CYCLE EVOLUTIF DE *RATZIA JOYEUXI* (E. BRUMPT, 1922)

(*TREMATODA, OPISTHORCHIIDAE*)

Nouvelle démonstration d'un cycle abrégé progénétique

Par Alice BUTTNER

Dans un précédent travail (1), nous reprenions l'étude d'une métacercaire progénétique, *Ratzia joyeuxi* (E. Brumpt, 1922) (*Opisthorchiidae*), trouvée enkystée par notre regretté Maître, le Professeur Emile Brumpt, sous la peau de nombreux *Discoglossus pictus* Otth., originaires du Jardin d'Essai d'Alger.

Ce curieux distome avait déjà fait l'objet de plusieurs observations (E. Brumpt, Ch. Joyeux, 1923, 1927, 1930, 1940 ; R.-Ph. Dollfus, 1929) ; néanmoins, son cycle évolutif demeurerait inconnu.

Une bourse nous fut accordée par le Centre National de la Recherche Scientifique, en vue d'étudier sur place la biologie de ce trématode.

Qu'il nous soit permis de rappeler, en donnant les résultats de cette mission scientifique, combien à cette époque le Professeur Brumpt portait encore d'intérêt aux recherches poursuivies dans son ancien laboratoire. Malgré des souffrances qui ne lui laissaient guère de répit, son esprit, sans cesse préoccupé de recherches nouvelles, continuait à échafauder des expériences dont la réalisation, quand elle était possible, semblait toujours trop lente à son gré. Cette soif d'activité, jamais étanchée, se traduisait sur son visage pendant sa longue maladie ; elle s'exprimait dans son regard anxieux, impérieux, scrutateur, et trahissait tout ce que sa personnalité ardente, dynamique eût été capable encore d'entreprendre si le destin, en le condamnant à une lente et progressive immobilité, ne l'avait privé de tout moyen d'action.

A la mémoire de ce Maître, dont tant de fois nous avons écouté les conseils, qui fit preuve dans l'adversité de la même volonté courageuse qu'au cours de sa prestigieuse carrière, nous apportons ici

l'hommage de notre respectueuse admiration, de notre gratitude et de notre profond attachement.

C'est en mars 1951 que nous partîmes pour Alger, où le Professeur Edmond Sergent et le Dr L. Parrot nous réservaient à l'Institut Pasteur le plus hospitalier accueil (1).

Plusieurs problèmes se posaient encore, concernant le distome que nous nous proposons d'étudier ; ils visaient tout d'abord à élucider son *évolution larvaire*, puis son *cycle complet de développement*.

En outre, diverses questions relatives à l'*absence d'affinité des cercaires de Ratzia joyeuxi* pour la *forme larvaire* de certains batraciens dont on ne signalait le parasitisme que chez l'adulte, à la *localisation histologique* de la métacercaire, aux facteurs intervenant dans sa *croissance*, au *déterminisme de la ponte* et de la *maturation des œufs* ont pu être examinées par nous, grâce à l'isolement de la souche et à sa conservation ultérieure au laboratoire.

Evolution larvaire :

1^{er} hôte intermédiaire, *Amnicola dupotetiana* Forbes, 1839

Au cours de prospections méthodiques au Jardin d'Essai (fig. 1), à la mi-mars, nous nous sommes attachée tout d'abord à rechercher des gîtes à *Discoglossus pictus*, porteurs de métacercaires, pour tenter de découvrir le mollusque hébergeant les premiers stades larvaires de *R. joyeuxi* ; le second hôte intermédiaire abritant la forme enkystée étant seul connu jusqu'alors.

Dans les « regards-siphons » jalonnant les allées (fig. 2, A et B ; fig. 3), nous avons recueilli de nombreux discoglosses. C'est là que ces batraciens viennent pondre leurs œufs et qu'on les trouve accouplés au moment du frai. Les quelque 150 exemplaires adultes ainsi récoltés étaient tous indemnes de kystes. Les mollusques trouvés dans ces regards, dont les eaux fangeuses semblaient peu propices à leur multiplication, étaient rares ; seules, quelques physes étaient vivantes, parfois fixées sur des discoglosses ; de nombreuses coquilles de *Melanopsidæ* et d'*Helicidæ* du genre *Helicella* ou *Rumina* s'y accumulaient.

En longeant une petite seguia qui côtoyait le mur de clôture, dans la partie Ouest du Jardin (fig. 2, C), nous vîmes s'ébattre de

(1) Nous tenons à exprimer ici notre sincère gratitude à M. le Professeur SERGENT et au Dr PARROT, Directeur et Sous-Directeur de l'Institut Pasteur d'Alger, pour le concours qu'ils ont bien voulu nous apporter en mettant à notre disposition un laboratoire et tout le matériel nécessaire à nos recherches.

nombreux discoglosses dont les femelles étaient prêtes à pondre ; 90 p. 100 d'entre eux portaient de multiples kystes de *R. joyeuxi* dont plusieurs étaient progénétiques. Le site était ombragé ; pour fuir les rayons solaires, filtrant à travers l'épaisse frondaison des palmiers qui bordaient la seguia, les discoglosses se réfugiaient sous les pierres ou dans les anfractuosités des berges, où on les

FIG. 1. — Plan simplifié du Jardin d'Essai du Hamma (Alger). — A gauche, gîte à *Amnicola dupotetiana*, parasitées par *Ratzia joyeuxi* (Brumpt, 1922).

retrouvait tapis et immobiles. L'eau était propre, peu profonde et légèrement courante. Le lit du ruisseau était constitué d'un épais limon calcaire et végétal, et, en examinant attentivement les feuilles de palmier qui macéraient dans l'eau, les herbes aquatiques tapissant les bords, et surtout les pierres à demi immergées, fragments de grès entourés de concrétions calcaires dues à l'activité d'algues incrustantes, nous avons trouvé en assez grande abondance de très petits mollusques prosobranches appartenant au genre *Amnicola* Haldeman et à l'espèce *Amnicola dupotetiana* Forbes, 1839 (fig. 4).

FIG. 2. — A, B, regards-siphons où viennent pondre les *Discoglossus pictus* ; C, séguia longeant la façade Nord-Ouest du Jardin peuplée par des amnicoles hébergeant *R. joyeuxi*.

Ces mollusques isolés et exposés à un soleil modéré laissèrent d'abord échapper une très petite cercaire armée, naissant dans des sporocytes et non gyrenophiles. Observons, comme nous l'avons déjà

souligné précédemment (1), qu'il y avait peu de chances pour que cette cercaire fût la forme larvaire de la métacercaire de *R. joyeuxi*. En effet, tous les *Opisthorchiidae* à évolution connue ont des stades larvaires qui se développent chez des gastropodes prosobranches, mais la cercaire qui en émerge et dont ils sont issus est une lophocercaire généralement ocellée et jamais une cercaire armée. Il nous fallut attendre plusieurs jours avant d'observer l'émission, chez quelques amnicoles, d'une grande lophocercaire, chez laquelle, d'ailleurs, il ne nous a pas été possible de discerner de taches oculaires. Nous devions vérifier plus tard qu'il s'agissait bien de la cercaire de *Ratzia joyeuxi*.

FIG. 3. — Regards-siphons jalonnant les canaux d'irrigation.

FIG. 4. — *Amnicola dupotetiana*. Détail de l'opercule (d'après P. Pallary).

Etude de la spécificité histotropique et xénotropique de la cercaire de *R. joyeuxi*

Le 17 mars, les discoglosses avaient presque tous disparu, mais de nombreuses pontes avaient été déposées dans la segua. Les adultes s'étaient enfuis dans les canalisations qui sillonnent le jardin ; leur nature amphibie leur permet, en effet, de ne rechercher l'eau que temporairement.

Le 30 mars, les pontes avaient éclos et d'innombrables têtards de discoglosse peuplaient le gîte à *Amnicola* précédemment identifié. L'examen d'un certain nombre d'entre eux nous les montrait porteurs de multiples kystes blancs sous-cutanés, atteignant uniformément environ 400 μ . Ces kystes prélevés, doucement comprimés entre lame et lamelle, laissaient échapper une grande métacercaire, facilement identifiable à *R. joyeuxi*, mais non encore progénétique (fig. 5).

(1) *Ann. de Paras.*, XXVI, 1951, 3, p. 148.

Dans une étude antérieure (1951), nous signalions, après Ch. Joyeux (1927), comme un comportement particulier de ce distome, le fait que les cercaires semblaient négliger les têtards et marquer une prédilection marquée pour le batracien adulte ; ceci en raison du fait que les têtards, prélevés dans des gîtes où se trouvaient parfois des discoglosses porteurs de kystes, s'étaient toujours

FIG. 5. — Métacercaire de *R. joyeuxi* sortie de son kyste, provenant d'un têtard de *D. pictus*.

montrés indemnes d'infestation (1). Nous imputons ce phénomène à un chimiotropisme particulier émanant de l'adulte. En réalité, la coexistence dans les mêmes gîtes de têtards indemnes et d'adultes parasités s'explique parfaitement par la biologie des discoglosses adultes qui, au Jardin d'Essai tout au moins, évoluent dans les canaux d'irrigation et vont pondre dans des endroits souvent fort éloignés de leur lieu d'origine. La ponte se produit trois fois par an et se manifeste, à Alger, de janvier à octobre, d'après F. Angel. En particulier, les pontes ont lieu fréquemment dans les regards où il

(1) Rappelons que le Prof. Joyeux dit n'avoir pas observé de métacercaires chez 16 têtards autopsiés par lui et que nous-même n'avons trouvé aucun exemplaire infesté sur 30 têtards expédiés d'Alger au printemps 1950, et pêchés au Jardin d'Essai.

n'y a point de mollusques, à l'exception de quelques physes. Tous les têtards issus de ces pontes seront donc indemnes. Ultérieurement, après la métamorphose, les jeunes adultes pourront, au cours de leurs incursions, s'infester dans les gîtes à amnicoles parasitées (1). Il n'y a donc pas ici de réceptivité particulière de l'adulte, à l'exclusion du batracien larvaire ; les téguments du têtard présentent pour les cercaires de *R. joyeuxi* la même attraction que ceux de l'adulte.

