimensions réduites, $52 \mu \times 26 \mu$, ou même qu'il n'y en ait pas du tout.

M. R.-Ph. Dollfus ayant bien voulu nous prêter un certain nombre de préparations de ces métacercaires, nous donnons ci-dessous une figure (fig. 60) de l'une de ces formes larvaires, ne montrant qu'un seul œuf, mais dont les glandes génitales ont atteint un grand développement. Dollfus précise que l'évolution du distome dans le kyste peut atteindre presque celle de l'adulte, ce qui est certainement exact si l'on compare le degré de développement de l'exemplaire que nous figurons ici avec la description donnée par Mathias, en 1936, des distomes adultes obtenus par lui en faisant ingérer des *Gammarus* infestés à des anguilles, ainsi qu'à des *Cottus gobio* L., indemnes de parasites.

« Le corps non épineux mesure de 0,95 à 1,65 mm. de long sur 0,3 à 0,5 mm. de large. La ventouse orale a de 0,08 à 0,14 mm. de diamètre, la ventrale de 0,21 à 0,31 mm. sur 0,15 à 0,25 mm. Le tube digestif comprend un pharynx de 0,05 à 0,07 mm. de diamètre, un œsophage et deux cæcums intestinaux qui atteignent presque l'extrémité postérieure du corps. » En réalité, les deux branches intestinales s'anastomosent à la partie postérieure du corps, et cette particularité des *Coitocæcum* n'est pas toujours bien discernable.

« Les deux testicules, placés l'un derrière l'autre dans la région postérieure du corps, ont de 0,15 à 0,25 mm. de long sur 0,14 à 0,18 mm. de large. L'ovaire, situé à droite, entre les testicules et la ventouse ventrale, mesure de 0,09 à 0,13 mm. de long sur 0,07 à 0,09 mm. de large. »

Nous n'avons pu voir la poche du cirre qui, d'après Mathias, a de 0,30 à 0,37 mm. de long, « dépasse vers l'arrière le bord posté-

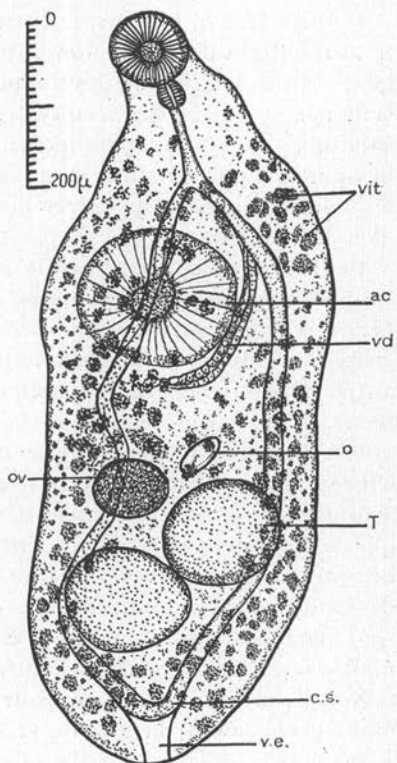


FIG. 60. — Métacercaire progénétique de *Coitocæcum* sp., face dorsale; isolée de *Echinogammarus berilloni* ac: acetabulum; c.s.: cæcums digestifs soudés; o: œuf; ov: ovaire; t: testicule; vd: vitelloductes; v.e.: vésicule excrétrice; vit: glandes vitello-génitales (dessin orig. d'une préparation prêtée par R.-Ph. Dollfus).

rieur de la ventouse ventrale sans atteindre le niveau de l'ovaire ». L'utérus décrit quelques sinuosités entre l'ovaire et l'acétabulum et vient aboutir au pore génital situé au niveau de la bifurcation intestinale, légèrement sur la gauche de l'animal vu par sa face dorsale. Les glandes vitellogènes s'étendent depuis le niveau du pharynx jusqu'à l'extrémité postérieure du corps.

Mathias en 1936 et Dollfus en 1938 ont obtenu facilement des *Coitocæcum* adultes en faisant ingérer des *Gammarus* et *Echinogammarus* infestés à des poissons du genre *Anguilla anguilla* (L.) et *Cottus gobio* (L.).

D'après R.-Ph. Dollfus, le cycle évolutif probable se résume ainsi : le miracidium de l'œuf (non observé) pénètre chez un mollusque du genre *Theodoxia* où se développent les sporocystes ; ceux-ci produisent des cercaires qui s'enkystent chez des gammarus des genres *Gammarus* et *Echinogammarus* ; ces crustacés sont ensuite absorbés par des poissons des genres *Anguilla* et *Cottus* ; dans l'intestin, les adultes se développent et pondent leurs œufs qui sont éliminés avec les déjections.

Peut-il, dans ce cas, y avoir un cycle abrégé sans hôte définitif ? Le problème se pose ici comme chez *Pleurogenes medians*. La progénèse est inconstante ; la pérennité de l'espèce n'est possible que grâce à l'intervention d'un hôte définitif. Peut-être existe-t-il un autre hôte intermédiaire particulièrement favorable au développement de la progénèse, comme la larve de *Sialis lutaria* pour *Pl. medians*. Cet hôte problématique n'est pas connu ; cependant, même s'il existe, il est probable que le cycle progénétique ne suffirait point à assurer la conservation de l'espèce. Chez le gammare, observons que si le nombre d'œufs est faible, les glandes génitales paraissent néanmoins très actives, puisque le *receptaculum seminis* et le canal de Laurer sont remplis de spermatozoïdes ; d'autre part, les œufs sont parfois pondus dans le kyste, ce qui, bien que le miracidium n'ait pas été observé dans l'œuf, préjuge en faveur de sa maturité.

Nous aurions voulu pouvoir étudier ce cycle sur le vivant ; malheureusement, la grande sécheresse qui règne depuis plusieurs années a fait disparaître le gîte où, en Indre-et-Loire, avaient été trouvés les gammarus et les *Theodoxia* infestés par ce trématode.

3. *Astacotrema cirrigerum* (K. E. von Baer 1827) parasite d'écrevisses (fig. 1)

Nous avons recherché ce parasite chez un certain nombre d'écrevisses : *Cambarus* sp. du Bois de Boulogne, *Astacus pallipes* Lereb. de Richelieu (Indre-et-Loire), *Astacus astacus* L., originaires de Pologne.

A Richelieu, au cours des étés 1932, 1933 et 1934, R.-Ph. Dollfus, J. Callot et C. Desportes ont trouvé, dans la musculature d'un grand nombre d'*Astacus pallipes* Lereboullet, des exemplaires d'une métacercaire libre, très active, correspondant exactement, d'après ces auteurs, à *Distoma isostoma* Rud. 1819.

Cette métacercaire n'était jamais progénétique. La première description en a été donnée par Rudolphi, en 1829, d'après des exemplaires trouvés à Breslau, dans les canaux biliaires d'*Astacus fluvialis* Rondelet.

K. E. von Baer (1827, p. 553) avait retrouvé ce distome chez des écrevisses achetées au marché, à Königsberg, en même temps qu'il découvrait une métacercaire enkystée, qu'il désignait sous le nom de *Distomum cirrigerum*.

Dollfus, Callot et Desportes (1935) ont fait ingérer des métacercaires d'écrevisses à une belette, *Mustela vulgaris* Briss., un furet, *Mustela furo* L., un putois, *Mustela fœtida* Gray, un chat, *Felis maniculata domest.*, et un renard, *Canis vulpes* L.

Ils ont retrouvé, dans les fosses nasales de ces mammifères, les vers adultes correspondant aux métacercaires ingérées et les ont identifiés au genre *Orchipedium*. Les hôtes habituels des cinq espèces connues d'*Orchipedium* sont des Gruiformes, Péléciformes, Ansériformes et Ardéiformes. Ne sachant si la transformation de ces métacercaires en adultes chez des hôtes expérimentaux anormaux n'avait pas modifié quelque peu la morphologie du ver adulte, ces auteurs se sont contentés de la désigner sous le nom d'*Orchipedium isostoma* (Rud.).

Cette métacercaire d'*Orchipedium* avait été assimilée dubitativement à *Astacotrema cirrigerum* par Diesing, en 1850. De même, G. Zaddach (1881, p. 429-430) avait admis que *Distoma isostoma* Rud., observé par lui avec *D. cirrigerum* Baer chez des écrevisses saines du marché de Königsberg, pouvait provenir du développement des œufs progénétiques de *D. cirrigerum*, et acquérir sa maturité chez un animal prédateur d'écrevisses, comme la loutre ou l'anguille. Selon cette hypothèse, le cycle évolutif de cette espèce eût comporté deux formes sexuées, l'une chez l'écrevisse, l'autre chez l'hôte vertébré.

Le travail précédemment cité de Dollfus et coll. montre donc bien qu'il s'agit de deux espèces totalement différentes et que celle d'*Orchipedium* semble tout à fait insensible à la progénèse. Jamais, en effet, au cours des quinze dernières années, des métacercaires progénétiques n'ont été observées chez les écrevisses disséquées par de nombreux chercheurs et par nous-même à la Station expérimentale de Richelieu. L'an dernier, les gîtes à écrevisses étaient malheureu-

sement entièrement desséchés, et il ne nous a pas été possible de poursuivre ces recherches.

Actuellement, nous reprenons ces études. Nous avons disséqué 4 *Cambarus* sp. originaires du Bois de Boulogne, 24 *Astacus pallipes* (?) Lereb., pêchés dans un ruisseau près de Luzé (Indre-et-Loire), et 48 *Astacus astacus* L. (689/A.B.-I), que leur origine polonaise rendait plus proches du gîte où la métacercarie d'*Astacotrema cirrigerum* (Baer) avait été observée pour la première fois.

Nous n'avons trouvé que deux métacercaries d'*Orchipedum* dans le sédiment de lavage des *Astacus astacus* L., préalablement fendues en deux. Ni l'examen des muscles, ni celui des organes, n'a permis de déceler la présence du distome que nous recherchions ou même d'autres trématodes, et nous poursuivons ce travail.

Le caractère progénétique d'*Astacotrema cirrigerum* a été signalé pour la première fois par C. Th. von Siebold (1835) ; d'après R.-Ph. Dollfus, de nombreux auteurs l'ont observé après lui, mais aucun d'eux ne semble avoir étudié le cycle de ce distome, dont les premières formes larvaires et le ver adulte, s'il existe en dehors de la métacercarie chez un hôte définitif, sont entièrement inconnus.

4. Métacercarie progénétique de triton assimilée par Pontallié à *Distomum crassicolle* Rud. 1809 (= *Brachycœlium salamandræ* Fröl. 1789)

Nous avons pu obtenir, par l'aimable entremise du D^r Patay, une trentaine de tritons (*Triton palmatus* et *Triton alpestris*), originaires de la région de Rennes (Ille-et-Vilaine) (1).

Nous avons recherché dans la musculature de ces animaux, et principalement dans la région hyoïdienne, si nous ne retrouvions pas la métacercarie progénétique signalée en 1851 par Pontallié et identifiée par lui à *Distoma crassicolle* Rud. (= *Brachycœlium salamandræ* Frölich) (*Brachycœliidæ*).

Nous avons disséqué dix de ces animaux dont la peau, solidement fixée aux aponévroses, est assez difficile à arracher. Nous n'avons pas trouvé de métacercaries, progénétiques ou non. En revanche, nous avons observé, dans l'intestin de l'un de ces urodèles, un ver adulte de *Brachycœlium salamandræ* (Fröl.), dont nous donnons ci-inclus la figure originale (fig. 61).

Pontallié spécifie que son distome progénétique ne possédait pas d'épines cuticulaires, cependant bien visibles sur l'exemplaire adulte figuré ci-dessus.

(1) Nous remercions vivement le D^r Patay, pour l'expédition de cet intéressant matériel.

Pontallié n'a malheureusement pas donné de figure des métacercaires progénétiques qu'il a observées, et son identification peut laisser sceptique.

Le distome décrit par Pontallié contenait dans sa moitié posté-

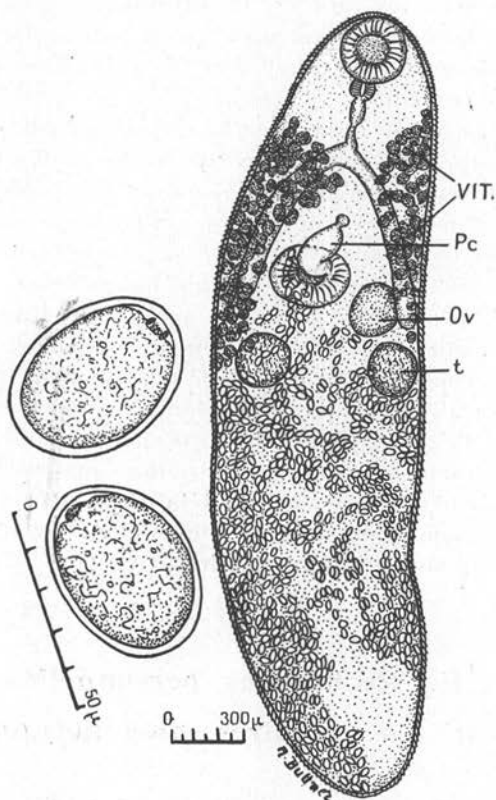


FIG. 61. — *Distomum crassicolle* Rud. 1809 [= *Brachycælium salamandre* (Fröl. 1789)]. Ver adulte trouvé dans l'intestin d'un triton palmé, originaire de Rennes (Ille-et-Vilaine). Remarquer la présence des épines cuticulaires, qui n'existaient pas chez le distome progénétique de Pontallié. Ov : ovaire ; Pc : poche du cirre ; t : testicule ; VIT. : vitellogènes. (Orig.).

rieure de très nombreux œufs, ce qui laisse préjuger qu'il s'agissait sans doute ici d'un cas de progénèse obligatoire.

