RECHERCHES EXPÉRIMENTALES SUR *NICOLLA GALLICA*
(R.-Ph. Dollfus 1941) R.-Ph. Dollfus 1958, SA CERCAIRE
COTYLICERQUE ET SA MÉTACERCAIRE PROGÉNÉTIQUE.
OBSERVATIONS SUR LA FAMILLE DES *COITOCAECIDÆ*
Y. Ozaki 1928, s.f. *COITOCAECINÆ* F. Poche 1926
TREMATODA PODOCOTYLOIDEA ET SUR LES CERCAIRES
COTYLICERQUES D'EAU DOUCE ET MARINES

Par Robert Ph. DOLLFUS

Sommaire

Il y a quelques années (1938), j'ai décrit le cycle évolutif d'un *Coitocaecidæ* trouvé à Richelieu (Indre-et-Loire). Aucun Distome n'avait été, jusqu'alors, signalé en France comme appartenant à cette famille.

Après comparaison avec les espèces, jusqu'alors décrites, dont l'attribution aux *Coitocaecidæ sensu stricto* n'était pas douteuse, j'ai été amené à considérer l'espèce que j'ai étudiée à Richelieu comme nouvelle et j'ai proposé d'abord (1941, p. 39, 41) de l'appeler *Coitocaecum gallicum* et, plus récemment, *Nicolla gallica* (R.-Ph. D. 1941) R.-Ph. D. 1959.

Dans le présent travail, je donne d'abord des renseignements plus détaillés que dans mes publications antérieures sur cette espèce et son cycle évolutif, ensuite, un aperçu général sur les *Coitocaecidæ*, et je m'étends sur le groupe des cercaires cotylicerques d'eau douce et marines. L'homogénéité du groupe justifie ma super-famille *Podocotyloidea*.

- A) Description de *Nicolla gallica mihi*, adulte.
- B) Fréquence dans la nature et infestation expérimentale de poissons.
- C) Métacercaires.
- D) Progénèse de la métacercaire (déterminisme inconnu).
- E) Cercaire.

- F) Infestation expérimentale de *Gammarus* par la cercaire.
- G) Position de *Nicolla* dans la famille *Coitocaecidæ*.
- H) Liste des *Coitocaecinæ* des genres *Coitocaecum* et *Nicolla*.
- I) Caractéristiques spécifiques des cercaires cotylicerques.
- J) Les cercaires cotylicerques d'eau douce. Liste des espèces. Tableau.
- K) Les cercaires cotylicerques marines. Liste des espèces. Tableau des hôtes dans lesquels a été signalée la métacercaire enkystée de cercaires cotylicerques marines.
- L) Les familles et les genres de *Podocotylloidea*.
- M) Résumé.

A) Description de *Nicolla gallica mihi* adulte

Corps ovale allongé, peu épais, ayant sa plus grande largeur un peu en avant de la mi-longueur, contour s'atténuant lentement vers l'extrémité antérieure, diminuant peu de largeur dans la partie post-acétabulaire, arrondi à l'extrémité postérieure.

Cuticule non spinulée mais rugueuse, avec de fines rides transversales ondulées, irrégulières, très serrées, non interrompues au niveau des ventouses. Ventouse orale terminale à ouverture termino-ventrale. Acétabulum immédiatement en avant de la mi-longueur du corps, légèrement plus large que long, avec un diamètre moyen presque double de celui de la ventouse orale. Prépharynx très court, mais bien distinct lorsque la région préacétabulaire est en extension, pharynx globuleux ou faiblement ellipsoïdal, œsophage ayant environ deux fois la longueur du pharynx. Branches intestinales divergeant lentement, puis, à partir de la mi-longueur du corps, longeant les bords latéraux du corps, pour se continuer l'une par l'autre en formant un arc régulièrement arrondi, à une petite distance du bord postérieur.

L'appareil génital mâle comprend deux testicules non lobés, à contour circulaire ; le postérieur, généralement un peu plus gros que l'antérieur, occupe la concavité de l'arc intestinal ; l'antérieur est complètement ou partiellement en avant de lui, un peu obliquement déplacé vers la gauche au repos ; mais, lorsque le Distome se déplace librement et se met en extension, les testicules sont exactement l'un derrière l'autre et non pas obliquement. Entre le bord postérieur de l'acétabulum et le bord antérieur du testicule gauche, il y a une distance à peu près égale (parfois très peu inférieure, souvent un peu supérieure) au diamètre moyen de celui-ci.

FIG. 1. — *Nicolla gallica* (R. Ph. Dollfus 1941), adulte, dessiné *in vivo*, de l'intestin de *Cottus gobio* L., à Richelieu (Indre-et-Loire). *Ipse legi* 25-8-1938.

Dimensions (mm.) de cet adulte : longueur 1,4 ; largeur 0,45 ; ventouse orale 0,123 ; ventouse ventrale 0,235 ; prépharynx 0,017 (de 0,010 à 0,020) ; pharynx 0,060. (Figure copiée de R. Ph. Dollfus 1959a, p. 373, fig. 1). CL : Canal de Laurer.

FIG. 2. — *Nicolla gallica* (R. Ph. Dollfus 1941). Région (dessinée *in vivo*) de l'ovaire et du receptaculum seminis d'un adulte obtenu expérimentalement chez *Anguilla anguilla* (L.), à Richelieu (Indre-et-Loire). *Ipse legi*, 10-8-1938.

A : Ventouse ventrale ; CL : Canal de Laurer ; Ov : Ovaire ; PC : Poche du cirre ; T : Testicule ; V : Vitellogènes ; VT : vitelloducte ; U : Uterus ; R : Receptaculum seminis.

La poche du cirre est longue, en massue, s'étendant obliquement de droite à gauche ; postérieurement, elle atteint ou dépasse un peu le niveau du milieu de l'acétabulum ; elle suit le bord droit et dorsal de celui-ci, puis le dépasse et vient croiser la branche intestinale gauche pour se terminer à mi-distance entre l'œsophage et le bord gauche du corps, au niveau de la bifurcation intestinale ou légèrement en avant. Dans la poche du cirre se trouvent : le canal éjaculateur, vraisemblablement éversible distalement sans qu'un cirre soit nettement individualisé, quelques cellules prostatiques et une volumineuse vésicule séminale interne ; il n'y a pas de vésicule séminale externe libre dans le parenchyme ; les vasa efferentia se réunissent peu avant de pénétrer dans la poche du cirre.

L'appareil génital femelle comporte un ovaire non lobé, à contour circulaire ou un peu elliptique ; il est situé contre le bord antérieur droit du testicule gauche, qu'il dépasse plus ou moins antérieurement ; le diamètre de l'ovaire est, au maximum, la moitié de celui du testicule gauche. L'oviducte part du bord antérieur de l'ovaire, fait bientôt un coude et se dirige vers la gauche ; à la mi-largeur du corps, il s'abouche avec le *receptaculum seminis*. Celui-ci est une grande poche plus ou moins transversale, qui se termine du côté droit par un cul-de-sac élargi et se prolonge du côté gauche par une partie rétrécie, un peu sinueuse, ascendante, qui forme le canal de Laurer, s'ouvrant dorsalement à gauche de la mi-largeur du corps, à un niveau un peu postérieur à celui du bord postérieur de l'acétabulum. Le bord antérieur du *receptaculum seminis* montre une large ouverture par laquelle il communique avec l'oviducte ; celui-ci, à partir de cette communication, prend une direction ascendante, reçoit le vitellogène impair, puis se continue par l'ootype et l'utérus. L'oviducte montre une ciliation continue très active, débutant un peu avant la communication avec le *receptaculum seminis* et s'étendant jusqu'à l'ootype ; cette ciliation occupe même la partie terminale du vitellogène impair. L'ootype n'est pas bien nettement individualisé, la légère dilatation qui lui correspond n'est pas constante et la glande de Mehlis qui l'entoure est réduite à quelques éléments clairsemés dans le parenchyme environnant.

Les vitellogènes sont constitués par des follicules assez gros, en dehors et en dedans des branches de l'intestin. Les plus antérieurs dépassent peu le niveau du pore génital ; je n'en ai pas observé qui atteignaient le pharynx ; postérieurement, les vitellogènes atteignent l'extrémité du corps, envahissant l'espace entre le tes-

ticule postérieur et le bord postérieur du corps ; on peut dire que les follicules vitello-gènes sont répandus presque tout le long de l'intestin, dorsalement et latéralement, et s'étendent, çà et là, plus ou moins loin vers le plan sagittal ; au niveau du milieu de l'acétabulum, il y a une brève interruption des vitello-gènes, ce qui permet de considérer le groupe antérieur des follicules comme plus ou moins séparé du groupe postérieur. Le vitello-ducte transverse est situé au niveau du *receptaculum seminis* et de l'ovaire ; à gauche de l'ovaire, il donne le vitello-ducte impair, très rarement un peu dilaté, qui se dirige antérieurement vers la portion distale de l'oviducte, où il s'ouvre par un orifice rétréci. Sur le vivant, on voit nettement les grosses cellules vitellines, à grand noyau, avancer dans le vitello-ducte impair ; elles y ont exactement le même aspect que plus loin lorsqu'elles sont mêlées aux spermatozoïdes et aux cellules-œufs et ensuite incluses dans les œufs utérins. L'utérus est relativement court, il décrit une ou deux boucles en avant de l'ovaire, puis passe dorsalement à l'acétabulum, croise la branche intestinale gauche et rejoint le pore génital.