Cet histotropisme indifférent pour le batracien larvaire et pour l'adulte, nous avons pu le vérifier expérimentalement en étudiant la spécificité parasitaire de cette cercaire ; un lot de 150 amnicoles provenant du gîte infesté a été mis en présence de :

1° têtards neufs de *Discoglossus pictus* Otth., *Alytes obstetricans* (Laur.), *Bombina variegata* (L.), *Rana esculenta* L., *R. temporaria* L., *Triton* de Watlui, *Amblystomma mexicanum* (Shaw) (variétés blanche et noire) ;

2° deux jeunes batraciens adultes, un *Xenopus laevis* (Daudin), également neuf, une *Rana*

(1) Signalons l'existence de l'autre côté du jardin, dans la partie sud-est, d'une seconde segua, au cours plus étendu, mais moins ombragé ; pendant notre bref séjour, nous n'y avons pas trouvé de discoglosses, mais en revanche elle était peuplée d'assez nombreuses *Amnicola*. Celles que nous avons récoltées n'étaient pas infestées ; il est probable cependant qu'un certain nombre d'entre elles sont parasitées par *R. joyeuxi*.

FIG. 6. — Têtard d'*Alytes obstetricans* (Laur.) expérimentalement infesté, présentant de nombreux kystes sous-cuticulaires de *R. joyeuxi* sur toute la surface du corps.

esculenta, provenant des environs de Paris (Etang de l'Ecrevisse, près de Viroflay, S.-et-O.).

Se sont montrés réfractaires à ce parasitisme les têtards de *Bombina* et le jeune *Xenopus laevis*.

Tous les autres batraciens se sont infestés en présentant une réceptivité variable. Mention spéciale doit être faite du têtard d'*Alytes obstetricans*, qui peut héberger un nombre considérable de kystes de *R. joyeuxi* sur toute la surface de son corps (fig. 6), et parfois même meurt de son infestation — (12 têtards de cette espèce sont morts sur près de 40 infestés, avec 100 à 400 kystes sous-cuticulaires, dont beaucoup atteignaient leur taille maximum et présentaient déjà de la progénèse).

L'infestation expérimentale de la grenouille verte soulevait le problème de l'identité ou de la disparité des deux distomes progénétiques : *R. joyeuxi* (Brumpt) et *R. parva* (Stossich), le premier étant signalé comme parasite sous-cutané des discoglosses, le second comme parasite intramusculaire de diverses variétés de *R. esculenta*. Nous avons obtenu en huit semaines, à une température de 18-20°, un kyste progénétique parfaitement développé chez notre *Rana* (1). Cette expérience suffit-elle à démontrer l'identité des deux métacercaires ? Elle permet d'observer que la grenouille verte n'est pas réfractaire à ce parasitisme ; il reste que le kyste obtenu expérimentalement n'a pas la localisation habituelle de *R. parva* (2), et que le fait qu'il soit unique permet de penser que la

(1) L'infestation des *Rana esculenta in vitro* présente de grandes difficultés du fait qu'il faut les exposer plusieurs jours de suite à l'attaque des cercaires, en espace relativement restreint. Nous avons fait des essais avec des exemplaires de grande taille de *R. esculenta* var. *ridibunda*. Les bonds violents effectués par ces animaux dans le bocal et la souillure rapide de l'eau n'ont pas permis aux amnicoles de subsister à leur voisinage. Nous espérons tenter de nouvelles infestations de ces *Rana* dans des conditions différentes.

(2) Dans une critique de notre travail sur « la Progénèse chez les Trématodes digénétiques » et plus particulièrement chez *Ratzia joyeuxi* (critique parue dans le *Bulletin de l'Institut Pasteur*, t. L, févr. 1952, p. 191), Ch. Joyeux écrit : « Dollfus a établi la synonymie de *Ratzia joyeuxi*, acceptée par les helminthologistes, avec *R. parva* (Stossich) qui a la priorité. La spécificité parasitaire, surtout pour un trématode, ne saurait être invoquée pour deux hôtes aussi rapprochés que *D. pictus* et *R. esculenta*. On sait maintenant que la localisation normale des kystes est sous-cutanée, mais des parasites s'égarent dans le système musculaire et persistent après que les premiers ont disparu. »

Nous précisons qu'il s'agit ici, non de spécificité parasitaire, mais d'affinité histologique pour des tissus différents. M. Joyeux lui-même a plusieurs fois souligné cette différence de localisation (1923, p. 332-333 ; 1927, p. 523). En octobre 1926, il dit avoir trouvé au Jardin d'Essai, chez des discoglosses, des kystes à la fois sous-cutanés et intramusculaires ; il en conclut (hypothétiquement) que, selon la saison, l'enkystement se ferait plus ou moins profondément dans les tissus de l'hôte (1927, p. 523).

Il ne semble pas que des données expérimentales aient jamais démontré que la localisation sous-cutanée de ces kystes représentait le processus normal. Nous pensons que, seule, l'évolution comparée des kystes sous-cutanés et intramusculaires permettrait de savoir si, véritablement, il y a lieu ou non de confondre les deux espèces.

réceptivité de la grenouille verte est peut-être ici accidentelle. Nous reprendrons l'étude de cette question avec un matériel plus abondant.

Cycle évolutif

La métacercarie de *R. joyeuxi* étant progénétique, la question se posait de savoir si les œufs qu'elle portait étaient susceptibles d'infester directement le mollusque premier hôte, *Amnicola dupotetiana*, ou si un séjour supplémentaire chez un hôte définitif était nécessaire pour que le distome acquière sa forme adulte et que ses œufs y achèvent leur maturation.

Nous avons essayé expérimentalement la réalisation de l'un et l'autre cycle :

A) CYCLE ABRÉGÉ PROGÉNÉTIQUE

Pour effectuer ce cycle avec le maximum de chances de réussite, il fallait :

1) nous assurer que les œufs progénétiques utilisés pour l'infestation des mollusques renfermaient un *miracidium formé et apparemment mûr* ;

2) posséder un *élevage neuf* d'*Amnicola dupotetiana* ;

3) vérifier, après ingestion des œufs par les mollusques, que les miracidiums avaient en partie *éclos dans leur tube digestif*, ce mode d'éclosion des œufs paraissant habituel chez les *Opisthorchiidæ*.

Un critère de maturation des œufs de ces métacercaires semble bien être leur élimination *massive* dans le kyste. Ceux que nous avons ainsi prélevés dans des kystes bourrés d'œufs dont le distome, à la suite de cette hyperactivité fonctionnelle, dégénérait rapidement, possédaient un miracidium bien différencié et vivant, car on le voyait bouger dans sa coque. D'autres auteurs avaient déjà constaté cette maturité apparente des œufs progénétiques (E. Brumpt, Ch. Joyeux, R.-Ph. Dollfus). Ch. Joyeux signale même avoir réussi à faire naître les miracidiums en mettant simplement les œufs au contact de l'eau et les avoir vu nager activement. Nous ne sommes pas parvenue à observer ce phénomène ; mais, la plupart des œufs absorbés par nos amnicoles et éliminés dans les excréments étant vides et désoperculés, nous pensons que leur éclosion dans l'intestin du mollusque est probable et normale.

À notre retour d'Alger, vers la mi-avril, nous ne possédions qu'un lot de 100 à 150 amnicoles provenant du gîte infesté du Jardin d'Essai. Nous avons eu grand-peine à les conserver vivantes et à élucider

le problème posé par leur biologie. L'élevage dans des cristallisoirs à demi remplis d'une eau oxygénée par des plantes aquatiques (*Myriophyllum*, *Ceratophyllum*, Conferves, Spirogyres) s'est révélé néfaste. Quelques amnicoles, placées dans une cuvette en émail en vue d'infester des têtards, s'étant reproduites, nous avons aussitôt modifié notre technique et transporté les mollusques dans de grands plateaux ou cuvettes en émail blanc, dont le fond était tapissé d'une mince couche de sédiment calcaire et végétal ; un à deux centimètres d'eau à pH neutre ou légèrement basique, quelques feuilles mortes préalablement macérées dans une eau bien aérée, des plantes aquatiques, une pompe assurant une ventilation convenable et une lumière indirecte suffirent à constituer pour les amnicoles un biotope dont elles s'accommodèrent assez volontiers. En trois mois (mai, juin, juillet), nous avons pu en isoler un nombre suffisant, né de cet élevage, pour effectuer un premier essai d'infestation. Bien que le rythme de reproduction ne soit pas très rapide, le milieu ci-dessus ne réunissant certainement pas tous les éléments nécessaires à la nutrition normale de ces mollusques, nous avons, en sept mois, pu obtenir 90 amnicoles neuves, prélevées une à une dès qu'elles devenaient perceptibles (≤ 1 mm.) et placées à part pendant deux à trois semaines dans un petit plateau émaillé avec des têtards d'*Alytes* neufs, témoins, pour contrôler leur absence totale de parasitisme.

Première infestation de mollusques : Le 10 août, nous faisons ingérer à 30 amnicoles d'élevage, ayant 1 à 1,5 mm. de long, les œufs de trois métacercaires progénétiques de *Discoglossus pictus* ; les doutes étaient encore vivantes, quoiqu'un assez grand nombre d'œufs aient été déjà pondus dans le kyste. Ces œufs contenaient des miracidiums mobiles et paraissaient entièrement développés.

L'infestation des mollusques fut pratiquée dans un couvercle de tube Borrel, placé dans un petit bol en émail pour éviter le passage latéral des rayons lumineux ; la température était de 18-20°.

24 et 48 heures plus tard, l'examen des déjections fraîches, écrasées légèrement entre lame et lamelle, faisait apparaître 60 p. 100 d'œufs dont l'opercule était ouvert et dont le miracidium s'était échappé dans l'intestin des mollusques. En effet, ces œufs n'avaient pu éclater sous la pression infligée à la lamelle, car l'écrasement énergique de kystes bourrés d'œufs entre deux lames, fréquemment pratiqué par nous pour mettre en liberté les œufs, n'a jamais fait sauter l'opercule, ni même déchirer la coque qui est très résistante. D'autre part, nous n'avons vu aucun miracidium éclore directement dans l'eau des mollusques infestés.

Pendant les semaines qui ont suivi, les amnicoles ont été placées dans une cuvette en émail, avec des feuilles mortes, des plantes aquatiques, et environ 2 à 2,5 cm. d'eau.