Bien qu'il soit toujours hasardeux de généraliser, nous dirons néanmoins, en achevant l'étude des quelques cas de progénèse présentés dans ce travail, que le nombre d'œufs pondus par le distome au stade métacercaire donne presque toujours une indication immédiate sur le degré de progénèse acquis par l'espèce progénétique en

cause : si ce nombre est faible, en effet, il est plus que probable que la métacercaire pourra acquérir une maturité complète chez un hôte définitif approprié. Si le nombre d'œufs est considérable, au contraire, les quelques essais d'évolution chez un hôte définitif se sont toujours montrés inutiles. Le distome est vraisemblablement adulte ; nous demeurons persuadée qu'un jour ou l'autre, son cycle abrégé sera découvert, et qu'il sera le seul processus d'évolution possible de ce trématode.

Il existe ainsi, et il a existé certainement plus de cycles abrégés qu'on ne le supposait jusqu'alors. Ces cycles suffisent-ils toujours à assurer la pérennité de l'espèce, nous ne le pensons pas. Bien que l'on puisse admettre, comme Giard, qu'un cycle progénétique ne mobilisant que deux hôtes différents, la probabilité est plus grande pour qu'il persiste qu'un cycle normal qui nécessite trois hôtes, il n'en demeure pas moins que, si la progénèse était l'effet d'une mutation, les espèces mutées seraient relativement rares vis-à-vis des espèces normales ; il se peut donc parfaitement que la sélection en fasse disparaître quelques-unes dont le cycle abrégé n'aura été qu'éphémère. Tel sera peut-être le cas, par exemple, de *Paralepoderma brumpti* dont les œufs ne sont jamais pondus dans le kyste : si leur libération exige la mort du têtard qui héberge les métacercaires progénétiques, les chances d'infestation seront peu fréquentes et ce parasitisme pourra se perdre peu à peu.

E. Recherches personnelles sur les cercaires progénétiques

Dans les premiers mois de l'année, nous avons demandé à des correspondants américains, travaillant dans les régions où des infestations de mollusques par *Proterometra macrostoma*, *hodgesiana*, *calenaria* et *sagittaria* avaient été signalées, de nous envoyer des mollusques prosobranches provenant des gîtes parasités par ces trématodes.

Au début de mars, le Professeur Elon Byrd (1), de l'Université d'Athens (Géorgie), nous a adressé un premier envoi contenant 200 *Goniobasis proxima* et 20 *Campeloma vivipara*.

Ces mollusques, isolés en tubes à essais et examinés pendant plu-

(1) Nous devons au Prof. E. Byrd, non seulement cet intéressant matériel, mais la détermination des mollusques expédiés ; nous lui exprimons ici nos sincères remerciements.

sieurs jours, n'ont pas émis de cercaires. Il est vrai que la saison était encore précoce et que, d'autre part, ces espèces de prosobran-

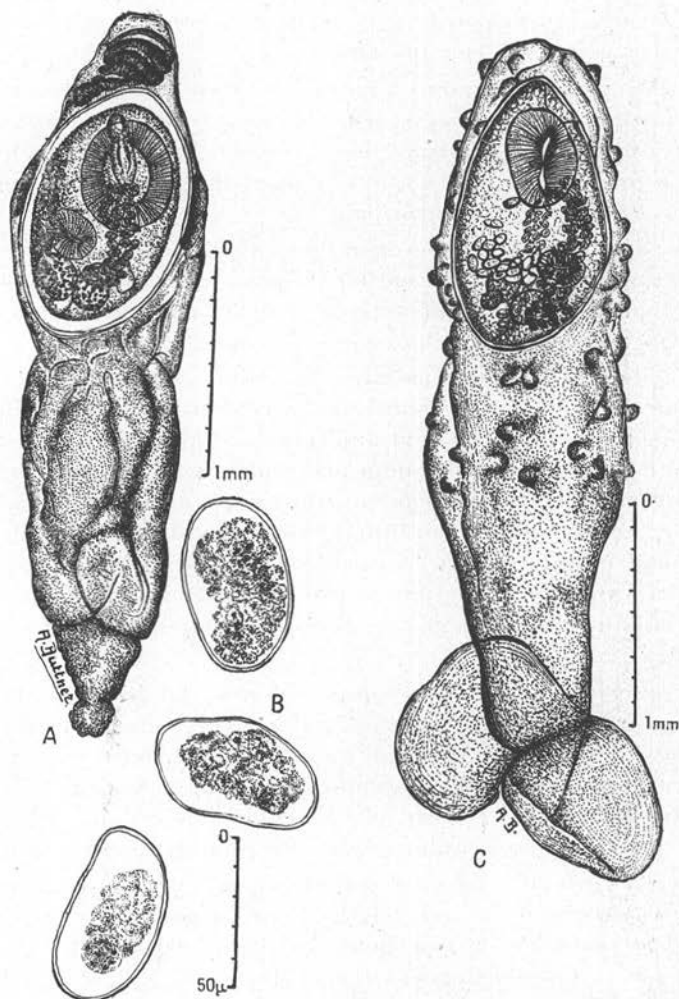


FIG. 62. — *Cercaria macrostoma*, Faust 1918. A, Rédie mûre [isoïée de *Gonio-basis livescens* provenant de Homer Park (Ill.)]. — ac : acetabulum ; ov : ovaire ; pe : poche du cirre ; t : testicule. — C, Cercaire progénétique [*Gonio-basis livescens*, des Plaines River (Ill.)]. — B, Œufs provenant de cette cercaire, montrant un embryon plus ou moins développé (d'après des préparations prêtées par Mrs. M. W. Horsfall). (Orig.).

ches n'ont jamais été signalées comme susceptibles d'émettre des cercaires progénétiques.

La rigueur de la température et la crue des fleuves n'ont pas permis de poursuivre ces expéditions avant l'achèvement de notre travail ; de sorte qu'il ne nous a pas été possible de faire de recherches sur le vivant, concernant la biologie de ces cercaires et l'éventualité d'un cycle monoxène cercaire-mollusque.

Mrs. Margery W. Horsfall a bien voulu nous communiquer un lot de très belles préparations de ses collections, comportant un certain nombre de coupes, admirablement colorées et orientées, des cercaires *in toto*, et des rédies à différents stades de développement de l'espèce *Proterometra macrostoma*.

Nous avons étudié ces préparations, dont nous donnons ci-dessous plusieurs figures, susceptibles d'apporter quelque supplément d'information sur la morphologie et le degré d'évolution de ces stades larvaires.

Les rédies mûres que nous avons examinées ne présentent, à leur intérieur, qu'une seule cercaire, à l'exception de l'une d'elles qui renferme trois embryons dont l'un très développé et les deux autres, de moitié plus petits, mais déjà bien différenciés. Parmi ces rédies mûres, il ne s'en trouvait pas qui contienne un distome déjà progénétique ; cependant, les conditions éminemment favorables de développement chez la nourrice avaient conduit le distome jusqu'à un stade très avancé d'évolution, puisque les glandes génitales étaient déjà volumineuses et la poche du cirre apparente sur la préparation (fig. 62, A).

Les cercaires non progénétiques ont des glandes génitales bien développées (fig. 63, A), mais, à l'examen de coupes saggitales du distome, elles ne nous ont pas paru fonctionnelles : nous n'avons pu déceler la présence de spermatozoïdes dans la vésicule séminale, ni dans les canaux déférents, et les glandes testiculaires ne présentaient que de petites cellules rondes qui commençaient à se diviser.

Parmi les cercaires fixées et colorées *in toto*, les unes provenaient de *Goniobasis livescens* récoltés à Homer Park (Ill.) et les autres de *Pleurocera acuta* de l'Oconomowoc Lake (Wisc.). Les cercaires émises par *G. livescens* étaient progénétiques (fig. 62, C), tandis que celles de *P. acuta* étaient dépourvues d'œufs (fig. 63, A). Cependant, la taille de ces cercaires et le développement du distome inclus (diamètres des glandes génitales, dimensions des ventouses, importance des vitellogènes) paraissaient identiques.

Examinés sur coupes, les distomes progénétiques montraient une spermatogénèse active et de très nombreux spermatozoïdes dans les canaux déférents, ainsi que dans les diverticules formés par la vésicule séminale (fig. 63, B, V.S.), au niveau de la poche du cirre ; dans

la vésicule séminale, ils formaient des masses compactes, fortement chromophiles, d'où il devenait difficile de les individualiser.

L'ovogénèse pouvait être partiellement suivie, ainsi que le développement progressif du miracidium dans l'œuf. Cependant, il semble bien que l'embryon miracidien reste encore inachevé, car la plu-

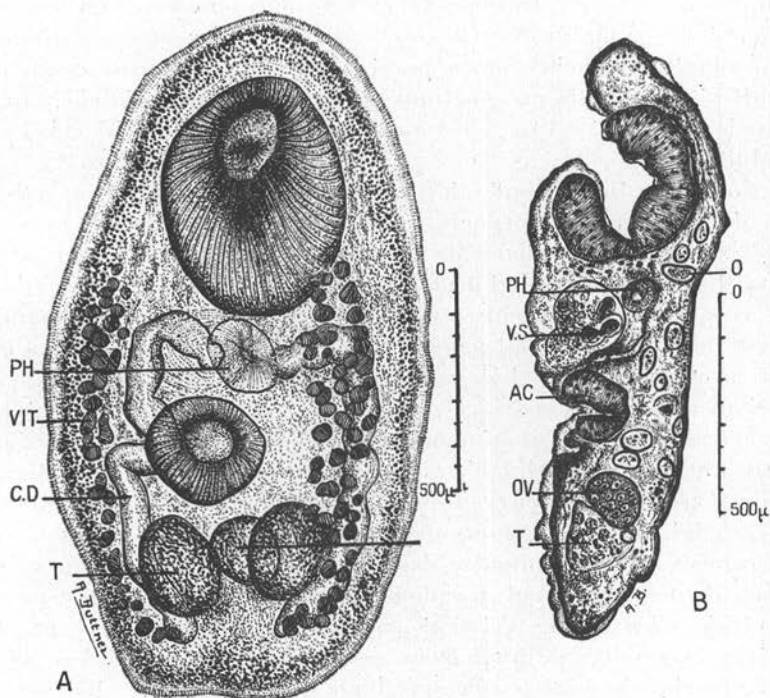


FIG. 63. — *Cercaria macrostema* Faust 1918. A, partie antérieure contenant le distome d'une cercaire émise par *Pleurocera acuta*, provenant de l'Oconomowoc River (Wisc.). Coll. Cahn. — B, cercaire adulte, section sagittale, 10-15 œufs. AC : acetabulum ; C.D. : cæcum digestif ; O : œuf ; OV : ovaire ; PC : poche du cirre ; PH : pharynx ; T : testicule ; VIT : vitellogènes ; V.S. : vésicule séminale (d'après des préparations prêtées par Mrs. M. W. Horsfall). (Orig.).

part des œufs montraient une masse cellulaire plus ou moins divisée, mais encore indifférenciée (fig. 62, B).

D'autre part, la mensuration de ces œufs, près du pore génital, faisait ressortir des dimensions maxima de 60 μ de long sur 32 μ de large (1), chiffres sensiblement inférieurs à ceux donnés par

(1) Signalons toutefois que ces œufs étaient des œufs fixés, peut-être un peu contractés sous l'effet du fixateur.

M. W. Horsfall et E. E. Dickerman pour les dimensions moyennes d'un œuf mûr chez le ver adulte, soit $82\ \mu \times 49\ \mu$.

Etant donné l'intense activité des glandes génitales chez le distome progénétique, semblant témoigner de sa parfaite maturité sexuelle, ceci donnerait à penser que, peut-être, le distome inclus dans la cercaire n'y trouve pas les substances nécessaires à l'achèvement de la maturation de ses œufs (1). Nous nous garderons cependant de trancher sur ce point, car les dimensions données par Pratt pour les œufs progénétiques de *C. macrostoma* étaient, rappelons-le, de $78\ \mu \times 49\ \mu$, c'est-à-dire peu différentes de celles de l'adulte.

Si donc on tient compte des degrés divers de maturité sexuelle et de développement morphologique observés chez des cercaires de *Proterometra macrostoma* de mêmes dimensions (la progénèse en étant tantôt absente, tantôt présente avec des œufs de taille réduite ou avec des œufs subégaux à ceux de l'adulte), on peut se demander si ces différences ne sont pas imputables, en dernière analyse, à une action qualitative de l'hôte sur la cercaire qu'il héberge.

Nous avons déjà envisagé ce point de vue à propos de trois types de cercaires (dont l'un seulement était progénétique), trouvés par E. E. Dickerman (1945) chez des *Goniobasis* d'espèces indéterminées. Il peut être à nouveau évoqué à la suite de nos observations :

En effet, les préparations de cercaires *in toto* que nous avons examinées nous ont montré des cercaires apparemment au même degré de développement morphologique, mais dont les unes, provenant de *Pleurocera*, n'étaient pas progénétiques, tandis que les autres, originaires de *Goniobasis*, possédaient des œufs (25 à 30).

Ces recherches sur le rôle spécifique du mollusque-1^{er} hôte sur le développement des cercaires qu'il abrite demanderaient à être reprises avec du matériel vivant.

Quoi qu'il en soit, l'étude des intéressantes préparations de Mrs. Horsfall nous a permis de constater que, chez *P. macrostoma*, l'organisation des premiers stades larvaires est déjà nettement orientée vers la progénèse : le distome existant isolément dans la rédie, dans la majeure partie des cas, jouit de ce fait de conditions exceptionnelles de croissance. Pourra-t-il atteindre à ce stade précoce la maturité parfaite ? Ce phénomène sera peut-être démontré un jour, soit chez cette espèce de *Proterometra*, soit pour des espèces voisines chez lesquelles la progénèse se manifeste avec une efficacité plus complète, pour *P. sagittaria*, par exemple, dont les miracidiums se forment et éclosent déjà dans la rédie mûre.

(1) Il est également possible que pendant la vie libre de la cercaire, qui dure de 48 à 72 heures, l'œuf grandisse et le miracidium achève sa différenciation.