Les œufs sont peu nombreux (1), il n'y en a généralement pas plus de huit à douze à la fois dans l'utérus, il est exceptionnel d'en trouver 15 à 16 ; ils ont une forme régulière, sans mucron antiporal, la coque est mince. Sur le vivant, huit œufs d'un même adulte obtenu chez *Anguilla anguilla* (L.) avaient les dimensions suivantes : $73,1 \mu \times 46,75 \mu$, $71,4 \times 42,5$, $68,42 \times 42,5$, $68 \times 42,92$, $68 \times 42,5$, $68 \times 41,65$, $68 \times 36,55$, $64,6 \times 42,5$; quatre œufs d'un autre adulte (prélevé chez un *Cottus*) mesuraient : $55,25 \mu \times 42,5 \mu$, 68×50 , 70×47 , $74,3 \times 53$; après fixation, j'ai trouvé des dimensions différentes, par exemple $60 \mu \times 36 \mu$. Je n'ai pas obtenu l'éclosion de l'œuf et je n'ai pas observé le miracidium.

La vessie excrétrice apparaît comme subcylindrique ou saciforme, ou en massue, selon l'état d'extension des individus ; lorsqu'elle est dilatée, son extrémité antérieure peut atteindre l'ovaire, elle peut même s'avancer jusqu'au niveau du vitello-ducte transverse. Les canaux collecteurs principaux s'ouvrent un de chaque côté du cul-de-sac antérieur. Je n'ai pas pu compter exactement les protonéphridies ; il y en a au moins 8 paires.

(1) L'absence d'œufs dans l'utérus n'est pas incompatible avec l'état adulte. J'ai, par exemple, observé dans un *Cottus*, un spécimen parfaitement adulte (long. 1 mm. 26), comme le prouvaient ses vitello-gènes, mais dont l'utérus était vide d'œufs, soit que les œufs n'aient pas encore commencé à se produire, soit qu'ils aient été déjà pondus.

DIMENSIONS. — Les adultes à maturité ont une longueur moyenne de 1,4 mm., avec une largeur de 0,45 ; la ventouse orale a un diamètre moyen de 0,123 (environ $0,127 \times 0,119$), l'acétabulum un diamètre moyen de 0,235 (environ $0,230 \times 0,238$) ; le prépharynx est long de 0,015 environ (de 0,010 à 0,020) ; le pharynx mesure environ $0,054 \times 0,063$, rarement moins (0,045 chez les petits individus).

La description et les dimensions ci-dessus sont données d'après l'observation sur le vivant d'individus trouvés dans l'intestin de *Cottus gobio* L. (infestation naturelle et infestation expérimentale) et dans l'intestin d'*Anguilla anguilla* (L.) (infestation expérimentale).

L'ingestion de métacercaires par les *Cottus* étant continue dans la nature, on trouve dans l'intestin d'un même *Cottus* des adultes de tailles très différentes et d'âges très divers. Je n'ai pas établi à partir de quelle durée d'enkystement la métacercaire atteint, dans son kyste, un développement suffisant pour être infestante, mais je suppose que cette durée peut être brève, inférieure même à une semaine en été. Je ne crois pas nécessaire que la métacercaire ait atteint le maximum de développement compatible avec son état enkysté pour qu'elle soit infestante ; rien ne prouve que les très jeunes individus (longs, par exemple, seulement de 0,76 mm.), que j'ai observés dans les *Cottus* et qui provenaient de jeunes métacercaires récemment ingérées, étaient inaptes à poursuivre leur évolution ; un « adulte jeune » peut très bien être beaucoup plus petit et moins avancé dans son développement qu'une métacercaire âgée.

B) Fréquence dans la nature et infestation expérimentale de Poissons

Les *Cottus gobio* L. capturés à l'écluse du Moulin de la Veude, en bordure du parc de Richelieu (Indre-et-Loire), ont été trouvés parasités dans la proportion de 3 sur 4 par le *Nicolla* ; le nombre de *Nicolla* dans chaque *Cottus* parasité était généralement de 2 à 6 ; il y en avait environ 2 sur 10 d'immatures.

D'un lot de 13 *Anguilla anguilla* (L.) acheté à Châtellerault (le 19 juillet 1938), six furent disséqués à l'arrivée au laboratoire pour s'assurer qu'elles n'étaient pas parasitées par des *Nicolla* avant les expériences ; les sept autres furent nourries, du 31 juillet au 10 août, de *Gammarus* et *Echinogammarus* porteurs de kystes de *Nicolla*. A la dissection, le 10 août, 5 sur les 7 ont montré dans

leur intestin de 5 à 30 individus du *Nicolla* ; quelques-uns de ces individus n'étaient pas à maturité, le plus grand nombre contenait des œufs.

D'un lot de six truites arc-en-ciel, *Salmo irideus* W. Gibb., acheté à Tours (le 9 août 1937), trois furent disséquées à l'arrivée au laboratoire et furent reconnues exemptes de *Coitocaecum* ; les trois autres furent nourries, du 9 au 18 août, de *Gammarus* et *Echinogammarus* porteurs de kystes de *Nicolla*. A la dissection, le 18 août, des *Nicolla* furent trouvés dans toutes les trois, mais presque tous étaient immatures, et les quelques-uns qui avaient des œufs (2) ne manifestaient aucune activité génitale : ils étaient en tous points conformes à la métacercaire progénétique tirée de son kyste et non pas à l'adulte ; d'où la conclusion que la truite arc-en-ciel ne semble pas offrir à ce *Nicolla* un milieu suffisamment favorable pour que la métacercaire y devienne un adulte normal ; sous l'influence des liquides digestifs de l'hôte, la métacercaire se trouve libérée dans l'intestin, elle s'y maintient quelque temps, mais n'y poursuit pas son évolution.

C) Métacercaire

Echinogammarus berilloni (Catta) et *Gammarus pulex* L., vivant dans la même biocénose que les *Cottus gobio* L., furent trouvés héberger trois espèces distinctes de métacercaires enkystées, dont celle de *Nicolla gallica mihi*. Les gammarides de ces deux espèces étaient parasités dans la proportion de 1 sur 2 à 1 sur 4 selon les lots (3) par cette métacercaire, mais je n'ai jamais observé plus de quatre kystes de *Nicolla* à la fois dans un même gammaride ; lorsque les kystes étaient plus nombreux, ils n'étaient pas tous des kystes de *Nicolla*.

Les kystes métacercariens de *Nicolla gallica mihi* sont presque toujours ovales, très rarement sphériques, ils ont une paroi transparente, plutôt mince et très déformable par pression ; sans compression, ils mesurent, à maturité, par exemple : $300 \times 575 \mu$, $462 \times 500 \mu$ (les kystes plus petits ne sont pas mûrs) ; les grands kystes, fortement comprimés entre lame et lamelle, arrivent à mesurer environ $700 \times 500 \mu$.

(2) Ces œufs mesuraient de $61 \mu 3 \times 33 \mu 8$ à $63 \mu 4 \times 29 \mu 6$.

(3) Plusieurs centaines de ces deux espèces de Gammarides furent examinées chaque été de juillet à septembre, de 1935 à 1938.

FIG. 3-4. — *Nicolla gallica* (R. Ph. Dollfus 1941). Région (dessinée *in vivo*) de l'ovaire et du receptaculum seminis chez des métacercaires enkystées dans la nature chez *Echinogammarus Berilloni* (Catta) à Richelieu (Indre-et-Loire). *Ipsé legi*, 24-8-1936.

CL : Canal de Laurer ; O : Ovaire ; RS : Receptaculum seminis ; OO : Ootype ; V : Vitelloducte ; U : Utérus. (Figures copiées de R. Ph. Dollfus 1959a, p. 374, fig. 2-3).

FIG. 5. — *Nicolla gallica* (R. Ph. Dollfus 1941). Métacercaire tirée de son kyste chez *Echinogammarus Berilloni* (Catta), à Richelieu (Indre-et-Loire). *Ipsé legi*, 13-8-1935. Vue dorsale.

FIG. 6. — Même espèce, même hôte, même provenance que pour la fig. 5. *Ipsé legi*, 23-8-1936. Vue ventrale.

La métacercaire complètement formée, tirée de son kyste, a un contour ovale s'atténuant un peu antérieurement et s'arrondissant postérieurement. Même en extension, elle est proportionnellement un peu plus large que l'adulte. Ses dimensions atteignent presque celles de l'adulte et son organisation est presque la même ; cependant, on distinguera toujours la métacercaire à maturité de l'adulte par le peu de développement de ses vitellogènes ; leurs follicules restent très petits et peu distincts, alors qu'ils sont gros et très manifestes chez l'adulte.