Au bout de cinq semaines, la température estivale étant restée constamment aux alentours de 15 à 20°, nous prélevions trois amnicoles afin d'effectuer un premier sondage et de contrôler les progrès éventuels de l'infestation. Chaque mollusque était écrasé doucement entre lame et lamelle dans une goutte de solution d'alcool polyvinylique (1) : ce produit a l'avantage de ne pas être toxique pour les organismes vivants examinés, de ralentir leurs mouvements grâce à sa viscosité, de les conserver en vie pendant plusieurs heures. A l'autopsie, deux amnicoles sur trois présentaient dans l'hépatopancréas quelques sporocystes et d'assez nombreuses rédies remplies de germes immatures.

Après six semaines, les premières cercaires commençaient à sortir.

Six têtards d'*Alytes*, neufs, provenant des cuves d'élevage de la Station expérimentale de Richelieu (I.-et-L.), ont été exposés séparément, dans de petits cristallisoirs, aux attaques des cercaires émises par six amnicoles, préalablement sélectionnées dans le récipient des mollusques expérimentalement infestés : chaque amnicole étant déposée avec un têtard dans le même récipient.

Deux amnicoles sont mortes, peu après avoir été mises au contact des têtards, et ceux-ci ne se sont pas infestés. Les quatre autres têtards présentèrent, au bout de trois semaines, des kystes typiques de *R. joyeuxi* non encore progénétiques. En dehors de ces infestations individuelles, six autres têtards d'*Alytes* neufs ont été placés en vrac avec les mollusques infestés.

Tous ont présenté, après 8 à 10 semaines, des infestations pures et massives de *R. joyeuxi* (trois sont morts, le corps et l'appendice caudal criblés de kystes, dont 1/3 environ étaient progénétiques).

L'autopsie des amnicoles restées vivantes, après huit semaines d'infestation, nous permet d'établir un premier pourcentage de parasitisme expérimental et d'étudier les premières formes larvaires de *R. joyeuxi*, sporocystes, rédies et cercaires. Sur 20 amnicoles examinées, 15 ont présenté une infestation pure de *R. joyeuxi* : présence au voisinage de l'intestin de rares sporocystes moniliformes et, dans l'hépatopancréas, de rédies allongées, très résistantes, enfin de cercaires immatures, quelques-unes mûres, portant une fine membrane sur l'appendice caudal, mais ne présentant pas de taches oculaires (voir diagnose plus loin).

Deuxième infestation : Le 18 septembre, 30 amnicoles d'élevage étaient infestées comme précédemment par les œufs de trois métacercaires progénétiques, provenant de têtards d'*Alytes* parasités expérimentalement deux mois auparavant ; ces œufs étaient mis en liberté par écrasement du kyste, placé sous lamelle à l'extrémité d'une lame, dans l'eau physiologique ; après contrôle au microscope de la dissémination des œufs et de leur maturité, lame et lamelle étaient agitées dans l'eau d'un couvercle de tube Borrel où se trouvaient les amnicoles à infester.

(1) Ce produit, dont l'utilisation nous avait été conseillée par M. P.-H. Vercaumen-Grandjean, fera l'objet d'une note ultérieure que nous publierons avec cet auteur dans ce périodique.

Environ 68 jours plus tard (25 novembre), nous disposions à leur contact trois têtards neufs d'*Alytes obstetricans*.

Après trois semaines, les têtards présentaient des kystes de *Ratzia joyeuxi*, de dimensions variables (200 à 500 μ), non progénétiques. Les amnicoles autopsiées se montrèrent infestées par la même lophocercaire non oculée que le premier lot dans une proportion de 60 à 70 p. 100.

Troisième infestation : Effectuée le 22 octobre, cette troisième tentative nous donnait encore un haut pourcentage d'infestation en l'espace de deux mois. Le total des amnicoles restées vivantes après l'infestation s'élevait à environ 60, sur lesquelles 50 se sont montrées positives pour ce parasitisme, soit une proportion de 80 p. 100.

Quatrième infestation : Nous avons pu obtenir des amnicoles d'Afrique du Nord (1) provenant d'un gîte différent des précédentes et ne semblant pas présenter ce parasitisme (contrôle par six têtards neufs d'*A. obstetricans*, placés dans un plateau à leur contact, et qui ne montrèrent aucun kyste après quatre mois). Le 16 mars 1952, nous avons infesté vingt jeunes amnicoles issues de ce deuxième élevage. Les œufs infestants, provenant d'une métacercaire progénétique de discoglosse, présentaient un miracidium bien formé, mobile dans la coque.

Bien que nous n'ayons pas encore le résultat de cette dernière expérience, nous pouvons signaler dès maintenant qu'environ 5-10 p. 100 des œufs étaient éclos dans les déjections après 24 h., 20-25 p. 100 après 72 h., 40 p. 100 après 6 jours, 50-60 p. 100 après 15 jours, la température ambiante oscillant autour de 20° C.

L'examen des excréments des mollusques pratiqué 1, 3, 6, 8, 12, 15, 18 et 20 jours après l'infestation nous a permis de contrôler, outre les pourcentages d'éclosion, la longévité du miracidium dans l'œuf ; jusqu'au 18^e jour, quelques œufs mûrs, non éclos dans les fèces, présentaient encore des miracidiums mobiles dans leur coque ; le 20^e jour, les rares œufs mûrs, non encore éclos, avaient un miracidium immobile et plus ou moins rétracté.

L'examen du 12^e jour nous permettait d'observer, sous lamelle, dans l'eau ordinaire, l'éclosion d'un œuf isolé des déjections, dont le miracidium s'échappa sous nos yeux et traversa rapidement le champ, nageant droit devant lui. Le 15^e jour, nous obtenions une seconde éclosion dans les mêmes conditions, mais le miracidium éclos ne présentait plus qu'une faible vitalité et s'immobilisa presque aussitôt. Fixé rapidement sous lamelle, nous n'avons pu en donner qu'une image sommaire (fig. 7), illustrant ce processus d'éclosion assez exceptionnel pour un *Opisthorchiidæ*. Observons que les deux œufs dont il s'agit avaient séjourné deux semaines dans l'eau, ont été ingérés une fois, et peut-être plusieurs par les mollusques, et par conséquent avaient déjà subi l'action de leurs sucs digestifs ;

(1) Nous remercions le Dr Jacquemin, Chef de travaux de Parasitologie à la Faculté de Médecine d'Alger, qui a bien voulu nous fournir cet intéressant matériel.

leur éclosion dans l'eau ne nous paraît donc pouvoir être tenue pour spontanée et normale.

Pourcentage d'infestation naturelle : Parallèlement à ces expériences, nous avons examiné environ 200 *A. dupotetiana* provenant du gîte à amnicoles du Jardin d'Essai ; 20 p. 100 de ces mollusques hébergeaient

FIG. 7. — Eclosion spontanée entre lame et lamelle d'un miracidium de *R. joyeuxi*, provenant d'un œuf ingéré puis éliminé par une amnicole, et ayant séjourné 12 jours dans l'eau ordinaire.

des sporocystes de petite taille, d'où s'échappait une petite xiphidio-cercaire, non gyrynophile. Seuls trois mollusques ont présenté spontanément des rédies dans l'hépatopancréas et des lophocercaires en tous points semblables à celles qui se développaient expérimentalement dans les trois précédents lots d'amnicoles. Les produits d'écrasement de ces mollusques, mis chacun en présence d'un têtard d'*Alytes* neuf, ont permis d'observer ultérieurement chez l'un de ces têtards deux métacercaires non progénétiques de *R. joyeuxi* ; les deux autres ne se sont pas infestés (1).

(1) Il est rare, en effet, d'obtenir l'enkystement des cercaires dès leur mise en présence des têtards ; il faut en général un *contact prolongé*, de plusieurs jours, des têtards et des amnicoles infestées pour obtenir chez les premiers une bonne infestation.

Le pourcentage d'infestation naturelle (1-2 p. 100) paraît donc faible comparé à celui des infestations expérimentales. Il s'avère cependant suffisant pour maintenir ce parasitisme depuis plus de trente ans au Jardin d'Essai qui réunit, il est vrai, tous les éléments de nature à le favoriser : gîte à mollusques étroitement localisé, présence périodique dans ce gîte de nombreux discoglosses et de têtards.

Ainsi, l'existence d'un miracidium formé et mobile dans l'œuf progénétique ; son éclosion dans la proportion de 60 p. 100 dans le tube digestif du mollusque premier hôte, indemne de toute infection ; son évolution en sporocystes, rédies et pleurolophocercaires chez cet hôte dans un haut pourcentage de cas (80 p. 100) ; l'enkystement des cercaires chez des têtards neufs (*Alytes obstetricans*), normalement à l'abri de ce parasitisme, mais cependant réceptifs, et leur développement en métacercaires progénétiques de *R. joyeuxi* établissent pour la seconde fois, parmi les modes de reproduction de certaines espèces animales, la réalité des cycles évolutifs abrégés par la progénèse.

B) DESCRIPTION DES FORMES LARVAIRES

Les sporocystes ne s'observent que rarement, à un stade très précoce de l'infestation. Ils présentent un, deux ou trois étranglements et un pied granuleux. Leur paroi est souvent épaissie par des granulations. Ils contiennent une ou deux rédies à tube digestif déjà différencié et des germes immatures. Longueur : 250-280 μ ; largeur : 100-120 μ (fig. 8). Les sporocystes très jeunes contenant une seule masse germinative mesurent approximativement 100-110 μ sur 60 μ de large et ont également un pied granuleux.

Les rédies à parois plus minces, sacculiformes, plus ou moins allongées, sont incolores et assez transparentes. Leur longévité est remarquable dans les solutions d'alcool polyvinylique (24 h.). Elles portent de nombreux germes immatures. Les exemplaires de taille moyenne, contenant de multiples germes et des cercaires immatures, mesurent 550 $\times$ 100 μ . Pharynx apical ou subapical, 72 $\times$ 35 μ (fig. 9). Présence inconstante de glandes salivaires très développées, à protoplasme non granuleux. Nous n'avons pas aperçu de rédies filles.