F. Etude de quelques formes voisines de la progénèse

1. Cas de *Levinseniella pellucida* Jägerskiöld 1907

(*Microphallidæ*)

Nous signalons ce cas curieux, relaté par L. Balozet et J. Callot en 1938 (1), chez ce parasite habituel de l'intestin et des cæcums des canards :

« En donnant à des souris blanches les métacercaires si fréquentes chez *Palæmonetes punicus* Sol্লাud du Nefzaoua, nous avons obtenu, en quelques heures, des exemplaires de *Levinseniella pellucida* Jägsk., dont l'utérus contenait de nombreux œufs. »

L'expérience a été refaite plusieurs fois et, chaque fois, la souris présentait, après 24 heures, des distomes mûrs correspondant aux métacercaires ingérées, dont l'utérus était rempli d'œufs.

Cette extraordinaire rapidité d'évolution chez l'hôte définitif expérimental nous ayant paru insolite, nous avons demandé au Professeur Callot si les métacercaires qu'il avait observées chez les crevettes d'eau douce de Nefzaoua ne présentaient pas quelquefois des œufs ; mais il nous a dit n'en avoir jamais aperçu.

Voici la description qu'il donne de la métacercaire trouvée presque constamment dans les cæcums hépatopancréatiques de *Palæmonetes punicus* (2) :

« Le kyste est à paroi épaisse, mesurant 50 μ et présentant des stries radiées. Le diamètre du kyste est de 450 μ environ. Il est parfaitement sphérique et transparent. A l'intérieur de la première enveloppe, on en voit une autre, mais celle-là mince et de 300 μ de diamètre.

« A travers les parois de ce kyste, on aperçoit la cercaire repliée sur elle-même ; elle est très difficile à extraire. Elle mesure hors du kyste au moins 600 μ de long. La ventouse orale est de 70 μ , suivie par un pharynx de taille moyenne. On voit le début d'un œsophage rectiligne et, parallèlement à lui, deux canaux excréteurs. L'acetabulum est de même taille que la ventouse orale. Sur le côté droit, à côté de l'acetabulum, existe une poche du cirre déjà bien formée et de la même taille que l'acetabulum.

« De chaque côté du corps, en arrière de l'acetabulum, se trou-

(1) *Ann. Paras.*, t. XVI, 1938, p. 562. Notes et Informations.

(2) Trématodes du Sud Tunisien et en particulier du Nefzaoua. *Ann. Paras.*, t. XIV, 1936, p. 142.

vent des ébauches de glandes génitales. La vésicule excrétrice est très nette, de couleur jaune et présente la forme d'un Y à branche inférieure courte. » (fig. 64).

J. Callot pense que cette métacercaire doit correspondre à l'adulte trouvé chez la souris, quelques heures après ingestion des crustacés parasités (communication verbale). Son impression première était qu'il s'agissait de la métacercaire de *Pleurogenes tacapensis* (Son-

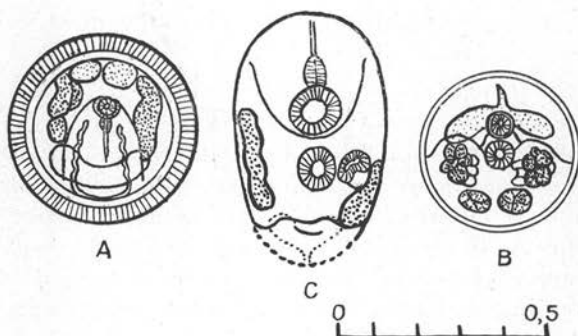


FIG. 64. — Métacercaires de *Palaemonetes punicus*. A, métacercaire dans son kyste à double paroi ; B, autre aspect de ces métacercaires ; C, métacercaire hors du kyste. L'échelle de 500 μ se rapporte à A et B (d'après J. Callot, 1936).

sino 1894), dont l'identité avec *Pleurogenes medians* (Olss.) est discutée (1). Mais R.-Ph. Dollfus lui ayant fait observer que les kystes de *Pleurogenes* décrits jusqu'alors (1936) étaient tous à paroi simple (2), J. Callot abandonna cette opinion en attendant que des expériences ultérieures appuient ou infirment sa première hypothèse.

(1) J. CALLOT, étudiant ce trématode dans l'intestin postérieur de *Rana ridibunda* Pal., à Nefzaoua, a protesté contre cette prétendue synonymie de *Pl. medians* (Olss.) et *Pl. tacapensis* (Sons.) due à une confusion faite par Looss, en 1896, dans son mémoire sur la Faune parasitaire de l'Égypte : les deux distomes ont une anatomie très différente (voir figs 8 et 9 de *Pl. tacapensis* (Sons.) de *Rana ridibunda* dans *Ann. Paras.*, XIV, p. 144 et 145). En 1938, L. BALOZET et J. CALLOT ont proposé pour *Distoma tacapense* la création d'un genre nouveau, *Sonsinotrema*, Balozet et Callot.

(2) Rappelons que, lors de ses études sur l'enkystement expérimental de *Pleurogenes medians* chez des larves de phrygane (1940-1941), NEUHAUS a pu constater qu'une triple enveloppe kystique entourait le distome : deux auto-kystes et un xénokyste externe, observation que nous avons maintes fois pu vérifier en essayant de dégager la métacercaire incluse dans son kyste. Néanmoins, jamais nous n'avons vu de xénokystes de *Pl. medians* (Olss.) présentant des stries radiées. Nous l'avons observé par contre chez de très grandes métacercaires (650-700 μ) dont la vessie volumineuse, aux contours sinueux, atteignait presque la ventouse orale. Ces métacercaires, assez rares, n'étaient jamais progénétiques et voisinaient avec des métacercaires de *Pleurogenes medians* et de *Prosotocus confusus* chez des larves d'*Aeschna* pêchées dans les ruisseaux du Bois de Boulogne.

Dans un travail ultérieur (1939), L. Balozet et J. Callot font une courte étude de *Levinseniella pellucida* et signalent que la métacercaire chez les crevettes d'eau douce (*Palæmonetes punicus*) est parfois extrêmement développée.

J. Callot nous a adressé un petit lot de sept *Palæmonetes punicus* d'eau douce conservés dans l'alcool, provenant du matériel qu'il avait récolté en 1936, à Nefzaoua (Sud tunisien) (1).

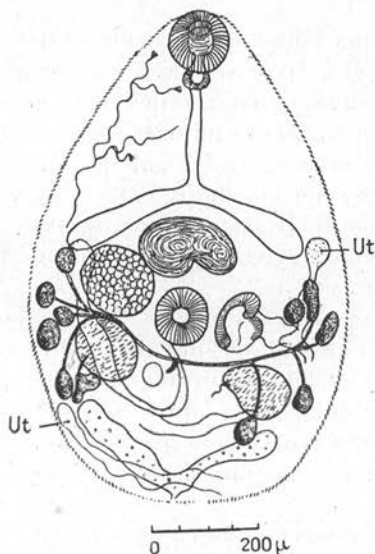


FIG. 65. — *Levinseniella pellucida*, Jägerskiöld. Exempleaire adulte, jeune (d'après L. Balozet et J. Callot, 1939).

Nous les avons disséqués soigneusement et avons pu isoler ainsi deux exemplaires sur sept, parasités chacun par deux métacercaires ; l'une de ces métacercaires était très jeune ; les trois autres, plus âgées, mesuraient environ 500 μ dans leurs kystes.

Le kyste, finement radié à la périphérie, comme chez d'autres espèces de *Levinseniella* (2), ne permettait pas de voir facilement le distome contenu à son intérieur ; seuls, apparaissaient nettement

(1) Nous l'en remercions très sincèrement.

(2) Signalons qu'au cours d'une étude sur les cercaires de Roscoff (1919), E. Brumpt (communication verbale) a observé de très nombreux kystes radiés de *Levinseniella* sp. chez des crabes de l'espèce *Carcinus maenas* ; mais il n'a jamais constaté de progénèse dans ces kystes. Dans des recherches ultérieures (1930), H. W. Stunkard (1932), étudiant les trématodes larvaires de cette région, ne fait aucune mention de métacercaires progénétiques chez ces crustacés marins.

les gros follicules vitellins situés au sommet du tiers inférieur du corps, et leur localisation était exactement celle observée chez l'adulte (fig. 64).

Nous avons écrasé doucement l'un des trois kystes âgés, pour voir s'il contenait des œufs ; mais la déchirure de l'enveloppe n'a laissé échapper que des cellules parenchymateuses du distome, dont nous n'avons pu apercevoir les caractères morphologiques essentiels.

Les deux autres kystes isolés ont été colorés à l'hémalun-éosine, qui n'a pu mettre en évidence que les glandes vitellogènes très développées et la ventouse orale.

Nous n'avons observé d'œufs dans aucun de ces trois kystes.

Ces expériences demandent à être reprises avec du matériel vivant et abondant, car nous ne pouvons savoir si des métacercaires plus évoluées que celles que nous avons examinées ne présenteraient pas d'œufs. D'autre part, il se peut également que la saison intervienne, comme pour *Pleurogenes medians* (Olss.), qui ne devient progénétique qu'au printemps. Il est vrai que, dans le Sud tunisien, la température est toujours élevée et que les saisons n'ont peut-être pas un rôle déterminant.

Il est encore possible que la métacercaire arrive chez le second hôte intermédiaire à un degré de maturité tel qu'il lui suffise de se trouver dans le milieu intérieur d'un hôte définitif particulier pour déclencher aussitôt chez elle, quelque heures après son ingestion, le déterminisme de la production des œufs. Quoi qu'il en soit, il est évident que ces métacercaires ont un état physiologique assez proche de la progénèse.

C'est pourquoi nous avons tenu à signaler ce cas qui montre, une fois encore, que, chez les trématodes, la progénèse n'est pas une, mais se manifeste sous des états très variables : progénèse caractérisée, progénèse inconstante, progénèse approchée.

2. Cas de *Collyriclum faba* (Bremser 1831)

Nous croyons utile de rapprocher de la progénèse l'évolution probable d'un curieux trématode cysticole, évoluant chez les oiseaux.

Il a été trouvé pour la première fois dans la région de Bâle, en 1819, chez un pinson (*Spinus viridis* Koch (= *Fringilla spinus* L.), par Fr. Meissner, qui le prit pour un cysticerque. En 1831, Bremser et Fisher (*in* Schmalz), dans la région de Vienne, retrouvèrent ces petites tumeurs chez *Phyllopneuste sibilatrix* Brehm-Bechst et, à l'intérieur de ces kystes, une douve qu'ils désignèrent sous le nom de *Monostomum faba* en raison de sa ressemblance avec un grain de fève.

Willemoes Suhm (1873), chez *Passer domesticus* près de Gênes, puis A. Railliet (1898) chez un geai (*Garrulus glandarius* L. Vieill.), ont à leur tour signalé ce trématode.

W. Kossack, en 1911, créa pour ce parasite un genre nouveau, *Collyriclum*. Ce trématode, qui est un monostome, est donc désigné, aujourd'hui, sous le nom de *Collyriclum faba* (Bremser 1931).

Depuis cette époque, un certain nombre d'auteurs ont revu et étudié ce parasitisme. Un bref résumé de ces travaux est donné par G. Lesbouyries (1941) dans les lignes qui suivent, résumé auquel nous avons joint quelques détails supplémentaires. L.-J. Cole (1911) relate le premier cas de ce parasitisme aux Etats-Unis chez un moineau (fig. 66). W. A. Riley, en 1914, observe des exemples semblables dans le même pays.

En 1917, G. Jegen rappelle que 16 espèces de passereaux ont été signalés comme pouvant être atteints par ce parasitisme (région de Bâle, Suisse).

H. B. Ward (1917, p. 2) a considéré le parasite des Etats-Unis comme appartenant à une espèce distincte de celle d'Europe et a désigné l'espèce américaine sous le nom de *Collyriclum colei* H. B. Ward 1917. E. E. Tyzzer ne partage pas cette opinion et, après avoir minutieusement comparé les caractères de *Collyriclum faba* (Brem.) et ceux du *Collyriclum* des moineaux des Etats-Unis, il a conclu à la non-existence d'un caractère de discrimination pouvant justifier la création de l'espèce *colei*.

E. E. Tyzzer (1918), Hassall, Riley rapportent de nouveaux exemples chez des espèces sauvages (*Cyanocitta cristata* L. Strick.).

W. A. Riley et H. C. H. Kernkamp (1919) voient ce parasitisme chez *Planesticus migratorius migratorius* dans le Minnesota.

Ces mêmes auteurs signalent, en 1924, des kystes dus à *C. faba* sur des poussins (*Gallus domesticus* L.) et des dindons (*Meleagris gallopavo* L.), dans le Minnesota.

En 1926, G. Marotel observe à son tour une épidémie de cette affection en France, dans la Drôme, chez des dindonneaux (*Meleagris gallopavo* L.). Il décrit la maladie sous le nom de « monostomose cutanée du dindon ».

W. A. Riley, en 1931, décrit de nouveaux cas de monostomose du poulet et du dindon, du merle et du geai, aux Etats-Unis.

Enfin, Mac Intosh (1935) observe ce parasitisme chez la corneille (*Sitta carolinensis*), et F. Beaudette le signale encore en 1940 chez le pinson.