Par rapport aux testicules, l'ovaire est légèrement plus petit chez la métacercaire mûre que chez l'adulte ; en outre, il arrive assez souvent que la poche du cirre s'étende un peu plus loin postérieurement chez la métacercaire mûre que chez l'adulte. Comme chez l'adulte, le receptaculum seminis est bien développé et peut être gonflé de spermatozoïdes ; le testicule antérieur est légèrement plus petit que le postérieur.

DIMENSIONS. — Une métacercaire tirée de son kyste, légèrement aplatie par la pression de la lamelle et un peu contractée, a donné les dimensions suivantes : longueur : 0,875 mm. ; largeur : 0,427 ; ventouse orale : $0,112 \times 0,127$; acétabulum : $0,243 \times 0,247$; prépharynx : 37μ ; pharynx : $48,7 \mu \times 63,7 \mu$; œufs : $52,5 \mu \times 26,25 \mu$.

Une seconde métacercaire mesurée dans les mêmes conditions, mais en extension, a donné les dimensions suivantes : longueur : 1,117 mm. ; largeur : 0,281 ; ventouse orale : 0,09 ; acétabulum : $0,172 \times 0,225$; prépharynx : 43μ ; pharynx : $41,25 \mu \times 48,75 \mu$; œsophage : 157μ ; testicule antérieur : $120 \mu \times 165 \mu$; testicule postérieur : $93,75 \mu \times 176,25 \mu$.

La plus grande des métacercaires mesurées (fig. 5) atteignait une longueur de 1,5 mm., avec un acétabulum de 0,3 mm.

D) Progénèse de la métacercaire (déterminisme inconnu)

La métacercaire n'est pas toujours progénétique ; il y a des individus dont l'utérus est vide d'œufs, même lorsque l'ovaire est nettement fonctionnel et émet des ovocytes dans l'oviducte, ce qui est bien visible sur le vivant.

Beaucoup de métacercaires n'ont qu'un ou deux œufs, mais j'ai, une fois, observé (chez une métacercaire longue de 1,4 mm.) 16 œufs ; le plus petit mesurait $56,25 \mu \times 41,25 \mu$; les moyens, $67,5 \mu$ de long sur $37,5 \mu$ à $41,25 \mu$ de large ; le plus gros, $69,3 \mu$

$\times 43,12 \mu$ (3^{bis}). Ces œufs étaient, au moins en apparence, semblables aux œufs des adultes dans le poisson hôte définitif, sauf qu'ils étaient, en moyenne, un peu plus petits.

J'ai trouvé, côte à côte, des spécimens progénétiques et d'autres non progénétiques. J'ai été amené à me demander quel était le déterminisme de la progénèse. Mes observations ne me permettent pas de proposer d'hypothèse à ce sujet (4). J'ai seulement envisagé que les métacercaires présentant la progénèse pourraient être celles plus âgées, résultant d'une infestation du gammare au cours de l'été précédent.

Il faut bien le reconnaître, ce déterminisme nous échappe encore complètement. Aucun des biologistes qui ont étudié la progénèse chez les cercaires et métacercaires n'a réussi à la provoquer expérimentalement et n'a apporté une contribution positive à la connaissance des facteurs qui la déclenchent ; ils n'ont présenté que de vagues hypothèses.

Rappelons cependant que F. J. Etges (1953, p. 647), ayant placé des métacercaires enkystées de *Maritrema obstipum* (H. J. Van Cleave & J. F. Mueller 1932) dans du « frog Ringer's », et les ayant soumises alternativement à la température du laboratoire et à celle d'un réfrigérateur (8° - 10° C.), observa, au bout de 14 jours, un cas de progénèse : les œufs contenus dans la métacercaire étaient apparemment normaux. Rappelons aussi que le déclenchement de la production d'œufs a été obtenu expérimentalement, facilement et à volonté, par R.-Ph. Dollfus, J. Timon-David et J. Rebecq (1956, p. 2997-2998), chez des *Codonocephalus urniger* (Rudolphi 1819) immatures (post-larves), en 48 heures, dans du Ringer stérile, renouvelé toutes les 12 heures et maintenu à 38° C.

E) Cercaire

Dans la même biocénose que les *Cottus gobio* L., les *Gammarus pulex* L. et les *Echinogammarus berilloni* (Catta), vivent divers Insectes, en particulier des larves d'*Helmis* (5), des Hémiptères, ainsi que des Mollusques, dont *Theodoxia* (= *Neritina*) *fluviatilis* (L.) est le plus abondant. Tous ces Invertébrés ont été examinés

(3^{bis}) Lors de récentes recherches, des métacercaires contenant 36 à 50 œufs ont été récoltées au laboratoire de Richelieu (Indre-et-Loire) par Alice Buttner, Le Van Hoa et Marie-Thérèse Bayle.

(4) De même, les métacercaires de *Pleurogenes medians* (P. J. Olsson), trouvées en même temps dans les mêmes *Echinogammarus* et *Gammarus*, étaient les unes progénétiques, les autres non, et elles vivaient toutes dans les mêmes conditions physico-chimiques.

(5) Il s'agit de larves aux stades 4 et 5 d'*Helmis Maugei* Bedel. Je dois cette identification à l'obligeance de mon collègue et ami Henri Bertrand.

pour leurs parasites. Presque tous les *Theodoxia* hébergent un ou deux *Chaetogaster* ; en outre, un certain nombre hébergent des sporocystes. Quelques lots de ce gastropode ont été trouvés parasités dans la proportion de 20 à 40 %, d'autres lots seulement dans la proportion de 5 à 10 %. Il s'agit de sporocystes simples, cylindriques, blanchâtres ou parfois d'un jaune brunâtre à maturité, relativement peu mobiles, longs de 1 à 3 mm., avec un diamètre de 0,14 à 0,25 environ. Dans les grands sporocystes mûrs, il y a jusqu'à une quarantaine de cercaires. Il s'agit d'une cercaire cotyllicerque tout à fait typique (fig. 7-11).

J'en ai donné (1938, p. 431-432) la description suivante :

« Longueur totale variant de 0,25 mm. à 0,36 mm. au repos, mais pouvant atteindre le double lors du maximum des mouvements d'extension ; la largeur varie de 0,060 à 0,085 au repos, mais devient moitié moindre lors de l'étirement maximum de l'extension. L'appendice caudal est long de 0,038 à 0,058, avec une largeur presque égale au repos et environ moitié moindre en extension ; sa cavité est revêtue d'une couche de grosses cellules à contenu granuleux (5^{bis}). La ventouse orale a un diamètre moyen de 0,04 env., mais peut s'allonger longitudinalement et mesurer alors, par exemple, 0,038 sur 0,059 ; inséré dans son bord antéro-dorsal se trouve un stylet court et large de 17 à 18 μ sur 6 à 7 μ .

« La ventouse ventrale a un diamètre de 0,04 à 0,06 ; son centre est toujours en arrière de la mi-longueur du corps (sans l'appendice caudal). Cette ventouse est susceptible d'évagination ; le repli circulaire qui l'entoure, et que l'on voit chez la cercaire au repos, disparaît alors.

« En avant de la ventouse ventrale, il y a, de part et d'autre du plan sagittal, un groupe de grandes cellules glandulaires à contenu granuleux, non éosinophile ; l'observation directe sur le vivant ne m'a permis de voir distinctement, dans chaque groupe, que quatre cellules, mais il est possible qu'il y en ait une ou deux de plus, masquées par celles qui sont bien apparentes ; ce point sera précisé plus tard sur des coupes. Le corps de ces grandes cellules se prolonge par un canal ; les canaux d'un même côté du corps sont réunis en un faisceau et, de part et d'autre du stylet, s'ouvrent les canaux d'un des faisceaux.

(5^{bis}) Au repos, la cavité de l'appendice caudal est virtuelle et l'on voit un massif cellulaire central se colorant intensément par l'éosine et le rouge de pyronine en solution très étendue, alors que le tissu périphérique reste incolore. Ce massif cellulaire comprend 3 assises superposées de grandes cellules globuleuses à contenu granuleux et gros noyau ; l'assise antérieure et l'assise postérieure ont chacune environ 4 cellules, l'assise moyenne environ 5.

FIG. 7-8. — *Cercaria* : *Nicolla gallica* (R. Ph. Dollfus 1941), de la masse viscérale de *Theodoxia fluviatilis* (L.) à Richelieu (Indre-et-Loire). *Ipsé legi*, 2-8-1938. — Deux cercaires vues de face. La distance de l'extrémité antérieure au centre de la ventouse ventrale varie de 0,170 à 0,193 mm. Le centre de la ventouse ventrale est toujours en arrière de la mi-longueur du corps, non compris l'appendice caudal.

FIG. 9. — *Idem*. Cercaire en vue latérale. Le fond de la ventouse ventrale est protractile et peut faire saillie extérieurement, il est alors facile de voir que sa surface est fortement rugueuse.