Les cercaires (fig. 10) du type *Pleurolophocerca* Sewel sont morphologiquement voisines de *Cercaria lophocerca* (Fil.). Très agiles, elles se déplacent rapidement sous la lamelle grâce aux vibrations constantes de la queue et à la contraction du corps à laquelle s'associe, presque à chaque progression, une rotation du corps d'un quart

FIG. 8. — Sporocystes à divers stades.

FIG. 9. — Récie : exemplaire de taille moyenne ; détail du pharynx.

de tour environ. L'animal vivant apparaît donc constamment tantôt en vue frontale, tantôt en vue sagittale.

Corps sans pigmentation, à cuticule entièrement spinulée, les épines antérieures étant plus fortement développées : $200-220 \times 80-100 \mu$ (ces mesures sont données pour des cercaires mûres, tuées à 60°) ; prépharynx : $80-100 \mu$; pharynx : $18 \times 18 \mu$; œsophage et

FIG. 10. — Pleurolophocercaires de *R. joyeuxi* proches de la maturité.

cæcums digestifs hypothétiques (fig. 11) ; ventouse orale extrêmement plastique et déformable, diamètre moyen : 40μ ; ventouse ventrale souvent invisible, située sur l'ébauche génitale, peu différenciée ; elle apparaît surtout quand l'animal est de profil et se courbe ou s'étire, les bords faisant dépression ou saillie sur la cuticule ; elle semble se former tardivement ; diamètre moyen : $28-30 \mu$; nombreuses glandes céphaliques (environ 10 paires), dessinant une masse foncée sous le pharynx et dont les conduits, de part et d'autre du

FIG. 11. — Cercaire mûre de *R. joyeuxi*. Œsophage et cæcums digestifs indistincts : ébauche d'acetabulum.

FIG. 12. — Cercaire mûre ; face ventrale ; conduits des glandes céphaliques apparents.

pharynx, longent le prépharynx et débouchent à l'extrémité antérieure, sur la face dorsale (fig. 12) ; la contraction de ces faisceaux

FIG. 13. — *Cercaria lophocerca* (Fil.)
(d'après G. Dubois).

conducteurs, lors des mouvements de reptation de la cercaire, donne parfois l'impression que les glandes céphaliques sont les cæcums intestinaux de l'animal ; vessie réniforme, bien développée, à parois épaisses ; système excréteur difficile à voir en raison de l'opacité du parenchyme. Nous ne sommes pas parvenue à en établir la formule avec certitude. L. Balozet, qui a pu observer une cercaire du type *lophocerca* (Fil.) chez une amnicole de la région de Boufarik (Algérie), signale chez cette cercaire, dans des notes inédites qu'il a bien voulu nous communiquer, la présence de 12 paires de flammes vibratiles ainsi disposées $(2 + 3 + 1) \times 2 = 12$. G. Dubois, chez *Cercaria lophocerca* (Fil.), dit n'avoir pu déceler que cinq paires de flammes vibratiles (fig. 13). Cellules cystogènes présentes, mais peu nombreuses. Pas de taches oculaires.

Appendice caudal puissant et très mobile, inséré assez profondément sur la face ventrale, bordé d'une fine membrane ondulante qui paraît latérale à la naissance de la queue, puis devient dorso-ventrale sur les $3/4$ de sa longueur jusqu'à l'extrémité postérieure, la membrane dorsale étant beaucoup plus développée que la ventrale (type caudal de *Cercaria indicæ* VIII de Sewell). Longueur : 350-400 μ , soit 1,5 à 2 fois celle du corps.

Discussion : Nous avons rattaché cette cercaire au groupe *Pleurolophocerca* Sewell, l'acetabulum étant absent ou faiblement différencié. Toutefois, nous ne l'avons jamais observé chez les cercaires très jeunes et, ainsi que nous l'avons signalé dans notre diagnose, il semble n'apparaître que chez la cercaire proche de la maturité.

Ce processus serait donc inverse de celui décrit pour *C. lophocerca* (Fil.), selon lequel la ventouse ventrale fait fortement saillie à la surface du corps chez la cercaire jeune à queue rudimentaire, tandis qu'elle n'est plus représentée que par une dépression cuticulaire située entre la vessie et les glandes céphaliques chez les cercaires adultes.

La position systématique des cercaires monostomes et plus particulièrement des pleurolophocercaires a été l'objet de discussions ou plutôt d'interprétations différentes de la part des auteurs. Rappelons qu'Odhner (1907) considérait les monostomes adultes comme un groupe polyphylétique dérivant partiellement, sinon en totalité,

des distomes. Sewell (1922) émettait l'hypothèse inverse : « Les distomes forment un groupe polyphylétique et ont eu leur origine dans les formes monostomes primitives... Chaque sous-groupe de cercaires de Monostomes est le point de départ d'une ligne d'évolution qui se termine finalement par une forme distome. »

G. Dubois (1929) souscrit à l'hypothèse d'Odhner, et le groupe *Pleurolophocerca* lui paraît apporter un témoignage important à l'appui de cette opinion ; il admet l'existence d'une série continue de cercaires dans ce groupe, faisant apparaître une réduction progressive de la ventouse ventrale ; l'étude des stades larvaires de *C. lophocerca* (Fil.), l'un des prototypes de ce groupe, au cours desquels l'acetabulum se réduit peu à peu pour devenir une simple dépression cuticulaire chez la cercaire adulte, fournirait, d'après cet auteur, la preuve justificative de l'hypothèse d'Odhner, « cette réduction dans le développement ontologique étant l'indice d'un processus semblable dans l'évolution phylogénique ».

Sans préjuger de la valeur phylogénique de ces deux hypothèses, bornons-nous à constater que le groupe *Pleurolophocerca* Sewell semble bien représenter une lignée évolutive, dont les termes seraient, comme le fait observer Dubois, d'une part, *Cercariæ indicæ* VII et VIII Sewell (formes monostomes), et, d'autre part, *C. pleurolophocerca* (Sons.), redécrite par M. Langeron (1924), qui est un distome bien caractérisé. Entre ces deux extrêmes, toute une gamme de formes de transition peut intervenir. L'absence de ventouse ventrale ne saurait être une raison suffisante, comme le souligne G. Dubois, pour rattacher le groupe *Pleurolophocerca* aux monostomes dont l'organisation et l'évolution sont très différentes.

Le cycle évolutif d'un certain nombre d'*Opisthorchiidæ*, dont les lophocercaires sont parfois monostomes, parfois distomes, en est une preuve évidente.

C'est également l'opinion de Wesenberg Lund (1934), qui observe que le groupe *Pleurolophocerca*, auquel appartient *C. lophocerca* (Fil.), diffère des véritables monostomes par des caractères importants : cuticule spinulée en avant, système excréteur différent se rapprochant de celui des *Gymnocephala*, ventouse ventrale présente quoique rudimentaire, glandes salivaires, surmontant l'ébauche d'acetabulum, toujours très développées.

M. Rothschild (1938) estime que la séparation des deux groupes *Pleurolophocerca* et *Parapleurolophocerca* n'est pas fondée, les formes larvaires de trématodes appartenant à des familles telles que les *Heterophyidæ* ou les *Opisthorchiidæ*, étant rattachées tantôt à l'un, tantôt à l'autre de ces groupes.

Cet auteur donne pour les deux groupes les caractères généraux

suivants : cuticule entièrement spinulée ou antérieurement seulement (les épines étant orientées vers le bas) ; deux taches oculaires généralement présentes, mais parfois absentes. Ventouse orale protractile (appareil de pénétration). Acetabulum absent ou peu développé. Pharynx toujours présent ; tube digestif absent ou rudimentaire ; glandes de pénétration présentes débouchant à la partie antérieure. Vessie réniforme ou plus ou moins arrondie, à parois épaisses. Appendice caudal puissant, plus long que le corps, portant une fine membrane cuticulaire, plus ou moins plissée. Evolution dans des rédies se développant chez des Gastropodes (Prosobranches) marins ou dulcaquicoles. Les cercaires abandonnent la rédie assez précocement, continuant leur développement dans les tissus de l'hôte. Le second hôte intermédiaire est généralement un poisson, exceptionnellement un amphibien.

La cercaire de *R. joyeuxi* répond bien à ces normes morphologiques et biologiques. Dans la lignée évolutive des pleurolophocercaires, elle se situe vraisemblablement très près des cercaires distomes. L'acetabulum de la métacercaire se différencie-t-il à partir de l'ébauche observée au stade cercaire ? Nous ne saurions l'affirmer, bien que chez la métacercaire jeune (8 jours), apparaisse parfois une ventouse ventrale plus ou moins différenciée, située à peu près au même niveau (fig. 14).

Nous n'avons jamais vu de cercaires mûres dans les rédies âgées. En revanche, l'examen de nos amnicoles infestées, après écrasement ménagé, a fait toujours apparaître, au niveau des glandes digestives du mollusque, de très nombreuses cercaires immatures, le nombre des cercaires adultes étant en général réduit ; ceci confirmerait également le caractère biologique mentionné plus haut par M. Rothschild. Signalons encore, à l'appui de cette observation, que les cercaires ne sont jamais émises massivement. Elles paraissent plutôt s'éliminer progressivement, au fur et à mesure de leur maturation.

La métacercaire, petite à l'origine (diamètre : 100-120 μ), grossit lentement à la température de 18-20° (fig. 15) ; elle atteint sa taille maximum au bout de huit semaines environ (800-1.000 μ) ; grande vessie en Y, souvent visible à l'œil nu ; système excréteur très développé, constitué par deux troncs latéraux qui s'anastomosent vers le tiers antérieur, formant de grosses ampoules à l'extrémité de certaines ramifications latérales (fig. 16). Enveloppe kystique de 1-2 μ . Le développement de la métacercaire et la manifestation de la progénèse sont en relation constante avec l'état physiologique de l'hôte.