Habitat : Ce parasitisme détermine chez les oiseaux une maladie (collyriclose) caractérisée par l'existence de kystes cutanés pouvant atteindre un diamètre de 3-10 mm., ovalaires, et possédant généra-

lement un petit pertuis en leur centre. Ces kystes s'observent sur la face ventrale et surtout péricloacale des animaux infestés. Néanmoins, Riley et Kernkamp en ont rencontré sur la face interne de

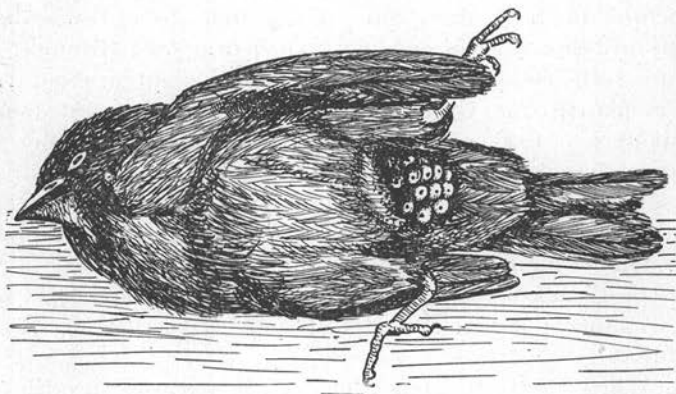


FIG. 66. — Localisation des kystes de *Collyricium faba* chez un moineau (d'après L. J. Cole, 1911)

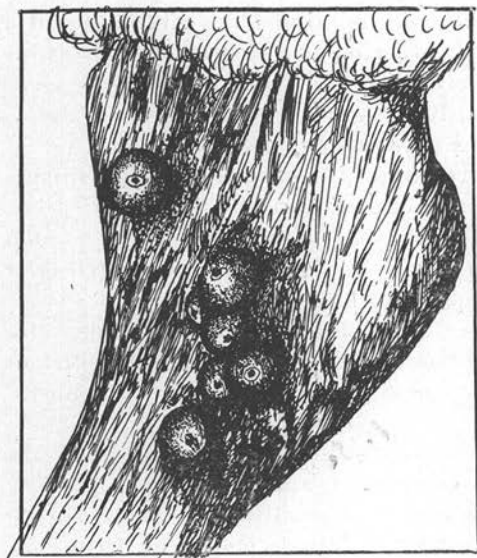


FIG. 67. — Kystes grandeur nature (patte de dindonneau) (d'après Riley et Kernkamp, 1924).

la cuisse (fig. 67) et, sur la face ventrale, un groupe de sept kystes dans la région pectorale ; dans quelques rares cas également, ces auteurs en ont signalé autour du bec et sur le cou.

Morphologie : Les tumeurs ont une surface unie et brillante, de couleur gris clair ; leur taille varie de 2-3 mm. à 10 mm. de diamètre. Les kystes anciens présentent une coque fibreuse foncée qui recouvre le pore apical. Ils sont le plus souvent agglomérés par cinq ou dix, offrant un aspect mûriforme (fig. 53).

D'après Marotel, ces kystes contiennent toujours deux vers,

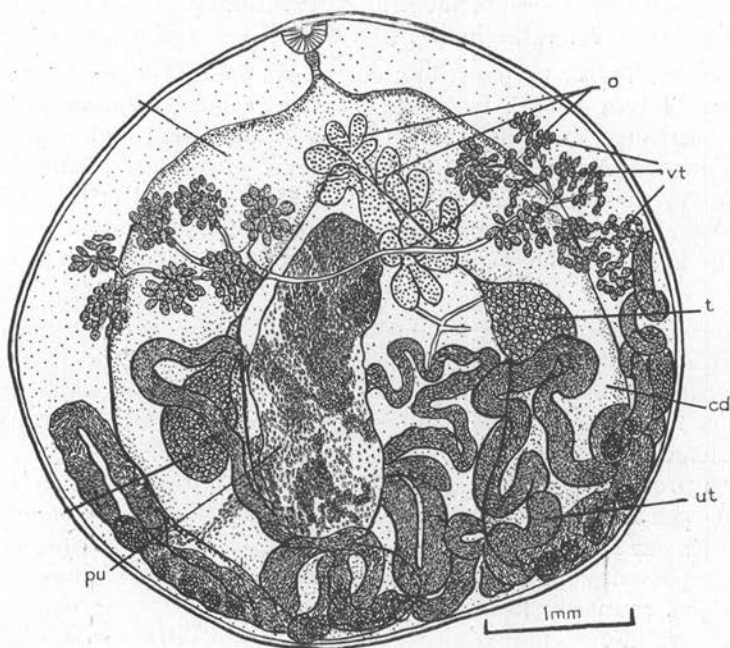


FIG. 68. — *Collyricium faba* ; préparation fixée et colorée. *cd* : caecum digestif ; *o* : ovaire ; *pu* : extrémité renflée de l'utérus remplie d'œufs ; *t* : testicule ; *ut* : utérus ; *vt* : vitellogènes (exemplaire provenant d'un moineau du jardin de l'Ecole de Droit de Lyon, communiqué par R.-Ph. Dollfus). (Orig.).

exceptionnellement trois (Railliet), presque incolores, gélatineux et transparents comme des méduses, placés ventre à ventre. Les deux distomes sont de taille inégale, l'un étant toujours beaucoup plus développé que l'autre ; il y a peut-être là l'indice d'un dimorphisme sexuel. Le corps en hémisphère mesure de 3 à 5 mm. de diamètre. La seule ventouse antérieure est petite (200-250 μ) ; le tube digestif comporte un pharynx globuleux, un œsophage court et deux longs caecums intestinaux se terminant au voisinage de l'extrémité postérieure du distome. Les deux testicules piriformes se trouvent dans la partie moyenne de l'animal, de part et d'autre d'un plan

sagittal médian ; l'ovaire en éventail tri- et multilobé se situe dans le tiers antérieur, au niveau des glandes vitellogènes disposées latéralement. L'utérus très développé se termine chez les individus âgés par une extrémité renflée en cornue. Glande coquillière et réceptacle séminal bien visibles. Les œufs operculés se comptent par milliers ($16-20\ \mu$ sur $10-12\ \mu$) et sont éliminés avec un pus brunâtre par l'orifice du kyste. Ils renferment un miracidium à la ponte. La vésicule excrétrice est volumineuse (fig. 68) (1).

Hôtes habituels : Ce parasite a été trouvé chez 16 espèces de passereaux (Jegen, 1917) : moineau, pinson, canari, bruant, hoche-queue, mésange, étourneau, geai (Railliet), fauvette, roitelet, linotte, chardonneret, merle, etc... Il a été observé ensuite aux Etats-Unis par W. A. Riley et H. Kernkamp (1924) chez le poulet et le dindonneau, et en 1926, en France, par Marotel chez le dindonneau. Ce distome avait déjà été signalé en France, en 1898, par Railliet chez un geai.

Longévité : Ce parasite semble avoir été trouvé surtout chez de jeunes animaux et il est intéressant de savoir que des oiseaux encore au nid, moineaux, passereaux, ont été trouvés infestés. Nous verrons l'importance de ce fait ultérieurement, en étudiant l'épidémiologie de cette curieuse infestation.

Il est probable que la longévité de ces parasites est faible chez les oiseaux peu infestés, car les animaux consommés dans les marchés, examinés par Riley et Kernkamp dans la région où la maladie sévissait, ne présentaient plus de kystes ; les vendeurs questionnés ont dit ne pas connaître la maladie.

Ces formations parasitaires se développent très rapidement. Marotel a signalé des *Collyriclum* adultes chez des dindons âgés de trois à huit semaines et à peine gros comme le poing. Cette rapidité de croissance, qui pour certains exemplaires s'est effectuée en un mois, est assez extraordinaire chez ces trématodes. D'après Marotel, les parasites en se développant produiraient « la dilatation progressive de la crypte cutanée », qui les abrite « en même temps que son inflammation, sa transformation en kyste réactionnel pisi-forme, et la chute de la plume ; les régions atteintes sont en effet déplumées. »

Distribution géographique : Cette affection a été observée dans les pays suivants : *En Europe* : Suisse (région de Bâle) ; Autriche (région de Vienne) ; *Allemagne* (Grünwald, Greifswald, Wurtem-

(1) Nous devons à notre amie, Mme Capaul, la reproduction des dessins empruntés aux auteurs figurant dans ce travail. Nous lui exprimons ici notre reconnaissance pour sa fidèle collaboration.

berg) ; Italie (régions de Gênes et de Sienne, et en Sardaigne) ; France (région de Lyon, Fixin, en Côte-d'Or, et Romans, dans la Drôme). En Amérique, aux Etats-Unis, dans les Etats de Minnesota, Maryland, Wisconsin, Massachussetts et New-York.

Rôle pathogène : Ces parasites semblent rarement entraîner la mort des animaux atteints. A moins de se trouver en présence d'une infestation intense, les tumeurs disparaissent assez rapidement, en particulier par un processus de nécrose bien étudié par Riley et Kernkamp (1924). Au cours d'une assez forte épizootie survenue chez de jeunes dindonneaux dans une ferme du Minnesota, en juin 1923, ces auteurs ont observé qu'un grand nombre de kystes se séparaient des téguments par sphacèle et tombaient sur le sol, entraînant la dissémination massive des œufs, déjà assurée par l'évacuation de ceux-ci par l'orifice des kystes. Cependant, une enquête ultérieure dans la même ferme ne permit plus de retrouver le parasite chez des dindons issus du même élevage. L'examen de poules atteintes l'année précédente par cette affection a montré, chez deux d'entre elles, des kystes apparemment jeunes, mais aucune trace de la précédente infestation.

Evolution : Les expériences de Riley (1931) qui, après culture des œufs de *Collyriclum faba*, a obtenu des miracidiums parfaitement actifs, rendent tout à fait improbable l'hypothèse de Jegen selon laquelle les œufs ne renferment pas de miracidiums ciliés, mais de jeunes trématodes qui se développeraient ultérieurement dans les téguments des animaux. D'après les observations et les recherches expérimentales de G. Jegen, il n'y aurait pas de cycle évolutif avec hôte intermédiaire, l'œuf avalé par l'oiseau lors de la dilacération du kyste passerait dans le nid avec les matières fécales ; l'embryon, dans lequel on reconnaît déjà deux individus, sortirait de l'œuf et pénétrerait dans un follicule de plume d'un très jeune oiseau. Le développement serait direct, sans migration larvaire.

D'après W. A. Riley (1931), qui a étudié les conditions dans lesquelles vivaient les poulets et dindons infestés, l'infestation n'existerait que chez des oiseaux ayant accès à des collections d'eau ; les œufs disséminés dans l'eau infesteraient des mollusques aquatiques ; le deuxième hôte intermédiaire serait des nymphes d'Odonates, qui émergent en grand nombre et sont consommés par les volatiles au début de l'été, période où se déclare habituellement l'infestation. Dans ces nymphes, W. A. Riley (1931, p. 207) a trouvé des métacercaires présentant des caractères très voisins de l'adulte de *Collyriclum*. Ainsi, selon cet auteur, le cycle

évolutif de ce parasite ressemblerait à celui des autres animaux du groupe comportant un premier stade chez un mollusque aquatique, un second chez une larve d'insecte, et l'évolution en adulte chez un oiseau dans des kystes sous-cutanés.

Epidémiologie : La bibliographie que nous avons faite ne nous permet pas de connaître d'une façon précise dans quelles conditions se fait l'infestation ; est-ce par la voie cutanée, comme pourrait le faire présumer la présence des parasites dans les follicules plumeux, ou par la voie digestive, avec migration ultérieure à travers organes et tissus vers cette localisation précise ?

Riley et Kernkamp, qui ont observé plusieurs épizooties aux Etats-Unis, optent pour l'infestation par la voie digestive : d'après ces auteurs, seuls les animaux ayant fréquenté les bords marécageux de lacs ou d'étangs, ou y ayant vécu, ont présenté la maladie, alors qu'elle n'a pas été observée chez des spécimens du même élevage demeurés au sec dans le poulailler ou loin de lieux humides.

Nous n'avons pas le droit d'affirmer que des métacercaires ingérées ne pourraient être attirées par un tactisme particulier vers la région abdominale ou péricloacale de l'animal parasité. On pourrait citer quelques cas de douves parasitant le foie, les poumons, etc. (*Fasciola hepatica*, *Paragonimus ringeri*), qui ont présenté des localisations exceptionnelles sous la peau. Néanmoins, ce point d'élection particulier présentait un caractère accidentel, qui n'existe pas dans le cas qui nous intéresse, et la pénétration de la larve infestante au stade cercaire et par la voie cutanée apparaît ici plus vraisemblable. Cela supposerait l'économie d'un stade évolutif, comme dans le cas de la progénèse. Diverses observations de métacercaires progénétiques, produites par la pénétration cutanée de la cercaire et provoquant des kystes cutanés, ont déjà été faites. Tel est le cas, vraisemblablement, de *Ratzia joyeuxi* (E. Brumpt, 1922) chez les discoglosses et de *Ratzia parva* (Stoss.) chez diverses *Rana*. Les œufs sont également libérés par la dégénérescence des kystes, qui tombent au fond de l'eau.

L'hypothèse de Riley et Kernkamp concernant le cycle évolutif de *C. faba* semble devoir être abandonnée depuis que nous avons appris que de tout jeunes moineaux, n'ayant pas encore quitté leur nid, avaient été trouvés porteurs de kystes de *Collyriclum*. Ce fait épidémiologique a été rapporté par G. Jegen, à Bâle, au cours d'une étude statistique sur ce parasitisme (1917). C'est la raison pour laquelle nous pensons qu'un cycle évolutif, s'effectuant chez des mollusques terrestres, pulmonés (limacidés, hélicidés), ou prosobranches (*Cyclostoma elegans*), rampant dans le nid en quête de

nourriture au contact des tout jeunes oiseaux, justifierait mieux l'infestation fréquente de ces jeunes animaux en période d'épidémie.

L'expérience seule permettra, par l'infestation de ces hôtes intermédiaires éventuels, de déterminer si certaines cercaires, éliminées par des mollusques coprophages, peuvent pénétrer directement dans les téguments d'un jeune oiseau pour y donner *in situ* des vers adultes véritables.

Si, au contraire, le cycle à trois hôtes était nécessaire à la maturité de ce trématode, le stade infectieux serait celui de métacercaire mûre, l'infestation devrait normalement se produire par la voie digestive, lorsque les parents gavent leurs petits avec des larves d'insectes ou des mollusques.

Mais on s'expliquerait mal, dans ces conditions, pourquoi les jeunes oiseaux sont plus sensibles au parasitisme que les individus âgés qui, d'après les statistiques de Jegen, ne sont jamais infestés. Enfin, signalons encore, comme venant à l'appui de notre hypothèse de cycle évolutif abrégé par l'intermédiaire de mollusques terrestres, l'observation faite par la plupart des auteurs de l'apparition de la maladie seulement en saison humide. Elle n'a, en effet, jamais été signalée quand la saison printanière était sèche. Il est certain que lorsque la pluie tombe fréquemment, la faune malacologique terrestre sort en masse, devient ambulatoire, et la probabilité d'infestation, si le parasitisme existant dans une région donnée lui était imputable, en serait considérablement accrue.