« A la ventouse orale fait suite un prépharynx, long, par exemple, de 35 à 50 μ , qui, au-delà du ganglion nerveux, atteint le pharynx ; celui-ci, un peu moins long que large, peut mesurer par exemple 13 μ sur 15 et jusqu'à 22 μ sur 27 ; l'œsophage lui fait suite, mais n'est pas complètement formé et ne peut pas être suivi au-delà des glandes du stylet ; les branches intestinales ne sont pas encore développées. En arrière de la ventouse ventrale se trouve la

vessie, très volumineuse, sacciforme, qui peut atteindre antérieurement le bord postérieur de la ventouse, et s'étend presque tout à fait jusqu'à l'insertion caudale. La cavité de la vessie est limitée par une couche de très grosses cellules presque cubiques ; il y a 8 ou 10 protonéphridies de chaque côté du corps. Les ébauches génitales sont situées dorsalement à l'acétabulum, elles le dépassent un peu antérieurement (ébauche de la poche du cirre) et s'étendent postérieurement jusqu'au cul-de-sac de la vessie, où elles se terminent par une courte bifurcation. »

FIG. 10. — *Idem*. Position du stylet au repos. Longueur totale du stylet $12,5\ \mu$, épaisseur $6,5\ \mu$; longueur du manche sans le mucron terminal $10\ \mu$. Cercaire : longueur de $0,308\ \text{mm.}$, dont $0,048$ pour l'appendice caudal. *Ipsa legi*, 4-8-1938.

FIG. 11. — *Id.* Stylet vu de face ; longueur $15\ \mu$, largeur $6,5\ \mu$.

F) Infestation expérimentale de *Gammarus* par la cercaire

Les cercaires à maturité quittent le mollusque, se déplacent en prenant appui alternativement par leur ventouse orale et leur appendice caudal ; leur progression rappelle celle d'une sangsue ou d'une chenille géométride. Bientôt, les cercaires se tiennent dressées dans l'eau, fixées par leur appendice caudal aux coquilles et aux objets environnants. Lorsqu'un Gammarus passe à leur portée, elles s'y attachent et y pénètrent, perdant alors leur appendice caudal. Dans le Gammaride, les cercaires, après s'être déplacées quelque temps, parfois plusieurs heures, s'enkystent assez rapidement. Le kyste, restant mince, grandit en même temps que la métacercaire incluse ; au bout de cinq ou six jours, si les circons-

tances sont favorables, la métacercaire peut déjà avoir développé son tube digestif et la plus grande partie de son appareil génital.

Des *Gammarus pulex* L., prélevés dans une source voisine du domaine de Richelieu (en bordure de la route de Châtellerault), ont été placés (5 août 1938), dans un récipient contenant à la fois des *Theodoxia* émettant des cercaires et des cercaires tirées par dissection de leurs sporocystes. De nombreux examens préalables avaient permis de reconnaître que les *Gammarus* de cette source n'étaient jamais parasités par des métacercaires de *Nicolla*. A la date du 9 août, donc le 5^e jour de l'expérience, les *Gammarus* furent séparés des *Theodoxia* et disséqués ; ils furent trouvés, dans la proportion de 5 sur 7, porteurs de kystes métacercariens de *Nicolla* ; sur huit kystes, six étaient achevés et deux en cours de sécrétion par la cercaire.

Les métacercaires contenues dans les kystes achevés furent reconnues identiques en tous points à celles d'enkystement récent, observées dans la nature, chez les *Gammarus* et *Echinogammarus* vivant en biocénose avec les *Theodoxia* et les *Cottus*.

Il était ainsi prouvé que le cycle des *Nicolla gallica* à Richelieu a comme premier hôte *Theodoxia*, comme deuxième hôte soit *Gammarus*, soit *Echinogammarus* (6), comme hôte définitif *Cottus gobio* L., et vraisemblablement aussi *Anguilla anguilla* (L.).

G) Position de *Nicolla* dans la famille

Coitocaecidæ Y. Ozaki (1928, p. 5 ; 1929, p. 76)

Avant de considérer *N. gallica mihi* comme une espèce particulière, je l'ai d'abord comparée aux diverses espèces décrites des eaux douces d'Europe et attribuées au genre *Coitocaecum*. Ce sont, par ordre chronologique : *C. skrjabini* S. V. Ivanitzky 1928, *C. ovatum* S. V. Pigulevsky 1931, *C. macrostomum* S. V. Pigulevsky 1931, *C. testiobliquum* L. W. Wisniewski 1932, *C. proavatum* L. W. Wisniewski 1933.

D'après la description originale d'Ivanitzky (1928, p. , fig. 1), *skrjabini*, pour un corps mesurant $1,27-2,93 \times 0,34-0,54$, la ventouse orale est très grande (0,156) par rapport à la ventrale (0,16-0,30) ; les testicules sont relativement petits ($0,1575 \times 0,2625$ et $0,1750 \times 0,2625$) ; les œufs ont $77,7-85 \times 45 \mu$; la poche du cirre

(6) Il est probable que les *Asellus* et d'autres invertébrés peuvent aussi héberger la métacercaire enkystée, cette question sera l'objet de recherches ultérieures.

est plutôt courte, ne croisant pas l'intestin ; les vitellogènes forment de chaque côté du corps un groupe antérieur et un groupe postérieur, avec interruption au niveau du milieu de la ventouse ventrale ; les groupes postérieurs sont confluent en arrière des testicules.

Les deux espèces de Pigulevsky, *macrostomum* et *ovatum*, ressemblent quelque peu à *skrjabini*, mais ont des testicules orientés transversalement, une très grande ventouse ventrale qui atteint presque, chez *macrostomum*, les bords latéraux du corps, les vitellogènes sont interrompus au niveau du milieu de la ventouse ventrale chez *ovatum*, mais continus à ce niveau chez *macrostomum*. Les deux espèces ont une petite poche du cirre, brièvement piriforme, médiane, dont la moitié postérieure s'étend en arrière du bord antérieur de la ventouse ventrale.

Un tableau des caractères comparés de *skrjabini*, *macrostomum* et *ovatum* a été donné par Pigulevsky (1932, p. 439). D'après ce tableau, il s'agit d'espèces nettement séparées et bien distinctes.

Ni Ivanitzky, ni Pigulevsky n'ont dit avoir observé un *receptaculum seminis* et avoir vu un cirre individualisé dans la partie distale de la poche du cirre.

L'opinion actuelle des helminthologistes russes et ukrainiens est contraire à l'opinion de Pigulevsky ; il s'agit en réalité d'une seule espèce à très grande variabilité individuelle. A. P. Markevitch (1951, p. 130-131, fig. 49, d'après V. P. Koval) a placé les deux espèces de Pigulevsky en synonymie de *skrjabini*. Bien plus, un genre nouveau, *Crowcrocaecum*, a été créé pour *skrjabini* = *macrostomum* = *ovatum* par K. I. Skrjabin & V. P. Koval (1956, p. 93-94 ; 1958, p. 382-383, 383-416, fig. 123-132 a), qui ont longuement insisté sur sa variabilité. Ces auteurs ont reconnu l'existence d'un *receptaculum seminis* (voir leur fig. 128 et p. 397, 399-400).

Ainsi que je l'ai signalé antérieurement (1959 a, p. 372), *ovatum* = *skrjabini* étant le générotype de *Nicolla*, le genre *Crowcrocaecum* disparaît, ayant même générotype.

Les deux espèces de Wisniewski diffèrent autant que la précédente de *gallica*. Chez *proavitum*, la poche du cirre reste au voisinage du bord antérieur de la ventouse ventrale, sans s'étendre jusqu'au niveau du milieu de celle-ci ; les testicules sont allongés transversalement ; l'œsophage a, à peu près, la longueur du pharynx ; l'orifice génital est au même niveau que le bord postérieur du pharynx ; les vitellogènes atteignent le niveau du pharynx ; tous ces caractères empêchent de confondre *proavitum* et *gallica*. Chez *testiobliquum*, l'inégalité entre le testicule postérieur et l'an-

térieur est beaucoup plus marquée que chez *gallica* ; l'ovaire est relativement plus gros ; l'œsophage plus court ; les vitellogènes atteignent le niveau du bord postérieur de la ventouse orale. Wisniewski n'a pas vu de *receptaculum seminis* chez son *testiobliquum*, mais K. I. Skrjabin & V. P. Koval (1958, p. 419) relatent que, contrairement à Wisniewski, ils ont constaté la présence d'un *receptaculum seminis* chez les spécimens de *testiobliquum* des Carpathes qu'ils ont examinés. On ne peut donc pas s'appuyer sur ce point particulier de la description de Wisniewski pour séparer *gallica* de *testiobliquum*, mais un caractère important sépare ces espèces : le stylet de la cercaire de *testiobliquum* a été figuré par Wisniewski (1933, p. 267-268, fig. 4-5) ; il a une forme coudée particulière, très différente de celle du stylet de la cercaire de *gallica*.