C) ESSAI DE CYCLE NORMAL A TROIS HÔTES

Bien que cette évolution ait été plusieurs fois tentée (Ch. Joyeux et coll., 1930 ; A. Buttner, 1951) chez divers *Colubridæ*, sans autres résultats que la survivance de quelques exemplaires adultes dans l'intestin de cet hôte, nous avons résolu de l'essayer une fois encore avec, s'il était possible, des couleuvres capturées au Jardin d'Essai. Malheureusement, c'est en vain que nous nous sommes adressée au personnel attaché à ce jardin public, gardes et jardiniers ; il nous a été dit que si les poissons et les batraciens s'y rencontraient en abondance, en revanche aucune couleuvre n'y avait été aperçue, et, en particulier, jamais de couleuvre fer à cheval. Notre séjour coïncidait précisément avec des travaux de débroussaillage entrepris en de nombreux points du jardin, et les ouvriers interrogés, fort complaisants par ailleurs, n'ont jamais pu nous signaler la présence de cette espèce particulière de couleuvre dans les épais fourrés qu'ils élaguaient (1).

Le Professeur Sergent eut alors l'obligeance de mettre à notre disposition deux vipères à cornes (*Cerastes cornutus* var. *mutila* ; longueur : 0,60 m.) et deux lébétines (*Vipera lebetina* L. ; longueur : 1 m et 1,20 m.), originaires de Chellala, non loin de Laghouat (Sud Algérien) ; elles étaient à jeun depuis près de six mois. Les 27 et 28 mars, ces quatre reptiles ont ingéré : la première 50, la seconde 80-100, la troisième 40, la quatrième environ 60 kystes plus ou moins évolués de *R. joyeuxi*, inclus dans la peau de *D. pictus* (2). L'une des *Cerastes* est morte après 48 heures ; les fragments de peau de discoglosse ont été retrouvés non digérés dans l'estomac et l'intestin moyen ; les kystes inclus étaient encore bien vivants. La deuxième *Cerastes* fut sacrifiée le 5 avril, soit neuf jours après l'ingestion des kystes. Malgré une autopsie soigneuse, aucune *Ratzia* ne put être retrouvée dans le tube digestif, pas plus d'ailleurs que d'autres trématodes provenant d'une infestation naturelle.

Les deux vipères lébétines ont été sacrifiées et autopsiées le 6 avril, soit également après neuf jours d'infestation ; l'une d'elles présentait dans l'intestin moyen quatre *Ratzia joyeuxi* jeunes et deux *Mesocelium* sp. (*Dicrocoeliidae*), provenant d'une infestation spontanée ; des autres kystes de *Ratzia* ingérés, il ne restait aucune trace dans le tractus digestif.

(1) Signalons cependant qu'en 1927 (*Recherches sur la faune helminthologique algérienne*), Ch. Joyeux, tout en constatant que ni lui-même, ni les ouvriers du Jardin n'avaient jamais vu de serpents en ce lieu, mentionne que le Dr H. Foley a pu capturer 3 *Zamenis hippocrepis* L. dans la partie haute du Jardin. Etant donnée l'étroite localisation des gîtes à mollusques précisément dans cette zone, on ne peut invoquer l'absence ou la rareté de ces reptiles pour nier *à priori* leur rôle dans l'évolution de *R. joyeuxi*. Cependant, on peut observer que leur biologie surtout terrestre ne semble pas favoriser un contact fréquent avec les amniotes.

(2) Nous exprimons nos vifs remerciements à Mlle Pons et à Mme Ferré, grâce au concours desquelles nous avons pu manipuler ces dangereux reptiles.

FIG. 14. — Métacercaire de 8 jours

FIG. 15. — Métacercaire de 4-5 semaines, non encore progénétique.

FIG. 16. — Métacercaire mûre, sortie de son kyste ; système excréteur relativement bien visible.

Nous soulignons encore une fois ici le faible pourcentage de survivance (4 pour 230-250, soit moins de 2 p. 100) et l'absence d'évolution de ces distomes dans un tube digestif de reptile ; observation qui s'ajoute aux constatations faites par Ch. Joyeux et coll. (1930) chez des couleuvres aquatiques et terrestres des genres *Natrix* et *Coluber*, et par nous chez *Zamenis hippocrepis* (1951).

Si l'on tient compte de ce fait biologique essentiel et de la facilité avec laquelle s'effectue le cycle abrégé progénétique, il semble bien que l'on puisse contester définitivement le rôle de ce troisième hôte dans l'évolution de *R. joyeuxi*.

Observations sur la croissance de la métacercarie le déterminisme de la ponte et la maturation des œufs

Le développement de la métacercarie de *R. joyeuxi* étant relativement lent et son accroissement de taille appréciable (environ $9 \times$ le kyste venant de se former), nous avons cherché à discriminer le rôle joué par certains facteurs (internes ou externes) et leur importance relative au cours des processus conduisant le distome à sa maturation complète.

Croissance : La jeune métacercarie venant de s'enkyster mesure environ 100μ de diamètre ; le kyste, assez régulièrement rond, est imperceptible sur le corps pigmenté du têtard ou du discoglosse adulte ; mais la fine et large membrane verticale qui entoure l'appendice caudal du têtard d'*Alytes obstetricans* nous a permis de suivre à la loupe binoculaire le développement des métacercaries qui s'y étaient enkystées.

S'il est d'observation courante que le métabolisme du ver peut être influencé par celui de son hôte, il est peu de cas où cette incidence soit aussi directe et aussi constante que pour *R. joyeuxi*.

C'est ainsi que des têtards d'*Alytes*, prélevés dans la nature fin août, abondamment nourris, ont permis, après exposition aux cercaires de *R. joyeuxi*, d'obtenir en six à sept semaines des kystes dont le distome commençait à pondre. En six semaines, le kyste avait atteint sa taille maximum, la température ambiante oscillant entre $22-25^{\circ} \text{C}$.

Inversement, des discoglosses adultes, prélevés dans la nature fin mars, présentant des kystes très jeunes, ont été privés d'alimentation pendant près de cinq mois ; une très faible évolution des kystes a été observée (croissance d'un tiers environ de la taille initiale, kystes de $180-200 \mu$). Mêmes résultats à $18-20^{\circ}$ pendant l'été qu'à $10-15^{\circ}$ pendant l'hiver au laboratoire.

Des têtards d'*Alytes*, à jeun depuis trois mois, ont été infestés assez

massivement. Nourris à intervalles largement espacés (une fois par mois), la température étant à 15-18°, ils montrent en trois mois des kystes de grande taille (800-1.000 μ), non progénétiques.

Enfin deux têtards d'*Alytes*, à jeun depuis deux mois, infestés massivement, nourris une fois, montrent en trois mois des kystes blancs sur tout le corps, de plus ou moins grande taille, la température étant de 20-25°. Placés brusquement à 10-12° et nourris quotidiennement et abondamment pendant une semaine (1), ces deux têtards présentent, au bout de ce court laps de temps, des kystes qui sont tous de grande taille et progénétiques.

De l'ensemble de ces expériences, nous concluons que :

— la croissance du kyste étant importante ($\times 9-10$), elle est toujours soumise à une *durée minimum* d'évolution qui est de six semaines (début de la ponte) ; ce chiffre constitue un minimum absolu ;

— cette croissance est sous la dépendance directe de l'état physiologique de l'hôte. Elle est stoppée si l'hôte est soumis à une diète prolongée ou ne se nourrit plus pour des causes particulières (état de misère physiologique, hibernation, etc...) ; elle reprend aussitôt si l'hôte se réalimente ; elle progresse lentement si l'hôte n'est nourri que périodiquement ;

— l'alimentation étant essentiellement carnée, on peut se demander si certaines protéines ne jouent pas un rôle direct ou indirect sur le développement du kyste.

D'autres facteurs naturels ne peuvent pas suppléer à cette carence de l'hôte : le « temps » ne permet pas l'achèvement du développement (des têtards d'*Alytes* et des discoglosses à jeun depuis six mois ont conservé des kystes vivants, mais n'ayant subi aucune évolution) ; la « température » est également sans action sur le développement (pas d'évolution chez des têtards à jeun, conservés pendant quatre mois, à 28-30°).

En cas d'alimentation normale de l'hôte, la croissance des kystes n'est que faiblement influencée par la température. Celle-ci joue sans doute un rôle indirect en réveillant l'activité de l'hôte, qui recommence à se nourrir au sortir de l'hibernation. Ceci explique vraisemblablement pourquoi les discoglosses du Jardin d'Essai ne se montrent infestés qu'au printemps et en été. La plupart des kystes mûrs étant tombés, à la fin de l'automne, les infestations contractées pendant l'hiver (les amnicoles émettent des cercaires en toutes saisons)

(1) La nourriture de ces têtards, très carnivores, consistait en têtards morts, muscles de grenouilles débarrassées de leur peau, parfois parcelles de viande de bœuf séchée ; la salade ne constituant qu'un appoint tout à fait insuffisant.

ne se développent qu'avec le retour à la vie active des batraciens au printemps.

Le facteur « éclaircissement » ne semble pas intervenir dans le développement du distome. Deux plateaux en émail, contenant l'un et l'autre six têtards infestés en même temps, ont été placés à la même température, l'un à l'obscurité, l'autre à la lumière du jour ; les kystes ont eu un développement rigoureusement synchrone. On peut observer que, dans la nature également, les kystes disposés sur la face ventrale des discoglosses adultes ou larvaires se développent aussi bien, sinon mieux (la peau étant plus mince et plus lisse), que ceux situés sur la face dorsale.

Fécondation et ponte. — Les expériences précédemment citées montrent que les kystes ne deviennent jamais progénétiques chez un batracien non alimenté. Au contraire, la reprise de l'alimentation de l'hôte suffit à déclencher à nouveau la croissance, puis la fécondation ou la parthénogénèse (1), et la ponte chez la métacercaire. Le début de la ponte ne peut se produire avant six semaines chez le têtard d'*Alytes* régulièrement alimenté. Chez un discoglosse adulte ou chez un têtard éloigné de la métamorphose, elle ne se poursuit que très lentement si l'on cesse de nourrir le porteur.

La température joue-t-elle ici un rôle plus important que dans la croissance du distome ? Celui-ci, quoiqu'adulte, ne cesse néanmoins de se nourrir ; et son activité métabolique, toujours en fonction directe de celle de son hôte, se traduit par une intensification constante de la ponte chez la métacercaire. La température n'intervient que pour en accélérer le rythme et pour activer la segmentation des œufs.

Comme dans le cas précédent, et pour les mêmes raisons, nous ne pensons pas que la lumière ait une action sensible sur le déclenchement de la ponte.