Remarquons qu'ici encore le parasitisme semble pouvoir se maintenir pendant de longues années dans les mêmes gîtes : à Bâle, en Suisse, en effet, il a été signalé par Meissner, Imhoff en 1835, Miescher en 1838, Kossack en 1911, Jegen, en 1915 et 1917.

Nous ne connaissons rien sur la durée d'infestation des mollusques terrestres, et sur leur possibilité endémique pendant les saisons sèches. E. Meyerhof et M. Rothschild (1940) ont étudié de façon remarquable le nombre de cercaires pouvant être émis par un seul mollusque au cours de son existence : ayant isolé un seul exemplaire de *Littorina littorea*, déjà infesté par *Cryptocotyle lingua* (*Heterophyidae*) et à l'abri de toute nouvelle infestation, nourri pendant cinq ans avec des algues marines. *Ulva* sp., des cercaires ont été émises continuellement pendant cette longue période à raison de 3.300 cercaires par jour pendant la première année et environ 830 pendant les quatre suivantes, ce qui porte leur total pendant la vie du mollusque à plusieurs millions.

Le printemps de cette année s'étant montré très humide après plusieurs années de sécheresse, nous avons recherché ce parasite

en Indre-et-Loire, à la Station expérimentale de Richelieu, en vue de commencer une étude statistique de cette infestation.

Nous avons examiné les animaux suivants (1) :

2 *Buteo buteo* (L.) (buse) ; 1 *Caprimulgus europaeus* L. (engoulevent) ; 9 *Chelidon rustica* (L.) (hirondelle), dont 5 jeunes trouvés dans le nid ; 5 *Columba palumbus* L. (ramier), dont 2 jeunes pris au nid ; 1 *Columba* sp. (pigeon) ; 2 *Colymbus ruficollis* (grèbe) ; 4 *Corvus corone* L. (corneille) ; 2 *Dryobates medius* (L.) (pic rouge) ; 5 *Emberiza cirrus* L. (bruant des haies), dont un exemplaire présentait, sur le bord supérieur de l'orifice cloacal, une tumeur lenticulaire formée de petits kystes de nature non vermineuse ; 1 *Erythacus rubecula* (L.) (rouge-gorge) ; 9 *Gallinula chloropus* (L.) (poule d'eau) ; 2 *Garrulus glandarius* (L.) (geai) ; 2 *Phylloscopus rufus* Bechst (pouillot) ; 5 *Pica pica* (L.) juv. (pie) ; 2 *Sitta europea* L. (sittelle) ; 2 *Strix aluco* L. (hulotte) ; 1 *Sturnus vulgaris* L. (étourneau) ; 5 *Turdus merula* L. (merle), dont 3 jeunes pris au nid ; 3 *Turtur turtur* (L.) juv. (tourterelle) ; 1 *Upupa epops* L. (huppe) ; enfin 12 très jeunes oiseaux non déterminés (fauvettes, mésanges ?), pris au nid au printemps.

Soit un total de 22 très jeunes oiseaux pris au nid, pour la plupart au printemps, et 52 d'âges divers.

Tous ces animaux étaient indemnes, ce qui semblerait indiquer que ce parasitisme n'existe pas dans la région de Richelieu, cette année tout au moins.

CONCLUSIONS GENERALES

Nous souhaitons avoir fait apparaître l'intérêt biologique de la progénèse chez les trématodes digénétiques.

Ce processus de développement, rare dans ses manifestations à côté du cycle normal, a été néanmoins signalé déjà dans des familles très diverses (*Allocreadiidæ*, *Brachycœlidæ* (?), *Clinostomidæ*, *Coitocœcidæ*, *Gorgoderidæ*, *Hemiuridæ*, *Heterophyidæ*, *Lecithodendriidæ*, *Monorchiidæ*, *Opeocœlidæ*, *Opisthorchiidæ*, *Plagiorchiidæ* (= *Lepodermatidæ*), *Psilostomidæ* (voir tableau I, T. XXV, p. 403 et suiv.).

Dans de nombreux cas, les auteurs (2) n'ont pas hésité à consi-

(1) Nous devons une grande partie de ces oiseaux à l'excellent chasseur qu'est le Dr E. Biocca, auquel nous adressons ici nos sincères remerciements.

(2) Pontallié (1851), Villot (1870), Cooper (1915), Brumpt (1922), Stafford (1931), Hopkins (1934), Abernathy (1937), Sercowa et Bychowsky (1940), Joyeux (1943), Dickerman (1945), Buttner (1950).

dérer les distomes progénétiques observés par eux comme des adultes véritables, sans peut-être réaliser pleinement les conséquences d'une telle affirmation : le plus souvent, en effet, ils n'ont mentionné le fait que comme un phénomène tératologique *sans portée évolutive*.

R.-Ph. Dollfus (1929) a été le premier sans doute à soulever nettement la question de l'existence éventuelle d'un cycle abrégé chez les trématodes digénétiques, lors de son étude comparée des métacercaires progénétiques de *Ratzia joyeuxi* (Brumpt 1922) et de *R. parva* (Stossich 1904).

Nous avons démontré que *ce cycle abrégé existe*, qu'il est appelé à jouer un rôle dans *la conservation de l'espèce*.

Nous avons pu, en effet, dans le cas de *Paralepoderma brumpti* n. sp., au cours de trois passages successifs, infester les mollusques, hôtes intermédiaires, à partir des œufs de métacercaires progénétiques.

Nous avons vu également que chez un hôte présumé définitif, tel que *Natrix viperinus* ou *N. natrix*, ces formes progénétiques ne faisaient que survivre, et que les métacercaires immatures y dégénéraient rapidement.

Le nombre considérable d'œufs produits par la métacercare de *P. brumpti* en fait l'homologue d'un adulte ; ces œufs s'étant montrés infestants, ce cycle se suffit donc à lui-même.

L'inutilité de l'hôte définitif a été prouvée encore dans le cas de *Ratzia joyeuxi* (E. Brumpt, 1922), et il est probable que son cycle abrégé sera bientôt découvert.

Dans les cas de progénèse obligatoire avec grosse production d'œufs, il y a ainsi de fortes présomptions pour que le cycle se perpétue sans le concours d'un hôte définitif.

Le développement de la progénèse obligatoire semble peu influencé par les facteurs externes. Abstraction faite des facteurs saisonniers ou climatiques qui peuvent ralentir ou accélérer l'évolution, il demeure vraisemblablement sous l'entière dépendance des *facteurs héréditaires*.

Chez les trématodes à *progénèse accidentelle*, le problème est plus nuancé. Il se peut que sa manifestation soit imputable au génotype d'une souche mutée. Mais quel serait, dans ce cas, le *caractère de la mutation* ? La souche mutée est-elle *condamnée* à la progénèse, ce qui impliquerait la coexistence de souches progénétiques et non progénétiques dans une même espèce, ou seulement *sensibilisée* à ce processus ?

Dans l'un et l'autre cas, la progénèse peut être facultative, le processus normal et progénétique coexistant à l'intérieur d'une

même espèce. De fait, nous avons souvent observé, côte à côte chez le même hôte, des métacercaires de même taille, les unes normales, les autres progénétiques.

Mais, dans le premier cas, celui où, dans la souche mutée, la métacercaire homozygote pour le gène deviendrait constamment progénétique, le rôle des facteurs externes se bornerait sans doute à assurer à la progénèse une efficacité plus ou moins complète ; tandis que dans le second cas, celui où la souche serait simplement sensibilisée à la progénèse, la manifestation du phénomène ne pourrait se produire que sous l'influence des conditions du milieu.

Nous avons pu étudier, chez *Pleurogenes medians* (Olss.), l'action de facteurs externes tels que la température, l'éclairement, la nature de l'hôte, et mesurer leur action sur l'accélération ou l'accentuation de la progénèse. Nous avons obtenu des kystes mûris précocement à la chaleur, montrant dès le début d'avril une grande activité génitale chez un hôte particulièrement favorable, non étudié jusqu'alors, la larve de *Sialis lutaria*. Jusqu'à quel point ces facteurs peuvent-ils assurer à la progénèse son plein effet, comme dans le cas de progénèse obligatoire de *Paralepoderma brumpti* ? C'est ce qui ne pourra être établi que si des mollusques neufs, infestés avec les œufs pondus par une métacercaire progénétique de *Sialis* par exemple, émettent des cercaires du type « virgula » de *Pleurogenes medians*.

Rappelons que d'autres auteurs ont constaté également cette action de l'hôte sur la manifestation de la progénèse. Kwang Wu (1938), ayant trouvé des métacercaires progénétiques de *Phyllo-distomum lesteri* sp. nov. chez *Palæmon asperulus* von Marten et *P. nipponensis* de Haan (crevettes d'eau douce), observe que les glandes génitales de ces crustacés n'abritent que des formes immatures, tandis que le foie montre au contraire des métacercaires à tous les degrés de développement, dont les plus évoluées produisent de 1 à 116 œufs.

Dickerman (1945) signale d'autre part ce fait surprenant de l'apparition de trois types différents mais constants de *Cercaria macrostoma* (E. C. Faust) chez des *Goniobasis* de Bass-Island, à l'ouest du lac Érié. Le plus petit des trois types de distome larvaire (4 mm.) était seul progénétique. On sait que l'évolution séparée chez des poissons de ces trois types de cercaires a toujours donné des vers adultes morphologiquement identiques. Ceci laisse à penser que les *Goniobasis* appartenaient peut-être à des espèces différentes, dont le métabolisme produisait ces effets variables sur le développement morphologique et sexuel des cercaires.

Ne pouvant conclure sur la nature des facteurs qui sont à l'ori-

gine de la progénèse facultative chez les trématodes digénétiques, nous dirons seulement qu'elle représente une forme de transition hésitant encore entre les deux processus évolutifs, normal et progénétique ; ses modalités restent conditionnées par l'action du milieu dans lequel elle se développe.

Le cas de *Lepinseniella pellucida* Jägsk., nous a paru intéressant à signaler, car il représente une forme de développement larvaire toute proche de la progénèse. Peut-être existe-t-il d'autres cas semblables. Leur étude apporterait une contribution utile aux recherches sur le déterminisme de la progénèse chez les trématodes digénétiques.

Que manque-t-il, en effet, à de telles métacercaires pour devenir progénétiques ? La production d'œufs qui se déclenche immédiatement par simple passage chez un hôte vertébré. Nous regrettons de n'avoir pu poursuivre plus avant l'étude de l'action de certains milieux biologiques sur le développement de diverses espèces progénétiques ; elle permettrait peut-être d'isoler le rôle physiologique de certaines substances sur la progression du développement de la métacercarie.

L'étude du développement, abrégé ou normal, montre que l'évolution se réalise, par étapes progressives, sous l'effet d'une succession de déterminismes physico-chimiques : déterminisme de la croissance, de la maturation sexuelle, de la fécondation des œufs, de leur segmentation et de leur éclosion. L'hôte définitif possède parfois les facteurs nécessaires, non seulement au développement parfait du ver adulte mais à la maturation des œufs ; dans d'autres cas, les œufs ont besoin d'un séjour supplémentaire dans le milieu extérieur pour venir à maturité (*Fasciolidæ*, *Strigeidæ*, *Echinostomidæ*, *Allocreadiidæ*), ou encore du milieu intestinal d'un mollusque pour permettre leur éclosion (*Plagiorchiidæ*, *Opisthorchiidæ*).

La présence chez un hôte intermédiaire de certains complexes physico-chimiques, que le distome trouve habituellement chez son hôte définitif, suffirait à rendre compte, ainsi, de sa maturation précoce.

Il est des cas de progénèse où le problème du développement se trouve curieusement résolu à l'intérieur du kyste : tel est le cas de *Pleurogenes medians*, dont l'enveloppe kystique est double et parfois triple, la plus externe étant incrustée de chitine et de mélanine. Malgré le filtrage opéré, les sucs nutritifs admis par osmose à travers ces membranes suffisent à assurer la maturation génitale du distome et le déterminisme de la ponte à l'intérieur du kyste, ainsi que nous l'avons observé.

Deux cas, non moins remarquables à cet égard, sont ceux de *Plagioporus cooperi* (Hunter et Bangham, 1932) (*Allocreadiidæ*) et de *Coitocæcum anaspidis* V. V. Hickman, 1934 (*Coitocæcidæ*). Dans le premier, la métacercaire trouvée dans le corps transparent d'une nymphe d'éphémère (*Blasturus cupidus*, Say) montrait de très nombreux œufs contenant des miracidiums ; en outre, des miracidiums éclos circulaient librement dans les tissus de la nymphe, se déplaçant à travers tout le corps. Dans le second cas, V. V. Hickman décrit chez des amphipodes des genres *Anaspides* et *Gammarrus*, une métacercaire progénétique portant d'innombrables œufs qui se répandent dans le kyste ; le kyste éclate et les œufs, ainsi que les miracidiums libérés, se répandent dans les sinus sanguins des crustacés infestés.

Citons un dernier exemple de cette étonnante réunion, en un milieu étroitement fermé, de tous les facteurs physiologiques qui concourent au développement complet d'un distome : c'est celui observé par E. E. Dickerman pour *Cercaria sagittaria*. Cet auteur rapporte avoir vu, chez des mollusques parasités par ce trématode, des rédies contenant des cercaires mûres ; celles-ci avaient parfois pondu déjà de nombreux œufs avec miracidiums qui souvent étaient éclos et libres dans la rédie.

La manifestation de la progénèse chez un certain nombre d'espèces de trématodes ne semble pas toujours aller de pair avec une adaptation parfaite au milieu dans lequel elle est appelée à se perpétuer. L'analyse que nous avons pu faire de la reproduction chez deux espèces de trématodes à progénèse obligatoire, *Ratzia joyeuxi* (E. Brumpt, 1922) et *Paralepoderma brumpti* (A. Buttner, 1950) en semble un témoignage.