Il est fort probable que, aussi chez *proavitum*, il existe un *receptaculum seminis* non vu par Wisniewski, cet organe n'étant souvent pas discernable lorsqu'il n'est pas gonflé de spermatozoïdes ; nous considérerons donc *proavitum* comme un *Nicolla* et nous dirons, dans la définition émondée de ce genre : « *receptaculum seminis* présent ou non observé ».

La comparaison de *gallica* avec d'autres espèces de *Coitocaecinæ* d'eau douce (Europe, Chine, Japon, Australie, Tasmanie, Nouvelle-Zélande) et avec les espèces marines (Océan Pacifique) m'a montré qu'aucune d'elles, sauf *timoni*, ne possède de *receptaculum seminis*, à moins que celui-ci n'ait échappé à l'attention des descripteurs.

Actuellement, environ 20 espèces ont été placées dans le genre *Coitocaecum* (il y a évidemment des synonymes). Wisniewski en connaissait 10, dont 8 par les descriptions et figures publiées ; il a tenté de les séparer en trois genres :

1. *Coitocaecum* W. Nicoll 1915, *sensu* Wisniewski (1933 *b*, p. 31-33, fig. 2 *b* ; 1934, p. 32-34, fig. 3 *b*), pour les espèces à poche du cirre relativement longue, claviforme, avec ou sans éléments musculaires, atteignant le milieu de la ventouse ventrale et comprenant deux parties : ductus ejaculatorius et vésicule séminale. Pore génital situé entre la bifurcation intestinale et le milieu du pharynx, du côté gauche. Dans ce genre, Wisniewski a placé, outre le générototype (*gymnophallus*), ses *testiobliquum* et *proavitum*, qui, nous l'avons vu, ne peuvent pas y être maintenus.

2. *Nicolla* L. W. Wisniewski (1933 *b*, p. 31-35, fig. 2 *a* ; 1934, p. 32, 34-35, fig. 2 *a*) (7) pour les espèces à poche du cirre courte, sacciforme,

(7) Par suite d'une erreur typographique, on trouve à la fois *Nicolla* et *Nicollia* dans L. W. Wisniewski 1933*a*, p. 6 ; dans 1933*b*, p. 31-36, on trouve seulement *Nicollia*, qui est corrigé en *Nicolla* dans 1934, p. 32, 34-37.

pourvue d'éléments musculaires, ne dépassant pas postérieurement la partie antérieure de la ventouse ventrale. Pore génital médian, en arrière de la bifurcation intestinale. Dans ce genre, Wisniewski a placé les deux espèces de Pigulevsky (*ovatum* et *macrostomum*).

3. *Ozakia* L. W. Wisniewski (1933 b, p. 31-37, fig. 2 c ; 1934, p. 32-38, fig. 3 c), pour les espèces à poche du cirre très réduite, avec ou sans éléments musculaires, ne s'étendant pas postérieurement assez loin pour croiser la branche correspondante de l'intestin. La poche du cirre contient une petite vésicule séminale interne et il y a une grande vésicule séminale externe libre dans le parenchyme. Le pore génital est à gauche entre le niveau de la bifurcation intestinale et celui du pharynx. Dans ce genre, Wisniewski a placé les cinq espèces d'Ozaki (*plagiorchis*, *latum*, *orthorchis*, *diplobulbosum*, *unibulbosum*).

Wisniewski avait interprété « the large simple vesicula seminalis » de la description et de la figure données du générotipe par Nicoll (1915, p. 25-26, 41, pl. IV, fig. 2) comme une poche du cirre, alors qu'il s'agissait d'une grande vésicule séminale externe libre dans le parenchyme. Nicoll a écrit « no true cirrus-pouch » et « absence of a cirrus-pouch », ce qui a contribué à égarer Wisniewski.

P. W. Crowcroft (1951, p. 252-254, fig. 1, *Coitocaecum gymno-phallum* Nicoll) a étudié les spécimens types de Nicoll ; il a observé un « small membranous cirrus sac enclosing a short terminal portion of the male duct » et nettement constaté que la grande vésicule séminale était presque entièrement en dehors de ce « cirrus sac » rudimentaire. Le genre *Ozakia* disparaissait et tous les *Ozakia* (8), comme le reconnut P. W. Crowcroft (1951, p. 254), redevenaient des *Coitocaecum*.

Pour classer les *Coitocaecinæ*, il est important de ne pas confondre la vésicule séminale externe avec une poche du cirre. La poche du cirre a une paroi propre, pourvue de fibres musculaires plus ou moins nombreuses, et cette paroi est distincte de celle de la vésicule séminale contenue dans la poche.

Lorsqu'il y a une plus ou moins longue vésicule séminale externe libre dans le parenchyme et qu'il n'y a pas, au moins généralement (8^{bis}), de *receptaculum seminis*, il s'agit du genre *Coitocaecum*

(8) Wisniewski avait été temporairement suivi par H. W. Manter (1947, p. 286) qui avait fait passer dans *Ozakia* les espèces : *anaspidis*, *glandulosum*, *tropicum*, *acanthogobium*, *koreanum*, *leptoscaris*, *parvum*, *xesuri*.

(8^{bis}) Je suis aujourd'hui moins affirmatif que dans ma note préliminaire (1959, p. 375) au sujet de l'absence de *receptaculum seminis* dans le genre *Coitocaecum* s. str. Cet organe peut facilement échapper à l'observation s'il est caché par l'ovaire et je suppose qu'il existe au moins chez quelques espèces. J'ai récemment étudié un *Coitocaecum* s. str., qui sera décrit ultérieurement, chez lequel un *receptaculum seminis* semble bien présent.

sensu stricto. L'extrémité du canal éjaculateur peut être protractile sans qu'il y ait un organe copulateur bien différencié ; il y a tous les passages entre un cirre très petit, mais individualisé (comme chez *anaspidis* = *parvum*, *tylogonium*, *tropicum*, *acanthogobium*), et l'absence complète de cirre. De même, il y a tous les passages entre une petite poche du cirre individualisée, avec glandes prostatiques et vésicule séminale interne, et l'absence complète de poche du cirre ; mais, le plus souvent, on peut distinguer au moins un rudiment de poche du cirre autour de l'extrémité du canal éjaculateur.

Je conserve dans *Coitocaecum* toutes les espèces pourvues d'une vésicule séminale externe, qu'il existe ou non un rudiment de cirre, avec ou sans poche du cirre individualisé.

Il reste à classer les espèces pourvues d'une poche du cirre bien développée, plus ou moins musculeuse, non très petite, non rudimentaire, contenant la vésicule séminale et le canal éjaculateur, sans cirre individualisé ou seulement avec un rudiment de cirre. Ce sont *skrjabini* = *macrostomum* = *ovata* (9), *proavatum* et *testiobliquum*, *gallica* et *timoni*. Ainsi que je l'ai dit, ce sont des *Nicolla*, qu'un *receptaculum seminis* ait été observé, ou non.

Le tableau ci-après résume, d'après les descriptions et figures originales, ce qui a été publié sur l'appareil ♂ terminal de chaque espèce.

Etait-il justifié de séparer les *Coitocaecum* dans une famille séparée de celle des *Opecoelidae* ? Cela a été très discuté. Lorsque Y. Ozaki (1925, p. 420 ; 1925, p. 52) annonça qu'il avait découvert au Japon deux espèces de *Coitocaecum* pourvus d'une poche du cirre, chez lesquelles la partie principale de la vésicule séminale était en dehors de la poche du cirre comme chez *Opecoelus*, il admit (1925, p. 420 ; 1925, p. 53) *Coitocaecum* comme 2^e genre de sa famille *Opecoelidae* Y. Ozaki 1925.

1^o Espèces pourvues d'une vésicule séminale externe libre dans le parenchyme. *Receptaculum seminis* absent ou non observé. Gen. *Coitocaecum* W. Nicoll s. str. :

(9) La responsabilité de cette synonymie est due, je le rappelle, à Skrjabin et Koval (1958, p. 382) ; elle est fondée sur de nombreuses observations et comparaisons d'individus récoltés en même temps dans un même hôte et sur les modifications qui apparaissent avec l'âge. M. S. Komarova (1951, p. 1127-1128, fig.) a figuré 19 individus d'âges divers montrant de telles modifications.

D'après V. P. Koval (1955, p. 96, 98) *Plagioporus acerinae* (Pigulevsky 1931) [*Lebouria acerinae* Pigulevsky 1931] est synonyme de *C. skrjabini* Ivan. (cf. Skrjabin et Koval, 1958, p. 429-430).