Signalons une observation curieuse dont nous reprendrons l'étude incessamment : chez une dizaine de têtards de *D. pictus*, porteurs de kystes de *R. joyeuxi*, dont l'évolution au laboratoire, en l'absence de toute alimentation, s'est effectuée en 25 à 30 jours (durée trop brève pour que la progénèse puisse se manifester), les métacercaires étaient devenues toutes progénétiques huit jours après la métamorphose des têtards (fig. 17 et 18). Il est donc possible que l'hormone thyroïdienne ait une action directe ou indirecte sur le déterminisme de la ponte chez *R. joyeuxi*.

Maturation des œufs. — L'embryon ne se différencie pas dans l'œuf chez un hôte sous-alimenté.

(1) Le processus d'activation de l'ovule n'est pas encore élucidé.

FIG. 17. — Jeune *D. pictus* 8 jours après la métamorphose, présentant des kystes progénétiques de *R. joyeuxi*. Vu à la loupe binoculaire après écrasement entre deux lames. Les kystes sont volontairement grossis pour faire apparaître la progénèse.

Une douzaine de têtards d'*Alytes* infestés, nourris périodiquement de chair de grenouille, le repas se renouvelant de 15 jours en 15 jours, pré-

sentaient au bout de deux mois des kystes progénétiques dont les œufs étaient en cours de segmentation ; certains œufs étaient proches de la maturité, mais aucun ne possédait de miracidium différencié et mobile dans la coque.

FIG. 18. — Moignon de la queue d'un *D. pictus* infesté par *R. joyeuxi*, après la métamorphose : les douves ont régressé en même temps que l'appendice caudal et se sont concentrées dans le moignon. Echelle de 0 à 200 μ .

C'est à ce moment que l'action de la température paraît devenir peu à peu essentielle. Alors que des observations antérieures il résulte que la nutrition régulière de l'hôte permet la croissance très progressive de la métacercaire, le déclenchement de la ponte et le début de la segmentation des œufs, il semble qu'il faille imputer à la

chaleur l'achèvement rapide de la maturation des œufs. En été, les kystes arrivent ainsi rapidement à maturité. La membrane kystique, élastique et assez résistante, est de plus en plus distendue par les pontes massives de la douve qui, en voie de dégénérescence, ne peut plus faire d'emprunts à son hôte ; le kyste tombe et s'ouvre, laissant échapper les œufs mûrs.

L'hormone thyroïdienne exerce-t-elle sur la maturation des œufs, comme sur le déclenchement de la ponte, une action déterminante ? On peut se le demander, les œufs des kystes des jeunes batraciens métamorphosés signalés plus haut semblant parfaitement mûrs au bout de sept à huit semaines, à une période où la contribution de l'hôte, en diapause trophique pendant la métamorphose, paraît nécessairement minime (1).

En résumé, nous pouvons ainsi schématiser l'action exercée par certains facteurs sur le développement de la métacercarie de *R. joyeuxi* :

	FACTEURS INTERNES		FACTEURS EXTERNES		
	Métabolisme de l'hôte (Rôle des protéines?)	Hormone thyroïdienne	Temps minimum	Température	Eclaircissement
Croissance....	+++	(?)	6 semaines	+	—
Ponte.....	++	+++ (?)	8-6 semaines	++	—
Maturation des œufs.....	+	++ (?)	8 semaines	+++	—

Nous avons pu comparer le développement de cette métacercarie progénétique avec celui de *Paralepoderma brumpti* (A. Buttner 1951) (*Plagiurchiidæ*), que nous conservons depuis deux ans au labo-

(1) D'après M. Abeloos, l'hormone thyroïdienne a la constitution d'une protéine iodée. D'autre part, diverses substances organiques actives peuvent être extraites du corps thyroïde, en particulier des acides aminés iodés. On sait également que l'hormone thyroïdienne intervient dans le métabolisme de l'azote en augmentant la désintégration des matières protéiques. Il est donc possible qu'une quantité plus grande d'acides aminés ou de protéines soit présente dans l'organisme du têtard au moment de la métamorphose, déterminant la croissance et la ponte chez la métacercarie au même titre que l'alimentation carnée donnée aux têtards parasités par *R. joyeuxi*.

ratoire et dont nous possédons actuellement la cinquième génération par voie de progénèse. Le premier hôte est un Gastropode pulmoné, *Planorbis planorbis*. La métacercaire s'enkyste et devient progénétique dans les muscles de têtards de batraciens (*Alytes*, *Triton*, etc.). Au cours de l'évolution des troisième et quatrième générations de cercaires, les métacercaires ne devinrent plus progénétiques que dans 20 à 25 p. 100 des cas. Cependant, les œufs en étaient mûrs et se sont montrés infestants.

Nous avons pu remarquer que ce phénomène avait une double cause : 1° les têtards choisis pour ces infestations étaient sous-alimentés ; 2° la température ambiante était relativement basse (14-15°) pendant l'évolution.

Les têtards infestés étant réalimentés, il n'y eut pas, comme dans le cas précédent, réactivation de la croissance des métacercaires en cours de développement. Il semble que ce stimulus n'intervienne qu'au départ ; en effet, un têtard bien nourri, infesté par des cercaires de *P. brumpti*, puis maintenu à la diète, la température étant voisine de 20-25° et l'exposition à la lumière quotidienne, présentait, au bout de 15 à 21 jours, 100 p. 100 de métacercaires progénétiques. L'évolution de cette métacercaire est rapide (8-15 jours), la maturation des œufs également (15-21 jours). L'indice de croissance relativement peu élevé (2). La participation de l'hôte paraît donc initiale, puis elle devient discrète et c'est la température en association avec un éclaircissement ménagé qui semble jouer le rôle prépondérant pour mener à bien le développement jusqu'à la progénèse.

Les rôles des facteurs précédemment envisagés, dans la progénèse et la maturation des œufs chez *P. brumpti*, se répartiraient comme suit :

	FACTEURS INTERNES		FACTEURS EXTERNES		
	Métabolisme de l'hôte	Hormone thyroïdienne	Temps minimum	Température	Eclaircissement
Croissance....	+++	?	8-15 jours	+++	++
Ponte.....	+	?	15 jours	+++	++
Maturation des œufs.....	0	?	15-21 jours	+++	++

En conclusion de cette brève étude sur l'incidence de certains facteurs sur la manifestation de la progénèse, nous dirons que, dans les deux cas envisagés, la nutrition de l'hôte joue un rôle primordial ; mais, tandis qu'elle n'est essentielle qu'au début de la croissance pour les métacercaires de *P. brumpti* à *évolution rapide* et à *accroissement faible*, chaleur et lumière conditionnant la suite du développement, elle demeure constamment nécessaire à la maturation des kystes de *R. joyeuxi* à *développement lent* et à *forte croissance*, la chaleur n'intervenant qu'à titre subsidiaire en fin d'évolution.

Conclusions

Ratzia joyeuxi (E. Brumpt 1922), métacercaire progénétique d'amphibiens, constitue un second exemple d'évolution abrégée due à la maturité sexuelle précoce du distome. Le deuxième hôte fait ainsi successivement fonction d'hôte intermédiaire, puis d'hôte définitif.

Diverses observations plaident en faveur de l'existence d'un tel cycle. L'une des plus sérieuses était la présence dans l'œuf progénétique d'un miracidium vivant, prêt à éclore. L'hypothèse de R.-Ph. Dollfus (1929, p. 196), selon laquelle il pourrait y avoir des miracidiums somatiques non fonctionnels, dont la différenciation s'opérerait à partir des cellules vitellines, n'a jamais jusqu'à présent, à notre connaissance, reçu de confirmation dans les faits.

Chez *R. joyeuxi*, l'ovaire est fonctionnel ; seule l'activité testiculaire paraît inconstante. L'ovule, fécondé ou non, s'entoure d'une coque ; il se segmente le long du tractus utérin, puis se différencie jusqu'à constitution d'un embryon cilié. L'œuf embryonné semble ainsi réunir les conditions nécessaires pour infester directement le mollusque premier hôte. C'est ce que nous avons pu vérifier en découvrant le premier hôte intermédiaire, *Amnicola dupotetiana* Forbes, 1839, qui, au contact des œufs mûrs, s'infeste sans difficulté. Les échecs enregistrés jusqu'à présent venaient de ce que le mollusque choisi était soit un pulmoné (*Limnea limosa*, *Planorbis corneus*, *Physa subopaca*, *L. truncatula*, *L. palustris*), hôte inhabituel pour un *Opisthorchiidæ*, soit un prosobranché (*Bithynia tentaculata*) autre que le vecteur spécifique.

L'infestation se produit-elle passivement, par ingestion des œufs, ou par pénétration active des miracidiums éclos dans la cavité respiratoire ou les téguments du mollusque ? Ch. Joyeux, qui identifie cette espèce à *R. parva* (Stossich), signale (1927, p. 524), sans préciser s'il s'agit de métacercaires progénétiques de *Rana* ou de *Discoglossus*, avoir vu éclore les œufs mûrs dans l'eau :

« En les disséquant dans un verre de montre rempli d'eau et en les examinant au microscope, on constate que ces œufs contiennent un miracidium bien vivant, qui s'échappe au bout de quelques instants. Parfois, l'éclosion ne commence qu'après une heure de contact avec l'eau. Dans certains cas, probablement lorsque les œufs ne sont pas assez mûrs, l'embryon s'agite dans l'œuf pendant plusieurs jours, mais n'arrive pas à sortir. En tout cas, il est bien certain que les œufs de *Ratzia parva* contiennent un miracidium viable qui, dans la nature, est mis en liberté au contact de l'eau. »

Nous n'avons jamais pu observer ce mode d'éclosion des œufs dans l'eau, bien que nous en ayons prélevé dans des kystes proches de la déhiscence et dont le distome était entièrement lysé. En revanche, nous avons toujours utilisé pour nos infestations des œufs dont l'embryon s'agitait dans la coque ; et, 24 et 48 h. plus tard, nous avons pu constater, dans les déjections fraîches, la présence d'un plus ou moins grand nombre de coques vides désoperculées, témoignant de la maturité de ces œufs et de leur éclosion dans l'intestin du mollusque. Signalons encore, comme préjugant en faveur de ce mode de contamination par ingestion des œufs, que l'infestation des amniocoles peut se produire dans la nature au cours de l'hiver ; or, l'éclosion des miracidiums dans l'eau nécessite en général une température assez élevée (25-30°), tandis que l'ingestion des œufs peut se faire en toute saison, leur éclosion dans l'intestin dépendant d'un facteur biochimique de l'hôte, vraisemblablement non influencé par la température.