Chez *Ratzia joyeuxi*, l'appareil sexuel, mâle et femelle, est très développé ; cependant, il est impossible de déceler le moindre spermatozoïde dans le tractus génital ; le *receptaculum seminis*, la vésicule séminale, ne contiennent que quelques concrétions ou des globules de graisse ; les testicules ne sont pas fonctionnels et dégénèrent rapidement. Les œufs néanmoins se développent normalement et les miracidiums sont bien formés à l'intérieur de la coque. Pour *Ratzia parva* (Stoss.), le processus est le même et Ch. Joyeux dit avoir vu l'éclosion des miracidiums dans le milieu extérieur. L'apparition d'une mutation, rendant soudain inutile l'activité physiologique de l'appareil sexuel mâle, justifierait, semble-t-il, cette surprenante carence, mais aucune velléité d'adaptation à la parthénogénèse, avec développement de l'ovaire et disparition corrélative du tractus génital mâle, ne paraît s'être produite.

Au cours d'un essai d'évolution de métacercaires de *Ratzia*

joyeuxi chez une couleuvre fer à cheval (*Zamenis hippocrepis*), nous avons constaté la présence de très nombreux spermatozoïdes dans la vésicule séminale des trois seules *Ratzia* retrouvées dans son intestin.

Cette espèce de trématode posséderait donc un double mécanisme de reproduction : la parthénogénèse et la fécondation.

Des expériences ultérieures permettront seules de dire si les deux processus se manifestent successivement chez des individus appartenant à une même espèce (ce qui impliquerait l'éveil de l'activité testiculaire de la métacercaire lors de son passage dans le tube digestif de *Zamenis hippocrepis*), ou s'ils existent séparément chez deux variétés différentes ; nous pensons, en raison de la maturité acquise par les métacercaires de *Ratzia joyeuxi* avant leur ingestion, qu'il y a plutôt deux variétés distinctes. C'est pourquoi nous avons donné aux trois distomes retrouvés dans l'intestin de la couleuvre fer à cheval le nom de *Ratzia joyeuxi inexpecta* nov. var.

Chez *Paralepoderma brumpti*, l'étude sur coupes sériées du processus de fécondation permet de conclure, de façon certaine, à une autofécondation ; cependant le pore génital, qui n'est pas fonctionnel, rend impossible l'évacuation des œufs dans le kyste. Ceux-ci sont emprisonnés à l'intérieur du distome et le distome lui-même reste captif dans les tissus de son hôte. Cet hôte n'a souvent qu'une vie aquatique temporaire. S'il s'agit par exemple de têtards de tritons, de crapauds ou de grenouilles rousses, après la métamorphose, l'animal adulte, terrestre, entraînera loin des mollusques réceptifs un important pourcentage d'individus progénétiques.

Dans ces conditions, les seules chances d'évolution des œufs de la métacercaire progénétique demeurent soit dans la mort du têtard dont la décomposition des tissus libérera les kystes, soit dans l'ingestion de ce batracien par un animal prédateur (couleuvres, poissons, oiseaux), qui restituera les œufs avec ses déjections.

Ce mécanisme, évidemment défavorable à la dissémination des œufs, rend plus incertaine la perpétuation de l'espèce. Il semble donc ici également qu'à la mutation brusque ne soit pas venu se joindre un processus adaptatif favorisant sa conservation.

Multiple dans ses manifestations, mais incertaine quant à sa persistance, la progénèse chez les trématodes a-t-elle tendance à régesser ou à se développer ? Le phénomène est peut-être moins rare qu'on ne le pense, mais, en raison de son adaptation souvent imparfaite, il se peut que la sélection n'accorde qu'une existence éphémère à certains cas restés ainsi inaperçus. L'apparition de la progénèse a peut-être le caractère imprévisible attaché aux mutations. Une fois créée, sa pérennité pourra être assurée par des condi-

tions favorables à son évolution (*Pleurogenes medians*), ou parce qu'elle porte en elle-même les éléments nécessaires à sa conservation (*Ratzia joyeuxi*, *R. parva*, *Paralepodërma brumpti*).

L'étude de la progénèse nous apporte des éléments intéressants en ce qui concerne l'origine du parasitisme des trématodes.

Comme chacun le sait, le cycle évolutif de ces helminthes présente des degrés divers de complexité. Il y a toujours un premier stade chez un mollusque, aquatique ou terrestre, chez lequel se développent les formes larvaires aboutissant aux cercaires.

Dans un premier groupe de distomes, ces cercaires s'enkystent, soit chez le mollusque où elles sont nées (corps, sporocyste, ou rédie), soit, plus fréquemment, chez des arthropodes, des batraciens ou des poissons. Ces différents hôtes de la métacercare, ingérés par l'hôte définitif, permettent l'évolution des kystes en vers adultes : ceci est le schéma normal du cycle à trois hôtes des trématodes digénétiques. Toutefois, dans des cas exceptionnels, que l'on rencontre dans la famille des *Strigeidæ*, il existe trois hôtes intermédiaires et un hôte définitif. Ce cycle à quatre hôtes se rencontre chez certains *Alaria*, en particulier *Alaria tetracystis*.

Dans un second groupe de trématodes, qui comprend des familles telles que celle des *Schistosomidæ*, ou encore des *Azygiidæ*, le stade métacercare n'existe pas et la cercare pénètre directement chez l'hôte définitif. Cependant les *Schistosomidæ*, qui ont ce cycle relativement simple, figurent parmi les distomes les plus évolués puisqu'ils sont tous à sexes séparés. Le gonochorisme n'est certainement pas primitif chez les trématodes ; néanmoins, nous voyons qu'il ne semble pas s'être acquis de pair avec la complexité du cycle.

Il ne paraît pas possible qu'un trématode libre ancestral ait pu s'adapter d'emblée à plusieurs hôtes différents pour assurer sa perpétuité. L'adaptation au parasitisme et la complexité croissante du cycle semblent dues, au contraire, à des adaptations progressives, fixées au cours de l'évolution.

Les diverses manifestations de la progénèse sont-elles des témoignages vivants des étapes successives qui ont marqué l'établissement du cycle évolutif actuel ? Marquent-elles, au contraire, un retour progressif vers un système évolutif plus direct et apparemment primitif ?

Survivances ou régressions, ces cycles abrégés éventuels présentent en tout cas des degrés variables de condensation : les cercaires progénétiques à œufs mûrs, les métacercaires progénétiques de mollusques ont en puissance une évolution complète chez un seul hôte. Le cas de *Paralepodërma brumpti* montre un degré supérieur de complexité, celui du cycle à deux hôtes ; néanmoins, vis-à-vis

des autres *Plagiorchiidæ*, dont l'évolution comporte toujours trois hôtes, ce cycle progénétique marque une tendance très nette vers la simplification.

Au cours de cette longue étude sur la progénèse, nous avons abordé un grand nombre de problèmes qui sont loin d'être résolus. Avant d'achever ce travail, nous voudrions en signaler quelques-uns parmi les plus attachants :

- Etude génétique de la progénèse des trématodes.
- Influence du milieu et en particulier du métabolisme de l'hôte sur le développement progénétique.
- Etude physiologique de la progénèse : cultures de métacercaires progénétiques sur différents milieux biologiques.
- Etude du développement de formes apparentées (*Levinseniella pellucida*).
- Etude d'un certain nombre de cycles abrégés :
 - Cercaires progénétiques (en particulier, *C. sagittaria*, Dickerman, 1945).
 - Ratzia joyeuxi* (E. Brumpt, 1922). Existe-t-il une variété biologique de ce trématode (*Ratzia joyeuxi inexpectata*) ?
 - Paralepoderma progeneticum*, A. Buttner, 1950.
 - Pleurogenes medians* (Olsson, 1876).

Ces questions feront longtemps encore l'objet de nos recherches et susciteront, espérons-nous, l'intérêt d'autres chercheurs.

BIBLIOGRAPHIE

- AEERNATHY (C.). — Notes on *Crepidostomum cornutum* (Osborn). *Trans. Amer. Micr. Soc.*, **LVI**, 1937, 206-207.
- AMEEL (D. J.). — The life history of *Crepidostomum cornutum* (Osborn). *Jl. Parasit.*, **XXIII**, 1937, 218-220.
- ANDERSON (M. G.). — Gametogenesis in primary generation of a digenetic trematode, *Proterometra macrostoma*, Horsfall, 1933. *Trans. Amer. micr. Soc.*, **LIV**, 1935, 271-297.
- BAER (J. G.) (1930). — Voir Joyeux (Ch.), Noyer (Rondeau du) et Baer (J. G.).
- BAER (K. E. von). — Beiträge zur Kenntniss der niederen Thiere. *Nova Acta Leop. Carol.*, **XIII**, Bd. 2, 1827, 523-762.
- BALAZET (L.) et CALLOT (J.). — Trématodes de Tunisie, *Heterophyioidea* (Note préliminaire). Notes et Informations. *Ann. Paras. hum. et comp.*, **XVI**, 1938, 562.
- BALAZET (L.) et CALLOT (J.). — Trématodes de Tunisie (3). Superfamille *Heterophyioidea*. *Arch. Inst. Pasteur Tunis*, **XXVIII**, 1939, p. 57-58 (fig. 4, F).
- BARBAGALLO (A.). — Sulla durata della vitalità degli endopa rassiti animali racchiusi entro gli organi dopo la morte dei loro ospiti. *Arch. Parasit.*, **IV**, 1901, p. 540.

- BAYLIS (H. A.). — Helminths and evolution. In *Evolution*, éd. de Beer, Oxford, 1938, 249-270.
- BAUN (M.). — *Vermes*. In Bronn's Klass. u. Ordnung. d. Thier-Reichs, Leipz., 4, Abt. I, A, Lief. 28-30, 1893, 817-925.
- BREMSER. — In Schmalz, XIX, *Tabulae anatomian entozoorum illustrantes*. Dresdae et Lipsiae, 1831, 11-16.
- BROCHER (F.). — *L'aquarium de chambre*. Paris, 1913. PAYOT ET CIE édit.
- BROWN (F. J.). — Some fresh-water larval trematodes from Cheshire. *Parasitology*, XXIII, 1931, 88-98.
- BRUMPT (E.). — *Précis de Parasitologie*, 3^e édition, Paris, 1922, p. 334, MASSON ET CIE édit.
- Observations biologiques diverses concernant *Planorbis (Australorbis) glabratus*, hôte intermédiaire de *Schistosoma mansoni*. *Ann. Paras.*, XVIII, 1941, p. 15-17.
- Etude morphologique et biologique de *Xiphidiocercaria polyxena* n. sp. produisant des infections mortelles chez les larves de Culicides. *Ann. Paras.*, XX, 1944-1945, 97-117.
- Présence, en Corse, d'*Alaria tetracystis* (Gastaldi, 1854) chez la couleuvre à collier (*Tropidonotus natrix*) et cycle évolutif probable de ce parasite. *Ann. Paras.*, XX, 1944-1945, 118-124.
- Recherches biologiques diverses concernant le cycle évolutif du trématode *Opisthioglyphe ranae (Plagiorchiidae)*. *Ann. Paras. hum. et comp.*, XX, 1944-1945, 209-243.
- Cycle évolutif du trématode *Leptophallus nigrovenosus*, parasite de la couleuvre à collier (*Tropidonotus natrix*), et expérimentalement de la vipère (*Vipera aspis*). *Ann. Paras. hum. et comp.*, XX, 1944-1945, 244-262.
- *Précis de Parasitologie*, 6^e édit., Paris, 1949. MASSON ET CIE édit., note infrapaginale, p. 580.
- BRUMPT (E.) et BUTTNER (A.). — Pouvoir infectieux des métacercaires d'Echinostomidés. *Ann. Paras. hum. et comp.*, XXIV, 1949, 9-15.
- Rôle pathogène de certaines cercaires d'Echinostomidés s'enkystant dans les reins des têtards. *Ann. Paras. hum. et comp.*, XXIV, 1949, 16-24.
- BRYANT (F.). — Oogenesis and spermatogenesis in *Cercaria macrostoma* Faust, 1918. *Jl. Alabama Acad. Sci.*, VIII, 1936, 33.
- BUTTNER (A.). — Première démonstration expérimentale d'un cycle abrégé chez les Trématodes digénétiques (*Plagiorchis brumpti* n. sp.). *C.R. Acad. Sci.*, CCXXX, 9-1-1950, 235-236.
- Première démonstration expérimentale d'un cycle abrégé chez les Trématodes digénétiques. Cas du *Plagiorchis brumpti*, A. Buttner, 1950. *Ann. Paras. hum. et comp.*, XXV, 1950, 21-26.
- (1949). — Voir Brumpt (E.) et Buttner (A.).
- CABLE (R. N.) (1941). — Voir Hunninen (A. V.) et Cable (R. N.).
- (1943). — Voir Hunninen (A. V.) et Cable (R. N.).
- CAHN (A. R.). — Life history of a new fork tailed cercaria. *Jl. Paras.*, XIII, 1927, 222.
- CALLOT (J.). — Trématodes du Sud-Tunisien et en particulier du Nefzaoua. *Ann. Paras. hum. et comp.*, XIV, 1936, 142-143.
- (1938). — Voir Balozet (L.) et Callot (J.).
- (1939). — Voir Balozet (L.) et Callot (J.).
- (1935). — Voir Dollfus (R.-Ph.), Desportes (C.) et Callot (J.).