		Poche du cirre (cirrus sac)	Cirre
A. Espèce d'Australie (inclus. Tasmanie et Nouvelle-Zélande).	<i>C. gymnophallum</i> W. Nicoll 1915.	très rudimentaire, non nettement sans vésicule séminale interne.	individualisé.
	<i>C. anaspidis</i> V. V. Hickman 1934. = <i>parvum</i> F. W. Crowcroft 1945.	très petite, souvent latérale, sans vésicule séminale interne, mais avec glandes prostatiques.	rudimentaire mais présent.
	<i>C. tylogonium</i> H. W. Manter 1954.	bien individualisée, contenant un prolongement de la vésicule séminale externe.	présent (Manter 1954, p. 372).
B. Espèce du Pacifique oriental (Colombie, Mexique, Galapagos).	<i>C. tropicum</i> H. W. Manter 1940.	bien individualisée.	présent (« delicate cirrus », Manter 1940, p. 372).
C. Espèces du Japon, de Chine, de Corée, des Iles Palaus.	<i>C. plagiorchis</i> Y. Ozaki 1926. = <i>C. sp.</i> Y. Ozaki 1925.	petite, avec vésicule séminale interne inconstante.	non individualisé.
	<i>C. sp.</i> Kuang Wu 1937.	petite, avec vésicule séminale interne.	non individualisé.
	<i>C. orthorchis</i> Y. Ozaki 1926. = <i>C. sp.</i> Y. Ozaki 1925.	très petite, rudimentaire, sans vésicule séminale interne.	non individualisé.
	<i>C. latum</i> Y. Ozaki 1929.	petite et musculeuse.	non individualisé.
	<i>C. diplobulbosum</i> Y. Ozaki 1929.	petite avec vésicule séminale interne.	non individualisé.
	<i>C. unibulbosum</i> Y. Ozaki 1929.	<i>id.</i>	<i>id.</i>
	<i>C. glandulosum</i> Y. Ozaki 1934.	bien individualisée sans vésicule séminale interne.	<i>id.</i>
	<i>C. acanthogobium</i> J. T. Park 1939.	<i>id.</i>	présent
	<i>C. koreanum</i> J. T. Park 1939.	<i>id.</i>	<i>id.</i>
	<i>C. callyodontis</i> S. Yamaguti 1942.	présente, sans vésicule séminale interne.	non individualisé.
	<i>C. xesuri</i> S. Yamaguti 1940.	présente, très petite.	non individualisé.
	<i>C. leptoscaris</i> S. Yamaguti 1940.	petite « some what muscular ».	non individualisé.
	<i>C. palaoensis</i> T. T. Ogata 1942.	rudimentaire, membraneuse avec vésicule séminale interne et cellules prostatiques.	<i>id.</i>

H) Liste des Colitcaecidae des genres *Colitcaecum* et *Nicolla*

GENRE ET ESPÈCE	HÔTES DE L'ADULTE	HÔTES DE LA MÉTACERCAIRE	PRO- GÉNÈ- SE	DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE	RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES
1° AUSTRALIE ET DE- PENDANCES : <i>C. gymnocephalum</i> W. Nicoll 1915.	<i>Sparus australis</i> Günther.	?	...	Cleveland Bay (North Queensland).	W. Nicoll 1915, p. 25-26, pl. IV, fig. 2. P. W. Crowcroft 1951, p. 252-254, fig. 1.
<i>C. anaspidis</i> V. V. Hick- man 1934.	a) ? b) <i>Gobiomorphus gobioides</i> (Cuv. Val.), <i>Salmofarto</i> L., <i>Galaxias brevipinnis</i> Günther, <i>Galaxias attenuatus</i> Jenyns, « Eel » (<i>Anguilla</i> sp.). c) <i>Anguilla dieffenbachii</i> Gray. <i>Pseudaphritis urvilei</i> (Cuv. Val.), <i>Galaxias attenuatus</i> Jenyns. <i>Galaxias attenuatus</i> Jenyns. <i>Centriscoops humerosus</i> (Richardson).	a) <i>Anaspides tasmaniae</i> Thompson et Gammarus sp. b) <i>Paracalliope fluviatilis</i> Thompson. c) <i>Paracalliope fluviatilis</i> Thompson. ?	+	a) Mt. Wellington (Tasmanie). b) Heathcote River et Selwyn River (Nouvelle-Zélande). c) Wellington (Nouvelle-Zélande). Risdon (Tasmanie). Tasmanie. Porto Bello (Nouvelle-Zélande).	a) V. V. Hickman 1934, p. 121-128, fig. 1-6. b) W. V. MacFarlane 1939, p. 173-183, fig. 1-13. c) H. W. Manter 1954, p. 520. F. W. Crowcroft 1915, p. 63-66, pl. VIII, fig. 1, pl. IX, fig. 3-4. 1951, p. 253, 255, fig. 2-5. H. W. Manter 1954, p. 519-520, fig. 43.
<i>C. tylogonium</i> H. W. Manter 1954. 2° JAPON, CHINE, CO- REE, ILES PALAU : <i>C. plagiorchis</i> Y. Ozaki 1926.	a) <i>Mogurnda obscura</i> Temm. et Schleg. b) <i>Mogurnda obscura</i> Temm. et Schleg. <i>Bryttosus kawamebari</i> Temm. et Schleg.	?		a) Saijo (Hiroshima Préfecture, Japon). b) Lac Ogura, Asagoga (rivière se jetant dans la mer du Japon).	Y. Ozaki 1925, p. 420 ; 1925, p. 52 ; 1926, p. 125-128 ; 1929, p. 77-82, fig. 1-3. S. Yamaguti 1934, p. 359-360, fig. 56.
= <i>C. sp.</i> Y. Ozaki 1925.					

c) <i>Chenogobius annulatus urolentia</i> Hilgendorf. (Savage).				c) Lac Biwa.	S. Yamaguti 1930, p. 218-219.
d) <i>Misgurnus anguillicaudatus</i> (Cantor).				d) Nisinomiya Sirakawa (Kyoto).	S. Yamaguti 1942, p. 351-352.
e) <i>Mogurnda obscura</i> Temm. et Schleg. expérimentalement.			non	e) Japon.	S. Yamaguti 1942, p. 352, pl. XXIV, fig. 1 adulte expérimentalement, fig. 2-3 metacercaria.
f) <i>Mogurnda obscura</i> Temm. et Schleg. expérimentalement adultes mûrs 40 jours après l'infestation.		<i>Leander paucidens</i> (De Haan).	non	f) Ruisseau près de Tosu (Saga Préfecture).	S. Yamaguti et Hisari Nishimura 1944, p. 1, 4-5, pl. fig. 4 métacercaire tirée de son kyste.
g) Adultes mûrs 20 jours après l'infestation.		<i>Caridina denticulata</i> De Haan (Kystes dans muscles du céphalo-thorax).	non	g) Japon.	<i>Id.</i> , p. 5, adultes mûrs obtenus en 20 jours.
h) <i>Odontobutis obscura</i> Temm. et Schleg. expér.	= <i>C. sp.</i> Kuang Wu 1937.	<i>Palaeon asperulus</i> Martens et <i>Macrobrachium nipponensis</i> (De Haan).	?	h) Huchow et Soochow (région de Shanghai, Chine).	Kuang Wu 1937, p. 199-200, 203, pl. I, fig. 2-4 ; pl. II, fig. 1, 2, 4 ; pl. III, fig. 1, 4-7.
i)		<i>Macrobrachium nipponensis</i> (De Haan).		i) Shanghai.	Y. Komiya et T. Tajimi 1943, p. 45-62.
a) <i>Tridentiger obscurus</i> Temm. et Schleg.	<i>C. orthorchis</i> Y. Ozaki 1926.	?	?	a) Hiroshima, Ohota. River.	Y. Ozaki 1925, p. 420 ; 1925, p. 52 ; 1926, p. 128-130 ; 1929, p. 82-84, fig. 4.
b) <i>Acanthogobius flavimanus</i> Temm. et Schleg.	= <i>C. sp.</i> Y. Ozaki 1925.			b) Marché de Takamatsu (Japon).	
b') <i>id.</i>				b') Lac Hamana (Japon).	S. Yamaguti 1938, p. 63-64, fig. 38, et pl. fig. 2.
<i>Siganus fuscescens</i> (Houttuyn).	<i>C. diptolobosum</i> Y. Ozaki 1929.	?	?	Takamatsu (île Shikoku, Japon).	Y. Ozaki 1929, p. 85-86, fig. 5.
<i>id.</i>	<i>C. unilobosum</i> Y. Ozaki 1929.	?	?	<i>id.</i>	Y. Ozaki 1929, p. 86-87, fig. 6.