Les deux seules éclosions spontanées auxquelles nous ayons pu assister se sont produites dans l'eau, entre lame et lamelle, après élimination de ces œufs par le mollusque qui les avait ingérés. Elles ne sont pas démonstratives, puisqu'il s'agissait d'œufs ayant séjourné près de 15 jours dans l'eau, et dont la coque plus ou moins altérée avait déjà subi l'attaque des sucs intestinaux.

Nous pensons donc que, pour *R. joyeuxi*, l'infestation des amniocoles se produit essentiellement par la voie digestive, selon le procédé décrit par divers auteurs pour d'autres espèces d'*Opisthorchiidae* (Faust et Khaw, 1927 ; Vogel, 1932). Peut-être existe-t-il concurremment un processus de pénétration par la voie cutanée, mais aucun fait positif relatif à cette pénétration ne nous permet actuellement d'admettre son éventualité.

Le cycle évolutif de *R. joyeuxi*, bien que de caractère spécial du fait de la progénèse, s'intègre néanmoins dans un type d'évolution qui semble commun à tous les *Opisthorchiidae* : éclosion des miracidiums dans le tube digestif d'un gastropode prosobranch ; développement des stades primaires, sporocystes et rédies, chez cet hôte

particulier ; cercaires du type *Pleurolophocerca* Sewell (1922) naissant dans des rédies.

A la différence de *Paralepoderma brumpti* (A. Buttner 1950), métacercaire progénétique dont la localisation intramusculaire et les œufs non libérés dans le kyste diminuent peut-être les chances de dissémination, *Ratzia joyeuxi* bénéficie de conditions d'évolution éminemment favorables, du fait que les deux premiers hôtes intermédiaires se retrouvent périodiquement dans les mêmes gîtes. Au Jardin d'Essai, notamment, les amnicoles vivent dans des ruisseaux étroits, fixées sur les pierres ou les plantes aquatiques ; les discoglosses, que leurs mœurs amphibies et la fréquence de leur ponte ramènent constamment vers les mêmes collections d'eau, s'y infestent à l'état larvaire ou adulte ; puis, ils reviennent essaimer dans l'eau leurs kystes mûrs à proximité des mollusques vecteurs. L'eau étant peu profonde et la résistance des miracidiums dans l'œuf de longue durée, les amnicoles auront tout le temps nécessaire pour pouvoir s'infester. C'est ce qui explique sans doute la pérennité de ce parasitisme en ce lieu, où les foyers d'infestation naturelle réunissent des conditions exceptionnelles qui sont presque celles d'une expérience de laboratoire.

A côté des modes habituels de reproduction, la progénèse apparaît donc comme un processus autonome, dont le rôle n'est pas négligeable et dont l'efficacité est certaine. Dans le cas étudié ci-dessus, comme pour *Paralepoderma brumpti*, elle a pour effet majeur de faire du distome progénétique un adulte véritable.

La stricte dépendance physiologique de *R. joyeuxi* vis-à-vis de son second hôte permet de se demander si la progénèse est toujours un phénomène d'origine purement héréditaire. Cette subordination, nécessaire au métabolisme de l'hôte, ne signifierait-elle pas au contraire qu'à une prédisposition initiale à la maturité précoce, serait venue se joindre pour ce trématode une adaptation progressive et de plus en plus parfaite à son second hôte, le contraignant peu à peu à y achever son évolution.

RÉSUMÉ

Les éléments nouveaux que nous avons pu apporter au cours de ce travail sur *Ratzia joyeuxi* (E. Brumpt 1922), *Opisthorchiidae* connu au stade de métacercaire progénétique enkystée sous la peau de batraciens adultes, sont les suivants :

1° L'hôte intermédiaire abritant les premiers stades larvaires est un gastropode prosobranch de l'espèce *Ammicola dupotetiana* Forbes 1839.

2° La cercaire à queue membraneuse ne possède qu'une ébauche d'acetabulum ; elle se rapproche du groupe *Pleurolophocerca* Sewell,

et en particulier du type *C. lophocerca* (Fil.), mais elle ne présente pas de taches oculaires.

Elle naît dans des rédies allongées et s'en échappe avant d'avoir acquis, semble-t-il, sa complète maturité.

3° Les œufs mûrs des métacercaires progénétiques, contenant des miracidiums différenciés et mobiles, sont infestants pour les mollusques. Ils parasitent directement de jeunes amnicoles neuves, d'élevage.

Le taux des infestations expérimentales est élevé : 60 à 80 p. 100 ; celui des infestations spontanées paraît bas : 1-2 p. 100 ; toutefois, il n'a été établi que sur 200 amnicoles récoltées au Jardin d'Essai d'Alger.

4° Le cycle abrégé de *R. joyeuxi*, de métacercaire progénétique à métacercaire progénétique, a été réalisé par infestation de près de 90 *Ammicola dupotetiana* d'élevage avec les œufs mûrs de métacercaires progénétiques de *Discoglossus pictus*. Des têtards d'*Alytes obstetricans*, exposés aux cercaires émises au bout de six semaines par les mollusques ainsi parasités, présentèrent en six à huit semaines des kystes typiques de *R. joyeuxi*, dont plusieurs étaient progénétiques. La température ambiante était de 18 à 20° C.

5° L'échec des essais d'infestation de quatre reptiles (deux *Cerastes cornutus* et deux *Vipera lebetina*) par près de 250 kystes de *R. joyeuxi* à tous les stades d'évolution s'ajoute à ceux déjà enregistrés chez différents *Colubridæ* (*Natrix*, *Coluber*, *Zamenis*). Le cycle à trois hôtes, impliquant évidemment une évolution réelle du distome chez chacun de ces hôtes, avec acquisition de la maturité sexuelle chez l'hôte définitif, n'est toujours pas démontré. On peut douter qu'il existe ; mais on peut admettre, chez des *Colubridæ* prédateurs de batraciens, la survivance de quelques douves, parasites de ces amphibiens, se trouvant en transit dans le tube digestif. Ce séjour occasionnel n'entraînant aucun développement ne peut être interprété comme un stade évolutif.

6° Au point de vue biologique, la cercaire de *R. joyeuxi* a une faible spécificité parasitaire ; elle s'attaque à de nombreuses espèces d'amphibiens et parasite aussi bien les têtards que les batraciens adultes.

7° La métacercaire de *R. joyeuxi* se développe lentement ; elle atteint un diamètre qui représente 8 à 10 fois sa taille originelle. Elle ne parvient à maturité que si son hôte se nourrit constamment et assimile cette alimentation. Divers autres facteurs interviennent encore dans le déterminisme de la ponte et de la maturation des œufs, dont le rôle est subsidiaire (température) ou insuffisamment élucidé (facteur thyroïdien).

NOTA

Dans un récent *Bulletin de l'Institut Pasteur* (t. 50, février 1952, p. 191-192), M. Ch. Joyeux a publié une analyse critique de nos travaux sur « La progénèse chez les trématodes digénétiques ». Il semble y mettre en doute l'existence d'un véritable cycle abrégé chez *Paralepoderma brumpti* (A. Buttner, 1950), métacercaire progénétique de têtards dont les œufs nous ont permis d'infester directement les mollusques premiers hôtes ; il suspecte, d'autre part, la validité de ce trématode en tant qu'espèce nouvelle.

Nous désirons, relativement à certaines de ses remarques, insérer dans ce numéro la mise au point suivante :

1° En ce qui concerne l'évolution abrégée de *Paralepoderma brumpti* (= *Plagiorchis brumpti* A. Buttner 1950), M. Joyeux écrit :

a) « Ingérées par les couleuvres *T. viperinus* et *N. natrix*, elles (les métacercaires progénétiques de *P. brumpti*) n'auraient présenté qu'une survie sans développement ; A. Buttner conclut qu'il s'agit d'un cycle abrégé. » (1^{re} analyse, p. 191).

b) « L'extrême rareté des *Planorbis* infestés dans la nature est confirmée (250 nouveaux cas négatifs). Il est donc évident que ce mode de développement, assimilé par l'auteur à un cycle abrégé, représente un processus anormal, tout à fait exceptionnel dans la nature. » (2^e analyse, p. 191).

2° En ce qui concerne la validité spécifique de *P. brumpti* ou, au contraire, son identité avec *P. cloacicola* (Lühe), parasite à l'état adulte du cloaque de la couleuvre, citons encore :

a) « Il s'agirait d'une espèce nouvelle de *Plagiorchis* : *P. brumpti* n. sp., se rapprochant de *P. cloacicola* (Lühe) (diagnose sommairement discutée). » (1^{re} analyse, p. 191).

b) « L'évolution (de *P. cloacicola*) se fait chez un planorbe, les cercaires s'enkystent chez des têtards de batraciens. Les hôtes définitifs sont les couleuvres *N. natrix*, *N. natrix persa* et *N. viperinus*... » « Dollfus, qui a pu suivre les travaux d'A. Buttner..., estime que cet auteur a eu vraisemblablement affaire à *P. cloacicola* et qu'il y a eu véritablement infestation chez les couleuvres dans l'expérience ci-dessus (p. 192, analyse du travail de R.-Ph. Dollfus : « Variations anatomiques chez *Distomum cloacicola* »).

Nous ne relèverons pas le conditionnel employé pour relater les résultats de nos expériences, sans que soit cité aucun fait permettant de les contester.

1° Faisons observer tout d'abord que ce n'est pas en raison de l'absence d'évolution des métacercaires de *P. brumpti* chez les couleuvres que nous avons conclu à l'existence d'un cycle abrégé chez ce trématode. C'est l'*infestation directe de Planorbis planorbis d'élevage avec les œufs mûrs des métacercaires progénétiques*, puis l'obtention de *trois générations successives sans passage par un 3^e hôte* (Ann. Paras., XXVI, p. 60), qui nous ont permis d'affirmer la réalité de ce mode particulier de développement.