- CHOLODOWSKI in SKRIABINE (K. I.). — Contribution à la biologie d'un trématode, *Lecithodendrium chilostomum* (Mehl, 1831). *C.R. hebd. Soc. Biol.*, **LXXVIII**, 1915, 751-754.
- CLEAVE (H. J. v.) and MUELLER (J. F.). — Parasites of Oneida Lake fishes. Part III. A biological and ecological survey of the worm parasites. *Roosevelt Wild Life Ann.*, **III**, 1934, 161-334.
- CLEAVE (J. van) (1945). — Voir Leigh (W. H.) et Cleave (J. van).
- COLE (L. J.). — A trematode parasite of the English sparrow in the United States. *Bull. Wisc. Nat. Hist. Soc.*, Milwaukee, **IX**, 1911, 42-48.
- COOPER (A. R.). — Trematodes from marine and fresh-water fishes, including one species of ectoparasitic turbellarian. *Trans. Roy. Soc. Can.*, Sect. 4, Ser. 3, **IX**, 1915, 181-199.
- CRAWFORD (W. W.). — An unusual case of sexually mature Trematode from the body cavity of a diving-beetle. *Jl. Paras.*, Urbana, **XXVI**, 1940, suppl., p. 32.
- GREPLIN (F. C. H.). — *Monostomum faba Bremseri*. *Arch. f. Naturgeschichte*, 5. Jahrg., 1, Bd., 1839, 1-8.
- DAWES (Ben). — Sur une tendance probable dans l'évolution des trématodes digénétiques. *Ann. Paras. hum. et comp.*, **XIV**, 1936, 177-182.
- *The Trematoda*. Cambridge, 1946. Cambridge University Press.
- DESPORTES (C.) (1935). — Voir Dollfus (R.-Ph.), Callot (J.) et Desportes (C.).
- DICKERMAN (E. E.). — A new cysticercous cercaria with notes on its life-cycle. *Jl. Paras.*, **XVIII**, 1931, 116.
- Studies on the Trematode family *Azygiidae*. I. The morphology and life-cycle of *Proterometra macrostoma* Horsfall. *Trans. Amer. micr. Soc.*, **LIII**, 1934, 8-21.
- Studies on the Trematode family *Azygiidae*. II. Parthenitae and Cercariae of *Proterometra macrostoma* (Faust). *Trans. Amer. micr. Soc.*, **LXIV**, 1945, 138-144.
- Studies on the Trematode family *Azygiidae*. III. The morphology and life-cycle of *Proterometra sagittaria*. *Trans. Am. micr. Soc.*, **LXV**, 1946, 37-44.
- DIESING (K.). — Revision der Myzhelminthen, Abteilung Trematoden. *S. B. Akad. Wiss. Wien.*, **XXXII**, 1858, 307-390.
- DOLLFUS (R.-Ph.). — Remarques sur le cycle évolutif des Hémierides. *Ann. Paras. hum. et comp.*, **I**, 1923, 345-351.
- Polyxénie et progénèse de la larve métacercaire de *Pleurogenes medians* (Olss.). *C.R. Acad. Sci.*, Paris, juillet 1924, p. 28.
- Sur une métacercaire d'Hémieride (Trematode Digenea). *Bull. biol. France et Belgique*, **LXI**, 1927, 49-58.
- Existe-t-il des cycles évolutifs abrégés chez les trématodes digénétiques ? Le cas de *Ratzia parva* (Stossich, 1904). *Ann. Paras. hum. comp.*, **VII**, 1929b, 196-203.
- Métacercaire progénétique chez un planorbe. *Ann. Paras. hum. comp.*, **X**, 1932a, 407-413.
- Cycle évolutif d'un Trématode du genre *Coitocaecum* W. Nicoll. Progénèse de la larve métacercaire chez des Amphipodes. *C.R. Acad. Sci.*, **CCVII**, 1938, p. 431.
- Sur une cercaire ophthalmoxyphidiocercue, *Cercaria isopori*, et sur la délimitation des *Allocreadioidea*. *Ann. Parasit. hum. et comp.*, **XXIV**, 1949, 424-435.

- DOLLFUS (R.-Ph.). — Variations anatomiques chez *Distomum cloacicola* Max Lühe 1909. *Ann. Paras.*, **XXV**, 1950, p. 141-149.
- , CALLOT (J.) et DESPORTES (C.). — *Distoma isostoma* Rudolphi, 1819, parasite d'*Astacus*, est une métacercaire d'*Orehipedum*. *Ann. Paras. hum. et comp.*, **XIII**, 1935, 116-132.
- DUBOIS (G.). — *Les cercaires de la région de Neufchâtel*. Thèse de Sciences, Neufchâtel, 1929, 177 pp.
- FAUST (E. C.). — Two new cysticercous cercariae from North America. *Jl. Paras.*, **IV**, 1918, 148-155.
- FERGUSON (M. S.). — Development of Trematode metacercariae into adult worms in sterile cultures. *Jl. Paras.*, Alabama, **XXV**, 1939, Suppl., 13.
- Encystement and sterilisation of metacercariae of the avian Strigeid Trematode, *Posthodiplostomum minimum* and their development into adult worms in sterile cultures. *Jl. Parasit.*, **XXVI**, 1940, 359-372.
- FUHRMANN (O.). — Trematoda. In Kükenthal und Krumbach. *Handbuch d. Zool.*, **2**, 1928, part 2, 1-140.
- GALLIEN (L.). — Sur l'évolution de la génération issue des formes néoténiques de *Polystomum integerrimum* Froelich. *C.R. Acad. Sci.*, **CXCV**, 1932, 77-79.
- Sur la reproduction néoténique chez *Polystomum integerrimum* Froelich. *C.R. Acad. Sci.*, **CXCIV**, 1932, 1852-1854.
- GASTALDI (B.). — Cenni sopra alcuni nuovi elminti della *Rana esculenta* con nuova osservazione sul *Codonoecephalus mutabilis* Diesing, 1854, 14 pp., 2 pl., Turin.
- GIARD (A.). — *Exposé des titres et travaux scientifiques* (1869-1896). Paris, 1896, 174. Lahure édit.
- GRASSÉ (P. P.). — *Parasites et Parasitisme*. Paris, 1935, Armand Colin édit., 224 pp.
- HASSALL (A.) (1908). — Voir Stiles (C. W.) et Hassall (A.).
- HENDERSON (H. E.). — The cercaria of *Crepidostomum cornutum* (Osborn). *Trans. Amer. microsc. Soc.*, **LVII**, 1938, p. 165-172, pl. fig. 1-5.
- HICKMANN (V. V.). — On *Coitocaecum anaspidis* sp. nov., a trematode exhibiting progenesis in the fresh-water crustaceum *Anaspides tasmaniae* Thompson. *Parasitology*, **XXVI**, 1934, 121-128.
- HOLLANDE (A. C.). — Réactions des tissus du *Dytiscus marginalis* L. au contact des larves de Distome enkystées aux parois du tube digestif de l'Insecte. *Arch. zool. exp. gén.*, **XIX**, 1920, 543-563.
- HOPKINS (S. H.). — The papillose *Allocreadiidae*. *Illin. Biol. Monogr.*, **XIII**, 1934, 1-80.
- HORSFALL (M. W.). — Development of *Cercaria macrostoma* Faust into *Proterometra* (nov. gen.) *macrostoma*. *Science*, **LXXVIII**, 1933, 175-176.
- Studies on the life history and morphology of the cysticercous cercariae. *Trans. Amer. Micr. Soc.*, **LIII**, 1934, 311-347.
- HSIAO (S. C. T.). — Melanosis in the common cod, *Gadus callarias* L., associated with the trematode infection. *Biol. Bull. Woods Hole*, **LXXX**, 1941, 37-44.
- HUNNINEN (A. V.) et CABLE (R. N.). — Studies on the life history of *Anisoporus manteri* Hunninen et Cable 1940 (Trematoda : *Allocreadiidae*). *Biol. Bull. Woods Hole*, **LXXX**, 1941, 415-428.
- The life history of *Podocotyle atomon* (Rudolphi) (Trematoda : *Opecoelidae*). *Trans. Amer. Micr. Soc.*, **LXII**, 1943, 57-68.
- HUNTER (G. W.). — Studies on host parasite reactions. VI. An hypothesis to account for pigmented metacercarial cysts in fish. *J. Paras.*, **XXVII**, suppl. Abstr., **LXXI**, 1941, 33.

- JEGEN (G.). — *Collyriclum faba* (Bremser) Kossack. Ein Parasit der Singvögel, sein Bau und seine Lebensgeschichte. *Zeitschr. wiss. Zool.*, **CXVII**, 1917, 460-553.
- JONES (D. O.). — The anatomy of three digenetic trematodes, *Skrjabinella aculeatus* (Odhner), *Lecithochirium rufoviride* (Rud.) and *Sterrhurus fusiformis* (Lühe) from *Conger conger* (Linn.). *Paras.*, **XXXV**, 1943, 40-57.
- JOYEUX (Ch.). — Enkystement d'une cercaire du type *armata* chez un turbellairé d'eau douce. *Bull. Soc. Path. exot.*, **XIII**, 1920, 182-186.
- Recherches sur la faune helminthologique africaine. Trématodes. *Arch. Inst. Pasteur Tunis*, **XII**, 1923, 332-333.
- Recherches sur la faune helminthologique africaine (Cestodes et Trématodes). *Arch. Inst. Pasteur Algérie*, **V**, 1927, 322-325.
- L'épidémiologie de la distomatose hépatique à *Fasciola hepatica*. *La Revue du Foie*, **II**, 1943, 4-5.
- JOYEUX (Ch.), NOYER (Rondeau du) et BAER (J. G.). — L'activité génitale des métacercaires progénétiques. *Bull. Soc. Path. exot.*, **XXIII**, 1930, 967-977.
- KEMNITZ (G. A.). — Eibildung, Eireifung, Samenreifung und Befruchtung von *Brachycoelium salamandrae* [*B. crassicolle* (Rud.)]. *Arch. Zellforsch.*, **X**, 1913, 470-506.
- KERNKAMP (H. C. H.) (1924). — Voir Riley (W. A.) et Kernkamp (H. C. H.).
- KOSSACK (W.). — Neue Distomen. *Zbl. Bakt.*, **LVI**, 1910, 114-120.
- KUANG WU. — Progenesis of *Phyllodistomum lesteri* sp. nov. (Trematoda : *Gorgoderidae*) in fresh-water shrimps. *Paras.*, suppl. to *Jl. of Hyg.*, **XXX**, 1938, 4-19.
- LANGERON (M.). — *Précis de Microscopie*. Paris, 1949. 7^e édition, MASSON ET CIE édit.
- LEIGH (W. H.) and CLEAVE (J. van). — Metamorphosis of the frog host as a factor in cercarial penetration by *Glypthelmins quieta*. *Jl. Paras.*, **XXXI**, 1945, 205-209.
- LESBOUYRIES (G.). — *La pathologie des oiseaux*. Paris, 1941, 808-819. Vigot édit.
- LEUCKART (R.) in PAGENSTECHER et BRAUN, 1867, p. 365 : *Cercaria virgula* de Fil. s'enkyste chez des larves d'éphémères et mûrit ses œufs.
- LEUCKART (R.). — Bericht über die Wissenschaftlichen Leistungen in der Naturgeschichte der niederen Thiere während der Jahre 1866 und 1867. (Erste Hälfte). *Archiv. für Naturgeschichte*, **I**, 1867, 279.
- *Die Parasiten des Menschen und die von ihnen herrührenden Krankheiten*. 2^e édition, **I**, 1889, 149.
- LINSTOW (O. F. B. von). — Ueber selbstbefruchtung bei Trematoden. *Arch. f. Naturg.*, Berlin, **I**, 1872, 1-5.
- LISON (L.). — *Histologie animale*. Paris, 1936. GAUTHIER-VILLARS édit.
- LOOSS (A.). — Die Distomen unserer Fische und Frösche. Neue Untersuchungen über Bau und Entwicklung des Distomenkörpers. *Biblioth. Zool.*, Part 16, 1894, 293 pp.
- Zur Kenntniss der Distomenfamilie *Hemiuridae*. *Zool. Anz.*, **XIX-XX**, 1907.
- LÜHE (M.). — Parasitische Plattwürmer. I : Trematodes. *Die Süßwasserfauna Deutschlands*, Brauer, Heft 17, Iéna, 1909.
- Acanthocephalen. Register der Acanthocephalen und parasitischen Plattwürmer, geordnet nach ihrem Wirten. *Die Süßwasserfauna Deutschlands*, Brauer, Heft 16, Iéna, 1911.