GENRE ET ESPÈCE	HÔTES DE L'ADULTE	HÔTES DE LA MÉTACERCAIRE	PRO-GÉNÈSE	DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE	RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES
<i>C. latum</i> Y. Ozaki 1929.	<i>Ditrema temmincki</i> Bleeker.	?	?	a) Shimonoseki (Japon). b) Inland See (Japon). c) Tarumi (Japon).	Y. Ozaki 1929, p. 88-89, fig. 7. S. Yamaguti 1934, p. 356-357. S. Yamaguti 1938, p. 64-65.
<i>C. glandulosum</i> S. Yamaguti 1934.	<i>Epinephelus akaara</i> (Temm. et Schleg.) et <i>Sparus macrocephalus</i> Basilevsky.	?	?	Côte pacifique de la Wakayama Préfecture et Toyama Bay (Japon).	S. Yamaguti 1934, p. 357-359, fig. 54-56.
<i>C. acanthogobium</i> J. T. Park 1939 (? = <i>orthorhynchus</i> Y. Ozaki).	<i>Acanthogobius hasta</i> (Temminck et Schlegel).	?		Ile Simmi (Corée du Nord).	J. T. Park 1939, p. 53, pl. VI, fig. 1-3.
<i>C. koreanum</i> J. T. Park 1939.	<i>id.</i>	?		<i>id.</i>	J. T. Park 1939, p. 54, pl. VI, fig. 4.
<i>C. xesuri</i> S. Yamaguti 1940.	<i>Xesurus scalprum</i> (Cuv. Val.).	?	?	Hamazima (Japon).	S. Yamaguti 1940, p. 77-78, fig. 32.
<i>C. leptoscaris</i> S. Yamaguti 1940.	<i>Leptoscarus japonicus</i> (Cuv. Val.).	?	?	<i>id.</i>	S. Yamaguti 1940, p. 78-79, fig. 33.
<i>C. calliodontis</i> S. Yamaguti 1942.	<i>Calliodon</i> sp.			Naha (Okinawa Préfecture).	S. Yamaguti 1942, p. 352-353, fig. 11.
<i>C. palaoensis</i> Tôji Ogata 1942.	<i>Torotes jaculator</i> (Pal-las).			Iles Palau.	TÔJI OGATA 1942, p. 85-88, fig. 1-2.
3° PACIFIQUE EST : <i>C. tropicum</i> H. W. Manter 1940.	<i>Halichoeres dispilus</i> (Günther). <i>Bathygobius soporalor</i> (Cuv. Val.). <i>Malacoctenus zonifer</i> (Jord. et Gilbert). « Blenny ». <i>Opisthognathus scopis</i> (Jenkins et Everman).			Ile Charles (Galapagos). Ile Socorro (Mexique) et Ile Charles (Galapagos). Baie Corrientes (Colombie). Ile Charles (Galapagos). Galapagos.	H. W. Manter 1940, p. 371-373, 470, pl. XXXVII, fig. 44-45.

4° EUROPE :

N. skrjabini (S. V. Ivanitzky 1928).
[sous le nom de *Coitocaecum skrjabini* Ivanitzky 1928].
(sous le nom de *Coitocaecum skrjabini* Ivanitzky).

a) *Pelecus cultratus* (L.).
Acerina cernua (L.).
Chondrostoma nasus (L.).

Acerina acerina (Güldenstädt).
Stilurus glanis L., *Acerina cernua* (L.), *Acerina acerina* (Güldenstädt), *Perca fluviatilis* L., *Luciopeca luciopeca* (L.), *Pelecus cultratus* (L.), *Alburnus alburnus* (L.), *Gobius fluviatilis* Pallas, *Abramis brama* (L.), *Abramis sapo* (Pallas), *Gobio gobio* (L.), *Esox lucius* L.

16 espèces de poissons du Dnièpr, principalement *Acerina acerina* (Güldenstädt), *Silurus glanis* L., *Acerina cernua* (L.).

id.

Acipenser ruthenus (L.),
Leuciscus idus (L.), *Ten-*
leiscus cephalus (L.), *Lin-*
ceus tinca (L.), *Chondrostoma*
naseus (L.), *Abramis*
brama (L.), *Abramis sa-*
paga (Pallas), *Abramis bal-*
ticus (Pallas), *Cyprinus car-*
pio (L.), *Pelecus cultrati-*
pus (L.), *Silurus glanis*
L., *Perca fluviatilis* L.,
Lucioperca lucioperca
(L.), *Acerina acarina*
(Gildenstädt), *Acerina*
cernua (L.), *Gobius kess-*
leri Günther

id.

2

• • • •

?

2

?

a) Ukraine.

Pripat (bassin du Dniépr).

Fleuve Dniépr, près de Kaniev.

Fleuve Dniépr.

Fleuve Dniépr.

S. V. Ivanitzky 1928,
p. 100, fig. 1.

S. V. Pigulevsky 1932, p. 427, 439, 441.
V. P. Koval 1946, p. 227-244, fig. I (1-6)-II (1-3).
skrijabini = *ovatum* = *macrostomum*.

V. P. Koval 1949, p. 91-97, fig. 1-8.

V. P. Koval 1950, p. 189, 190-195, 199.

GENRE ET ESPÈCE	HÔTES DE L'ADULTE	HÔTES DE LA MÉTACERCARIE	PRO- GÉNÉ- SIS	DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE	RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES
<i>id.</i>	<i>Acerina acerina</i> (Güldenstädt).	?	?	Moyen Dniépr.	M. S. Komarova 1951, p. 1127-1128, fig. 1.
<i>id.</i>	<i>Alburnus alburnus</i> (L.), <i>Acerina cernua</i> (L.), <i>Barbus barbus</i> (L.) (traduction des noms vernaculaires mentionnés par Skrjabin et Koval 1958, p. 383).	?	?	Rivière Tissa (région ouest carpathique).	V. O. Zaxvatkin (1951, p. ...).
<i>id.</i>	<i>Acerina schraetser</i> (L.), <i>Aspro zingel</i> (L.).			Cours inférieur de la Duna et affluent du Tissa.	V. A. Zaxvatkin et G. K. Petruschewsky 1952, p. 83.
<i>id.</i>	<i>Acerina acerina</i> (Güldenstädt).			Cours inférieur de la Duna, rivière Tissa et cours supérieur du Dniestr.	V. P. Koval 1955, p. 89-91, 93, 94 (variation du taux d'infestation selon le mois de l'année).
<i>id.</i>	<i>Scardinus erythrophthalmus</i> (L.), <i>Aspius aspius</i> (L.), <i>Chondrostoma nasus</i> (L.), <i>Alburnus alburnus</i> (L.), <i>Abramis brama</i> (L.), <i>Pelecus cultratus</i> (L.), <i>Carrasius carassius</i> (L.), <i>Cyprinus carpio</i> L., <i>Barbus barbus</i> (L.), <i>Silurus glanis</i> L., <i>Lutoperca lucio-perca</i> (L.), <i>Acerina cernua</i> (L.).	?	?	Roumanie : bassin de la Duna.	E. Roman 1955, p. 24-26, fig. 3a-3j.
					E. Roman, p. 24, cite <i>Sphaerostomum romanicum</i> Dinulescu 1946 parmi les synonymes de <i>C. Skrjabini</i> Ivanitzky. [Nous ne connaissons pas la publication de Dinulescu].

<p>= <i>Crowcogecum skrjabini</i> (S. V. Ivanitzky 1928).</p>	<p>Acipenser stellatus Pallas, <i>Leuciscus idus</i> (L.), <i>Leuciscus leuciscus</i> (L.), <i>Leuciscus cephalus</i> (L.), <i>Scardinius erythrophthalmus</i> (L.), <i>Aspius aspius</i> (L.), <i>Tinca tinca</i> (L.), <i>Chondrostoma nasus</i> (L.), <i>Alburnus alburnus</i> (L.), <i>Blicca björkna</i> (L.), <i>Abra-mis sapa</i> (Pallas), <i>Abramis brama</i> (L.), <i>Gobio gobio</i> (L.), <i>Cyprinus carpio</i> (L.), <i>Pelecus cultratus</i> (L.), <i>Cobitis tenia</i> (L.), <i>Nemachilus barbatula</i> (L.), <i>Silurus glanis</i> L., <i>Esox lucius</i> L., <i>Perca fluviatilis</i> L., <i>Lucioperca lucioperca</i> (L.), <i>Acerina aceri-na</i> (Güldenstädt), <i>Aceri-na cernua</i> (L.), <i>Lota lota</i> (L.), <i>Neogobius fluviatilis</i> (Pallas), <i>Neogobius kessleri</i> (Günther).</p>	<p>?</p>	<p>?</p>	<p>K. I. Skrjabin et V. P. Koval 1958, p. 382-383, 383-416, fig. 123-132a.</p>
<p>= <i>N. ovata</i> (S. V. Pigulevsky 1931).</p>	<p><i>Esox lucius</i> L. <i>Acerina cernua</i> (L.).</p>	<p>?</p>	<p>Fleuves Dniépr et Sodsch (Ukraine).</p>	<p>S. V. Pigulevsky 1931, p. 15-16, fig. 6; 1932, p. 427, 441-443, fig. 4.</p>
<p>= <i>N. macrosoma</i> (S. V. Pigulevsky 1931).</p>	<p><i>Silurus glanis</i> L.</p>	<p>?</p>	<p>Fleuve Sodsch (Ukraine).</p>	<p>S. V. Pigulevsky 1931, p. 14-15, fig. 2; 1932, p. 427, 439-441, fig. 3.</p>
<p>= <i>Lebouria acerinae</i> S. V. Pigulevsky 1931.</p>	<p><i>Acerina cernua</i> (L.).</p>	<p>?</p>	<p><i>id.</i></p>	<p>S. V. Pigulevsky 1931, p. 16-17, fig. 4; 1932, p. 443-446, fig. 5.</p>