La rareté des *Planorbis* infestés dans la nature ne nous paraît pas un témoignage évident du caractère « tout à fait exceptionnel » de l'évolution abrégée de *P. brumpti* : en effet, les taux d'infestation naturelle sont souvent très faibles ; nous n'en voulons pour exemple que ceux des mollusques parasités par les formes larvaires de bilharzies (3 à 6 p. 1.000). Ceci n'empêche point les bilharzioses de figurer parmi les parasitoses les plus redoutables.

Au surplus, l'opinion soutenue dans l'analyse parue dans le *B.I.P* implique une contradiction ; car, si *P. brumpti* et *P. cloacicola* constituaient une même espèce et si le cycle mentionné pour *P. cloacicola* s'effectuait réellement dans la nature, l'infestation des *Planorbis* par la voie normale du cycle à trois hôtes ne manquerait pas de se produire également ; la rareté des planorbes parasités ne saurait alors, en bonne logique, être imputée au *seul* cycle abrégé.

Rappelons, à ce sujet, que le cycle de *P. cloacicola* n'est pas connu. Présentée comme un cycle naturel, l'évolution donnée dans le *Bull. de Pasteur* est un « cycle supposé », proposé par R.-Ph. Dollfus pour ce trématode (Ann. Paras., XXV, 1950, p. 148). Les premiers stades du développement chez un planorbe, puis chez un têtard de batraciens, concernent *P. brumpti* et sont empruntés au cycle que nous avons démontré expérimentalement pour ce distome. Le stade terminal chez les couleuvres, qui lui est adjoint, représente le seul stade connu de *P. cloacicola*.

On ne saurait donc faire valablement état de ce schéma évolutif strictement hypothétique pour conclure à une similitude d'évolution entre *P. cloacicola* et *P. brumpti*.

2° Spécifions, par ailleurs, que c'est principalement sur des particularités biologiques que nous avons étayé la validité spécifique de *Paralepoderma brumpti* :

Si *P. cloacicola* est un parasite habituel de couleuvres, *P. brumpti*, au contraire, n'évolue pas chez ces animaux : l'ingestion de plus de 50 kystes de *brumpti* à tous les stades par des *Natrix* (*N. natrix*, *N. viperinus*) ne nous a permis de constater que la survie de quelques rares douves non modifiées, et la dégénérescence des autres ;

ce qui, objectivement, ne peut être interprété comme une évolution véritable.

De plus, *P. brumpti* arrive normalement à l'état adulte, au stade de métacercaire progénétique, chez des batraciens larvaires, cette maturité sexuelle étant incontestablement prouvée par cinq générations successives obtenues à ce jour au laboratoire, par voie purement progénétique.

Il est surprenant que M. Joyeux conteste la valeur de tels caractères et considère néanmoins *P. brumpti* comme un parasite de couleuvres, alors qu'après avoir vainement tenté d'obtenir le développement de kystes de *Ratzia parva* chez des *Colubridæ*, il écrivait lui-même, au sujet de ce dernier distome (1943) : « Nous pensons donc que *R. parva* est un parasite de batraciens, chez lesquels il arrive normalement à l'état adulte ; il peut persister quelque temps dans l'intestin des couleuvres, mais n'y accomplit aucune évolution. »

A la vérité, la progénèse est un phénomène trop rare pour qu'on puisse *a priori* l'imputer à un distome dont l'évolution est inconnue. En outre, si l'on confond *P. brumpti* et *P. cloacicola* dans une même espèce, il faut admettre implicitement chez ces deux distomes une double capacité d'évolution, à la fois par voie normale et par voie progénétique, fait sans précédent dans l'histoire des trématodes. Une telle proposition paraît donc inacceptable en l'absence de preuves expérimentales.

Jusqu'à ce jour, aucune observation nouvelle n'est venue, à notre connaissance, contraindre celles que nous avons effectuées. La thèse de l'identité de *P. cloacicola* et de *P. brumpti* ne repose, en définitive, que sur une ressemblance morphologique, approximative d'ailleurs, puisqu'il faut faire appel aux « variations anatomiques » de *P. cloacicola* pour y introduire la forme *brumpti*. Elle ne tient aucun compte des diversités profondes du comportement biologique de ces deux distomes, et de l'ignorance où l'on se trouve du développement larvaire de *P. cloacicola*.

Nous continuons à penser que le concept d'espèce ne peut faire abstraction des caractères biologiques, et qu'il est arbitraire d'y inclure, *a priori*, des individus de morphologie voisine, mais de biologie essentiellement différente.

Quant à l'efficacité du processus d'évolution abrégée, elle nous semble suffisamment démontrée par la succession de cinq générations progénétiques chez *P. brumpti*. La reproduction par voie de progénèse de *Ratzia joyeuxi*, relatée dans le présent mémoire, est une illustration nouvelle de ce mode original de reproduction chez les trématodes.

BIBLIOGRAPHIE

- ABELOOS (M.). — *Biologie animale*, Paris, E. Belin, édit.
- ANGEL (F.). — Reptiles et Amphibiens. *Faune de France*, 45, 1946, 50-53.
- BALAZET (L.) et CALLOT (J.). — Trématodes de Tunisie. *Arch. Inst. Pasteur*, 27, 1922, 18-29.
- BEN DAWES. — *The Trematoda*. Cambridge, 1946.
- BRUMPT (E.). — *Précis de Parasitologie*, 3^e édit., Paris, 1922, 334, Masson et C^{ie}, édit. ; — 6^e édit., Paris., 1949, 607-615, Masson et C^{ie}, édit.
- BUTTNER (A.). — Première démonstration expérimentale d'un cycle abrégé chez les Trématodes digénétiques. Cas du *Plagiorchis brumpti* A. Buttner, 1950. *Ann. Paras.*, XXV, 1950, 21-26.
- La progénèse chez les Trématodes digénétiques. Technique et recherches personnelles. *Ibid.*, XXVI, 1951, 19-66.
- La progénèse chez les Trématodes digénétiques. Recherches personnelles sur deux espèces déjà connues : *Ratzia joyeuxi* (E. Brumpt, 1922), et *Pleurogenes medians* (Olsson, 1876). *Ibid.*, XXVI, 1951, 138-190.
- Nouvelle démonstration d'un cycle abrégé chez *Ratzia joyeuxi* (Trematoda, Opisthorchiidae). *C.R. Séances Acad. Sci.*, 234, 1952, 673-675.
- DOLLFUS (R.-Ph.). — Existe-t-il des cycles évolutifs abrégés chez les Trématodes digénétiques ? Le cas de *Ratzia parva* (Stossich, 1904). *Ann. Paras.*, VII, 1929, 196, 203.
- Variations anatomiques chez *Distomum cloacicola* Max Lühe, 1909. *Ann. Paras.*, XXV, 1950, 141-150.
- DUBOIS (G.). — *Les cercaires de la région de Neuchâtel*. Thèse Doct. ès Sciences, Neuchâtel, 1929.
- FAUST (E. C.) et KHAW (O. K.). — Studies on *Clonorchis sinensis* (Cobbold). *Amer. J. Hyg.*, Monogr. Sér. n° 8, 1927.
- FILIPPI (Ph. de). — Troisième mémoire pour servir à l'histoire génétique des Trématodes. *Mém. Reale Acad. Sci. Turin*, Sér. II, XVIII, 1859.
- JOYEUX (Ch.). — Recherches sur la faune helminthologique africaine. Trématodes. *Arch. Inst. Past. Tunis*, XII, 1923, 332-333.
- *Id. Erratum, Ibid.*, XIII, 1924, 153.
- Recherches sur la faune helminthologique africaine (Cestodes et Trématodes). *Arch. Inst. Past. Algérie*, V, 1927, 322-325.
- L'épidémiologie de la distomatose hépatique à *Fasciola hepatica*. *La Revue du Foie*, II, 1943, 4-5.
- , RONDEAU DU NOYER et BAER (J. G.). — L'activité génitale des métacercaires progénétiques. *Bull. Soc. Path. Exot.*, XXIII, 1930, 967-977.
- LANGERON (M.). — Recherches sur les cercaires des piscines de Gafsa et enquête sur la bilharziose tunisienne. *Arch. Inst. Past. Tunis*, XIII, 1924, 43-58.
- ODHNER (T.). — Zum natürlichen system der digenen Trematoden, I. *Zool. Anzeiger*, XXXVII, 1911, 181-191.
- PALLARY (P.). — Faune malacologique des eaux douces de la Tunisie. *Arch. Inst. Past. Tunis*, XII, 1923, 22-47.
- POCHE (F.). — Das System der Platyodaria. *Archiv. für Naturgeschichte*, XLI, Abt. A, 1925.
- PRICE (E. W.). — A review of the Trematode superfamily Opisthorchioidea. *Proc. Helminth. Soc. Wash.*, VII, 1940 a, 1-13.
- ROTHSCHILD (M.). — The excretory system of *Cercaria coronanda* n. sp. together with notes on its life history and the classification of cercariae of the superfamily Opisthorchioidea Vogel, 1934 (Trematoda). *Novit. Zool.*, 41, 1938 f, 148-163.
- A note on the fin-folds of cercariae of the superfamily Opisthorchioidea Vogel. 1934 (Trematoda). *Novit. Zool.*, 41, 1938 g, 170-173.
- SEWELL (R. B. S.). — *Cercariae Indicae*. *Ind. J. Med. Res.*, 10, 1922, Suppl. N°.
- STOSSICH (M.). — Alcuni distomi della collezione elmintologica del Museo Zoologico di Napoli. *Ann. del Museo Zool. d. R. Univ. d. Napoli*, N.S., I, n° 23, 1904, 10.
- VOGEL (H.). — Ueber den ersten Zwischenwirt und die Zerkarie von *Opisthorchis felinus*. *Arch. f. Schiffs u. Tropenhyg.*, XXXVI, 1932, 558-560.
- Der Entwicklungszyklus von *Opisthorchis felinus* (Riv.) nebst Bemerkungen über die Systematik und epidemiologie. *Zoologica, Stuttgart*, XXXIII, 1934, 1-103.
- WESENBERG-LUND (C.). — Contributions to the development of the Trematoda Digenea. Part II. The biology of the fresh-water cercariae in Danish fresh-waters. *D. Kgl. Dansk. Vidensk. Selsk. Skrifter*, Naturw. Math. Afd., Raekke 9, V, 1934, 1-223.