- MAC FARLANE (M. V.). — Life cycle of *Coitocaecum anaspidis* Hickman, a New-Zealand digenetic Trematode. *Paras.*, **XXXI**, 1939, 132-137.
- The life-cycle of Heterophyoid Trematod *Telogaster opisthorchis* n. g. n. sp. *Trans. a. Proceed. Roy. Soc. New-Zealand*, **LXXV**, 1945, 218-230.
- MAC INTOSH (A.). — A progenetic metacercaria of a *Clinistomum* in a West Indian land snail. *Proceed. Helminth. Soc. Washington*, **II**, 1935, 79.
- MAC MULLEN (D. B.). — Observations on precocious metacercarial development in the trematode super-family *Plagiorchioidea*. *Jl. Paras.*, **XXIV**, 1938, 273-280.
- MARKEL (E. K.). — Gametogenesis and egg-shell formation in *Probolitrema californiense* Stunkard 1935 (Trematoda : *Gorgoderidae*). *Trans. Amer. micr. Soc.*, Menasha, **LXII**, 1943, 27-56.
- MARKOWSKI (G.). — Ueber die Trematodenfauna der baltischen Mollusken aus der Umgebung der Halbinsel Hel. *Bull. Acad. Polon. Sci. et Lett.*, Sci. math. et nat., B, **II**, 1936, 311.
- MAROTEL (G.). — Une nouvelle maladie parasitaire : la monostomidose cutanée du dindon. *Jl. Méd. vét. et Zootechn.*, 1926, 725-737.
- MATHIAS (P.). — Contribution à l'étude du cycle évolutif d'un trématode de la famille des *Pleurogenetinae* Lss. (*Pleurogenes medians*, Olsson). *Bull. Soc. Zool. France*, **XLIX**, 1924, 375-377.
- Sur le cycle évolutif d'un trématode digénétique *Allocreadium angusticolle* (Haussmann). *C.R. Soc. Biol.*, **CXXII**, 1936.
- Cycle évolutif d'un trématode de la famille des *Allocreadiidae* Stossich [*Allocreadium angusticolle* (Haussmann)]. *C.R. Acad. Sc.*, **CCV**, séance 11-10-1937, 626-628.
- MEYERHOF (E.) et ROTHSCILD (M.). — A prolific trematode. *Nature*, Londres, **CXLVI**, 1940, 367.
- MIESCHER (F.). — Beschreibung und Untersuchung des *Monostomum bijugum*. Diss. 28 pp., Bâle, 1838. Egalement « Beobachtung ueber *Monostoma bijugum* ». *Ber. ü. d. Verhandl. d. Schweiz. Naturf. Gesellsch.*, Bâle, 1838.
- MILLER (M. J.). — Blackspot in fishes. *Canad. J. comp. Med.*, **IV**, 1940, 303-305.
- MONTICELLI (F. S.). — Note elmintologiche. *Boll. Soc. Nat. Napoli*, **Ann. 4**, fasc. 2, 1890, 189-208.
- MOULINIÉ (J. J.). — De la reproduction chez les Trématodes endoparasites. *Mém. Inst. nat. genev.*, **III**, 1856, 7-279.
- MUELLER (J. F.) (1934). — Voir Cleave (H. J. v.) et Mueller (J. F.).
- NEUHAUS (W.). — Entwicklung und Biologie von *Pleurogenes medians* Olss. *Zool. Jahrbücher*, **LXXIV**, 1940, 207-242.
- Die Entwicklungsdauer der Trematoden im Endwirt Untersuchungen an *Fasciola hepatica* L. und *Pleurogenes medians* Olss. *Zool. Anz.*, **CXXXV**, 1941, 243-252.
- NOYER (RONDEAU DU) (1930). — Voir Joyeux (Ch.), Noyer (Rondeau du) et Baer (J. G.).
- OKABE (O.). — On the life history of a frog trematode *Loxogenes liberum* Seno. *Annot. Zool. Jap.*, **XVI**, 1937, 42-52.
- OSBORN (H. L.). — *Bunodera cornuta* sp. nov. : a new parasite from the crayfish and certain fishes of Lake Chautauqua. *N. Y. Biol. Bull.*, **5**, 1903, 63-73.
- POCHE (F.). — Das System der Platyodaria. *Arch. Naturgesch.*, Abt. A, 1926, 1-458.
- PONTALLIÉ. — Note sur les distomes enkystés adultes. *Ann. Sci. nat. paras. zool.*, 3^e sér., **XVI**, 1851, 217-219.
- PRATT (H. S.). — A new cysticercous cercaria. *Jl. Paras.*, **V**, 1919, 128-131.

- PRICE (E. W.). — A review of the trematode superfamily *Opisthorchioidea*. *Proc. Helminth. Soc. Wash.*, **VII**, 1940, 1-13.
- RAILLIET (A.). — *Monostomum faba* Bremser chez le geai (*Garrulus glandarius* Vieillot). *Arch. Paras.*, **I**, 1898, 628-629.
- RANKIN (J. S.). — Studies on the trematode genus *Brachycoelium* Duj. I. Variation in specific characters with reference to the validity of the described species. *Trans. Amer. Micr. Soc.*, **LVII**, 1938, 358-375.
- RAUSCH (R.). — Some observations on the host relationships of *Microphallus opacus* (Ward 1894). (Trematoda : *Microphallidae*). *Trans. Amer. Micr. Soc.*, **LX**, 59-63.
- RILEY (Wm. A.) et KERNKAMP (H. C. H.). — Flukes of the genus *Collyriclum* as parasites of turkeys and chickens. *Jl. Amer. veter. med. Assoc.*, **LXIV**, 1924, n° 5.
- RILEY (Wm. A.). — *Collyriclum faba* as a parasite of poultry. *Poultry Science*, **X**, 1931, 204-207.
- ROTHSCHILD (M.) (1940). — Voir Meyerhof (E.) et Rothschild (M.).
- SCHMALZ (E.). — *XIX Tabulae anatomiam entozoorum illustrantes*. Dresde, 1831.
- SERCOWA (O.) et BYCHOWSKY (B.). — *Asymphilodora progenetica* n. sp. i nekotorie dannie po ce morfologii i razvitiie. (*Asymphilodora progenetica* n. sp. nebst einigen Angaben zu ihrer Morphologie und Entwicklungsgeschichte). *Parazitologitscheskii sbornik*, **VIII**, 1940, 162-175.
- SEWELL (R. B. S.). — *Cercariae Indicae*. *Indian Jl. Med. Res.*, Calcutta, **X**, Supplementary number, 1922.
- SIEBOLD (C. T. v.). — Helminthologische Beiträge. *Arch. Naturgesch.*, **I**, 1835, 45-83.
- SINITZIN (D. F.). — *Distomes des poissons et des grenouilles*. Thèse de Varsovie, 1905, en russe.
- *Data on the natural history of trematodes. Distomes of fishs and frogs in the vicinity of Warsaw*, 210 pp. Traduction anglaise, 1905.
- Observations sur les métamorphoses des trématodes. *Arch. Zool. expér. et génér.* (Notes et revues), **VII**, 1907.
- Studien über die Phylogenie der Trematoden. IV. The life history of *Plagioporus siliculus* and *Plagioporus virens*, with special reference to the origin of *Digenea*. *Zeit. f. Wissenschaft. Zool.*, **CXXXVIII**, 1931, 409-456.
- SKRIABINE (K. I.). — Contribution à la biologie d'un trématode *Lecithodendrium chilostomum* (Mehl., 1831). *C.R. hebd. Soc. Biol.*, **LXXVIII**, 1915, 751-754.
- SMITH (S.). — Two new cysticerous cercariae from Alabama. *Abstracts Amer. Soc. Parasitologists*, Meeting of Atlantic City, déc. 1932 et *Jl. Paras.*, **XIX**, 1932, 173-174.
- Preliminary studies on cysticerous cercariae from Alabama and Georgia. *Jl. Alabama Acad. Sci.*, **V**, 1934, 25.
- *Cercaria catenaria* n. sp., a cysticerous cercaria from Florida, and its development into *Proterometra catenaria* n. sp. *Jl. Alabama Acad. Sci.*, **VI**, 1935, 16-18.
- STAFFORD (E. W.). — Platyhelminths in aquatic insects and crustacea. *Jl. Paras.*, **XVIII**, 1932, 131.
- STILES (C. W.) and HASSALL (A.). — Index catalogue of medical and veterinary zoology. Subjects : Trematoda and trematode diseases. *Bul. 37. Hyg. Lab. U.S. Pub. Health and Mar. Hosp. Serv. Wash.*, 1908.
- STOSSICH (M.). — *Distomi degli amphibi*. Lavoro monographico (Trieste, 1889, 14 pp.).

- STOSSICH (M.). — Alcuni distomi della collezione elmintologica del Museo zoologico di Napoli. *Annuario del Museo zoologico di Napoli*. N. S., I, n° 23, 1904, 10, pl. II, fig. 1.
- STUNKARD (H. W.). — Some larval trematodes from the coast in the region of Roscoff, Finistère. *Paras.*, XXIV, 1932, 321-343.
- SZIDAT (L.). — *Archigetes* R. Leuckart, 1878, die progenetische Larve einer für Europa neuen Caryophyllacidengattung *Biacetabulum* Hunter, 1927. *Zool. Anz.*, CXIX, 166-172.
- TOPSENT (E.). — Catalogue de la collection de parasites animaux de l'Ecole de Médecine et de Pharmacie de Rennes. *Bull. Soc. sci. et méd. de l'Ouest*, X, 1901, 263-282.
- TRAVASSOS (L.). — Note sur l'évolution de l'*Ascocotyle angrense* (Phagicola). *C.R. Séances Soc. Biol.*, CVI, 1931, 512.
- TYZZER (E. E.). — A Monostome of the genus *Collyriclum* occurring in the European sparrow, with observations on the development of ovum. *Jl. med. Res.*, XXXVIII, n. s. XXXIII, 1918, 267-292.
- VILLOT (F. C. A.). — Observations de distomes adultes chez des insectes. *Bull. Soc. Statistiques d. Sci. nat.*, II, 1870, 9-13.
- WARD (H. B.). — On the structure and classification of North American parasitic worms. *Jl. Paras.*, Urbana, IV, 1917, 1-12.
- WARD (H. B.) and WHIPPLE (G. C.). — *Fresh-water Biology*. 1^{re} édit., Londres, 1918, J. WILEY AND SONS édit.
- WESENBERG-LUND (C.). — Contributions to the development of the Trematoda *Digenea*. Part I. The biology of *Leucochloridium paradoxum*. *D. Kgl. Dansk. Vidensk. Selsk. Skrifter*, Naturw. Math. Afd., Raekke 9 ; IV, 1931, 90-142.
- Contributions to the development of the Trematoda *Digenea*. Part II. The biology of the freshwater cercariae in Danish freshwaters. *D. Kgl. Dansk. Vidensk. Selsk. Skrifter*, Naturw. Math. Afd., Raekke 9, V, 1934, 1-223.
- WHIPPLE (G. C.) (1918). — Voir Ward (H. B.) et Whipple (G. C.).
- WILLEMOES-SUHM (Rud. v.). — Helminthologische Notizen III. *Zeit. f. Wiss. Zool.*, XXIII, 1873, 331-345.
- WISNIEWSKI (L. W.). — Sur deux nouveaux trématodes progénétiques des Gammarides balkaniques. *C.R. Acad. Varsovie*, VII, 1932, 9.
- Ueber zwei neue progenitischen Trematoden aus den balkanischen Gammariden. *Bull. Acad. Pol. Cracovie*, B, II, 1932-1933, 259-276.
- WUNDER (W.). — Untersuchungen über Pigmentierung und Encystierung von Cercarien. *Z. Morph. Okol. Thiere*, XXV, 1932, 336.
- ZADDACH (G.). — Ueber die im Flusskrebse vorkommenden *Distomum cirrigerum* v. Baer und *Distomum isostomum* Rudolphi. *Zool. Anzeiger*, IV, 1881, 398-404 et 426-431.
- ZELLER (E.). — Untersuchungen die Entwicklung und den Bau des *Polystomum integerrimum*. *Zeitsch. f. Wiss. Zool.*, XXII, 1872, 1-28.
- Weitere Beiträge zur Kenntniss des *Polystomum integerrimum*. *Ibid.*, XXVII, 1876, 238-275.

(Travail de l'Institut de Parasitologie : Station expérimentale de Richelieu (Indre-et-Loire) et du Laboratoire de Parasitologie de la Faculté de Médecine de Paris. Directeur honoraire : Prof. E. Brumpt. Directeur titulaire : Prof. H. Galliard).

TABLE DES MATIÈRES

I. — INTRODUCTION :

a) Ce que signifie le terme de « progénèse » chez les trématodes digénétiques	XXV 376
b) Présentation des études effectuées dans ce travail	379

II. — HISTORIQUE :

a) Métacercaires progénétiques dont la morphologie a pu être identifiée à un genre connu	381
b) Cercaires progénétiques	406

III. — TECHNIQUE :

Détection des gîtes ; élevages neufs de mollusques ; techniques d'observation sur le vivant ; techniques de fixation et de coloration : coupes et préparations <i>in toto</i> ; techniques particulières à l'étude de la progénèse : action de la lumière, de la température ; étude des kystes mélanifères ; digestion artificielle des tissus et culture de métacercaires non encore progénétiques sur différents milieux	XXVI 19
---	------------

IV. — RECHERCHES PERSONNELLES

A) <i>Paralepoderma brumpti</i> (A. Buttner, 1950)	33
1) Conditions d'observation dans la nature de la métacercaire progénétique de <i>Paralepoderma brumpti</i>	33
2) Autopsie des porteurs naturels : % d'infestation	34
3) Isolement des mollusques	36
4) Etude du développement. Démonstration expérimentale d'un cycle à deux hôtes	36
— <i>Sporocyste</i>	36
— <i>Cercaire</i> : morphologie, biologie, enkystement, xénotropisme et pouvoir infectieux	36
— Description de la <i>métacercaire progénétique</i> : discussion	48
— Essai d'évolution chez un hôte définitif : la couleuvre	52
— Première démonstration expérimentale d'un cycle abrégé	54
5) Etude de la reproduction : autofécondation	61
6) Longévité et rôle pathogène	64
7) Conclusions	65

B) <i>Ratzia joyeuxi</i> (E. Brumpt, 1922)	138
1) Observations expérimentales. Discussion sur la morphologie de ce distome	139
2) Etude de l'évolution. Essais de cycle abrégé	147
3) Etude de la reproduction : A. Parthénogénèse. B. Fécondation	157
4) Conclusions	159
C) <i>Pleurogenes medians</i> (Olsson, 1876)	163
1) Premières observations expérimentales : description du distome	163
2) Etude de l'évolution. Comment se manifeste la progénèse chez <i>Pleurogenes medians</i> d'après les auteurs	165
3) Recherches personnelles	169
— Observation des infestations naturelles	170
— Etude expérimentale	171
— Evolution de métacercaires de <i>Pleurogenes medians</i> (Olss.) chez un hôte spontanément infesté (la larve de <i>Sialis lutaria</i>) conservé en captivité	172
— Evolution de métacercaires de <i>Pleurogenes medians</i> chez un hôte expérimentalement infesté (la larve de phrygane)	179
— Conditions les plus favorables à la conservation de l'espèce ; leur concours éventuel au maintien de la progénèse	186
4) Conclusions	187
D) Etude de quelques métacercaires progénétiques à évolution inconnue	279
1) Cas de <i>Paralepoderma progeneticum</i> , A. Buttner 1956..	279
2) Cas de <i>Coitocæcum</i> sp., R. Ph. Dollfus 1938	283
3) Cas d' <i>Astacotrema cirrigerum</i> , K. E. von Baer 1827	286
4) Cas d'une métacercaire progénétique de triton identifiée par Pontallié à <i>Distomum crassicolle</i> Rud. (= <i>Brachycælium salamandræ</i> , Fröl.)	288
E) Recherches personnelles sur les cercaires progénétiques..	290
F) Etude de quelques formes voisines de la progénèse.....	295
1) Cas de <i>Levinseniella pellucida</i> , Jägerskiöld	295
2) Cas de <i>Collyriclum faba</i> (Bremser, 1831)	298
G) Conclusions générales	306