GENRE ET ESPÈCE	HÔTES DE L'ADULTE	HÔTES DE LA MÉTACERCAIRE	PRO- GÉNÉ- SE	DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE	RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES
<i>N. testiboliquum</i> (L. Wisniewski 1932). = <i>Coitocæcum testiboliquum</i> .	<i>Salmo fario</i> L. <i>S. irideus</i> W. Gibb.	<i>Rinulogammarus spinicadatus</i> (K. Schäferna) et <i>Fontogammarus bosniacus</i> (K. Schäferna).	+	Fleuve Bosna, région de Sarajevo (Yougoslavie).	L. W. Wisniewski 1932, p. 8; 1933, p. 6, 260-268, 272, 273, 274, fig. 1-5; 1934, p. 27, 30, 31, 32, 33, 34, 36-37, 40.
<i>id.</i>	<i>Salmo trutta</i> L., <i>Thymallus thymallus</i> (L.) (traduction des noms vernaculaires).	?	?	Rivière Tissa (région carpathique de l'U.R.S.S.).	V. O. Zaxvatkin (1951, p. ...) (<i>vide</i> K. I. Skriabin et V. P. Koval 1958, p. 419).
<i>id.</i>	<i>Salmo trutta</i> L. <i>Thymallus thymallus</i> (L.) (traduction des noms vernaculaires employés par O. P. Koulakovskaja).	?	?	Région occidentale de l'Ukraine.	O. P. Koulakovskaja 1957, p. 60.
<i>N. proavilum</i> L. W. Wisniewski 1933.	<i>Salmo fario</i> L. <i>S. irideus</i> W. Gibb.	?	?	<i>id.</i>	L. W. Wisniewski 1933, p. 6; 1934, p. 27-31, 32, 33, 34, 36-37, fig. 1-2.
<i>N. gallica</i> (R. Ph. Dollfus 1941). = <i>C. sp.</i> R. Ph. D. 1938.	<i>Cottus gobio</i> L. dans la nature et expérim. <i>Anguilla anguilla</i> (L.) expérim.	<i>Echinogammarus Berittoni</i> (Catta) et <i>Gammarus pulex</i> (L.), dans la nature et expérimentalement.	+	Rivière La Vende à Richelieu (Indre-et-Loire).	R. Ph. Dollfus 1938, p. 431-433; 1941, p. 39, 41, 43, 48; 1959, p. 372-374, fig. 1-3. A. Buttner 1950, p. 163-166, fig. 59A, C, D, 60, métacercaire de <i>Coitocæcum</i> sp. R. Ph. D.
<i>N. timoni</i> Jacques Rebecq et Jean Giudicelli 1959.	<i>Salmo fario</i> L.	?	?	Fleuve Tavignano, région de Corte (Corse).	Jacques Rebecq et Jean Giudicelli 1959, p. 396-400, fig. 1-2.

2° Espèces dépourvues de vésicule séminale externe ; leur vésicule séminale est enclose dans une poche du cirre. *Receptaculum seminis* présent ou non observé. Genre *Nicolla* L. W. Wisniewski :

D. Espèces du centre et du sud de l'Europe (U.R.S.S., Pologne, Yougoslavie).	<i>N. skrzabini</i> (S. V. Ivanitzky 1928).	bien développée.	non individualisé.
	<i>N. macrostoma</i> (S. V. Pigulevsky 1931).	piriforme, médiane courte.	<i>id.</i>
	<i>N. ovata</i> (S. V. Pigulevsky 1931).	piriforme, médiane courte.	<i>id.</i>
	<i>N. testiobliquum</i> (L. W. Wisniewski 1932).	plutôt longue, avec longue vésicule interne.	<i>id.</i>
	<i>N. proavatum</i> (L. W. Wisniewski 1933).	<i>id.</i>	<i>id.</i>
E. France.	<i>N. gallica</i> (mihl).	grande, avec longue vésicule séminale interne.	nul
	<i>N. Timoni</i> J. Becq et J. Giudicelli 1959.	<i>id.</i>	nul

Peu après, Ozaki, ayant été amené à modifier sa première définition des *Opecoelidae* pour y admettre *Opegaster* Y. Ozaki et *Anisoporus* Y. Ozaki, exclut *Coitocaecum*, dépourvu d'anus, de cette famille et proposa la famille *Coitocaecidae* Y. Ozaki (1928, p. 5). L'année suivante, à l'occasion de la description de trois nouvelles espèces (*diplobulbosum*, *unibulbosum*, *latum*), à grande vésicule séminale externe et petite poche du cirre, qu'il plaça dans le genre *Coitocaecum*, une définition étendue de cette nouvelle famille fut donnée par Y. Ozaki (1929, p. 76) et une nouvelle diagnose générique (*ibid.*, p. 76-77) s'appliquant au générotype du Queensland et aux cinq espèces du Japon.

La découverte d'une poche du cirre rudimentaire par Crowcroft chez le générotype amène à légèrement retoucher la diagnose générique établie par Ozaki, et la découverte en Europe d'espèces à grande poche du cirre contenant la vésicule séminale, toute vésicule séminale externe étant absente, oblige à quelque peu modifier la définition donnée par Ozaki pour la famille, mais je considère l'adoption de la famille *Coitocaecidae* comme légitime (10).

Les discussions à ce sujet, depuis la création de la sous-famille

(10) Je ne suis pas partisan d'admettre dans les *Coitocaecidae*, s.f. *Coitocaecinae* des genres qui en altéreraient l'homogénéité, par exemple *Dactylostomum* V. Woolcock 1935, que V. Woolcock (1935, p. 317) a placé dans la s.f. *Coitocaecinae* F. Poche, principalement en raison de l'anastomose postérieure des branches intestinales, mais c'est évidemment un genre extrêmement voisin.

Coitocaecinæ F. Poche (1926) (11), n'ont plus qu'un intérêt historique ; elles ont été rappelées et brièvement résumées par J. T. Park (1939, p. 52, 55), P. W. Crowcroft (1945, p. 61-63, 65 ; 1951, p. 251) et d'autres ; j'estime inutile de les commenter, maintenant qu'il est prouvé, par la connaissance des formes larvaires, que les *Coitocaecidæ* n'appartiennent pas au phylum des *Allocreadioidea* (12).

Si l'on mélange les Distomes d'un phylum à rédies avec ceux d'un phylum parallèle à sporocystes, on n'obtient qu'un assemblage hétérogène. C'est malheureusement ce qui est arrivé à G.-R. La Rue (1957, p. 334-335), qui a groupé, dans les *Allocreadioidea* W. Nicoll 1934, les familles les plus disparates, bien qu'il eût nettement reconnu (p. 327) que cette superfamille n'était pas naturelle et devrait être subdivisée en plusieurs superfamilles. Il a ajouté : « all more or less closely interrelated » ; mais cela n'est pas possible lorsqu'il s'agit de phyla différents : une superfamille d'un phylum à rédies et une superfamille d'un phylum à sporocystes ne peuvent pas être considérées comme « interrelated ».

(à suivre).

(11) Cf. Gerald F. Winfield (1929, p. 85), H. W. Stunkard (1931, p. 714, 724), G. W. Hunter et R. V. Bangham (1932, p. 139), H. W. Manter (1933, p. 240 ; 1940, p. 364 ; 1947, p. 284-286), V. Woolcock (1935, p. 317), K. R. Harshey (1937, p. 72), A. V. Hunninen et R. M. Cable (1941, p. 415-416, 424-428), R. M. Cable et A. V. Hunninen (1942, p. 306), etc., etc., etc.

(12) S. H. Hopkins (1933, p. 73-74 ; 1934, p. 100-102) avait bien mis en évidence la disparité des formes larvaires et des cycles chez les genres réunis arbitrairement dans les *Allocreadiidæ* ; il reconnut que la famille, telle qu'elle était comprise par les systématiciens, n'était pas homogène, mais il s'abstint d'en proposer le démembrement.

Il semble que ce soit R. M. Cable (1956, p. 9-12) qui ait, le premier, accepté et développé le démembrement que j'avais institué en 1949 (p. 433), lorsque j'ai nettement séparé les « faux *Allocreadioidea* » des « vrais *Allocreadioidea* ». Les « faux » sont devenus, pour Cable, les *Opecoeloidea* ; les « vrais » les « *Allocreadioids* » et les « *Lepocreadioids* », ce qui s'accorde avec le tableau que j'avais donné en 1949 et la position que j'avais prise en 1952 (p. 22).

Mais j'ai commis une lourde erreur en laissant les Léopocréadiens dans les « vrais *Allocreadioidea* ». Ils constituent bien une superfamille distincte, *Lepocreadioidea*, comme l'avait pressenti R. M. Cable (1956, p. 9).

Dans cette superfamille, la cercaire n'a pas de stylet et ne secrète pas de kyste métacercarien.