APPENDICE IX

REMARQUES SUR LE CYCLE ÉVOLUTIF DE *CAMALLANUS LACUSTRIS* (ZOEGER, 1776) ET LA PHYLOGÉNIE DES *CAMALLANIDÆ*

Par Yvonne CAMPANA-ROUGET

Le cycle de *Camallanus lacustris* (Zoega 1776) est un des plus anciennement connus chez les Nématodes ; l'étude de Leuckart, en 1876, d'une précision extraordinaire, tant par les détails biologiques que par les détails morphologiques qu'elle comporte, reste un modèle du genre.

Quelques cycles ont été réalisés à des dates plus récentes chez les Camallanides par Li, 1935 (*Spirocamallanus fulvidraconis*), Pereira, Dias et Azevedo, 1936 (*Spirocamallanus cearensis*) et Moorthy, 1938 (*Paracamallanus sweeti*). S'il existe entre ces descriptions des différences normales liées à la diversité des parasites considérés, il apparaît en outre des contradictions qui ne sont explicables que par une mauvaise interprétation des faits. Dans l'espoir d'élucider les causes de ces divergences, nous avons répété l'expérience de Leuckart, en nous attachant tout spécialement à l'étude de la structure céphalique, qui nous apporte des renseignements importants sur la phylogénie du groupe.

Conditions expérimentales

A Richelieu, les *Perca fluviatilis* L. sont assez nombreuses dans les canaux du parc et les autopsies pratiquées pendant l'été montrent un parasitisme à *Camallanus lacustris* variable, mais presque constant (en moyenne 4 à 6 spécimens).

Les Cyclops sont récoltés dans des cuves en ciment situées à côté du laboratoire, contenant des plantes aquatiques et des Mollusques, mais pas de Poissons. Ils appartiennent à plusieurs espèces, principalement *Acanthocyclops viridis* et *Macrocyclops sp.*, parmi eux se trouvent quelques femelles avec leurs sacs ovigères. Nous ne notons pas de différences dans le mode d'infestation : tous les Cyclops mis en présence de larves sont positifs ; nous n'atteignons pas le nombre de 34 larves observé une fois par Leuckart, mais nous obtenons en moyenne une douzaine, avec un minimum de 5 et un maximum de 18. Quel que soit leur nombre, les larves évoluent normalement et les Cyclops ne paraissent pas incommodés.

L'eau utilisée est celle des cuves à Cyclops ; la température est celle du laboratoire, 20 à 24°.

Les femelles de *Camallanus*, placées dans cette eau, émettent quelques larves mais, pour obtenir une infestation plus rapide, elles sont dilacérées. Une centaine de larves sont ainsi libérées et mises en présence de six *Cyclops*, dans un couvercle de tube Borrel rempli aux 2/3.

Etude du cycle

I. Evolution chez l'Arthropode.

On sait depuis Leuckart que les larves libres peuvent vivre un certain temps dans l'eau, d'un jour à plusieurs semaines selon les auteurs. Nous avons observé une survie de trois jours chez les larves ayant pu se fixer par leur extrémité caudale sur un substrat quelconque, la mort survenant plus rapidement chez les spécimens libres. Ces temps doivent varier suivant les conditions expérimentales.

Les larves sont ingérées par le *Cyclops* ; elles restent quelque temps dans le tube digestif (où un certain nombre d'entre elles peut être détruit), puis traversent brusquement la paroi intestinale grâce à leur dent céphalique (Li, 1935). De trois à huit heures après l'infestation, les larves sont toutes passées dans la cavité générale du *Cyclops* où elles restent libres.

Larves du premier stade (fig. 148 A) : les larves libres mesurent de 470 à 580 μ de long avec une largeur maxima de 20 à 30 μ . Chez une larve de 580 μ , l'œsophage, non divisé en deux parties, mesure 97 μ et la queue, très effilée, atteint 170 μ . On devine l'ébauche de l'anneau nerveux à 30 μ de l'extrémité antérieure et le pore anal. Un très court pharynx précède la bouche, où l'on ne distingue ni lèvres ni papilles, à peine un petit renflement dorsal de la cuticule représentant la « dent » céphalique.

Une fois dans la cavité générale, ces larves restent actives. Elles grandissent et grossissent, atteignant, au bout de 70 heures, 605 μ de long sur 32 μ de large. Le 4^e jour, nous trouvons la première larve en train de muer, le 5^e jour une larve a mué, une autre est encore dans sa mue.

Larves du second stade (fig. 148 B et C) : la longueur atteint 700 μ , la largeur 38 μ . L'œsophage, long de 192 μ , n'est pas encore nettement divisé, mais un renflement situé dans le début de sa moitié postérieure préfigure sa séparation. L'anneau nerveux est à 75 μ de l'extrémité antérieure ; la queue est plus courte et peu effilée ; l'intestin, d'abord transparent, prend au bout de 24 heures une coloration rougeâtre. Il y a une ébauche de capsule buccale, sorte de croissant chitineux entourant le pharynx.

Au 8^e jour de l'infestation, sur 4 larves, 2 sont encore au 2^e stade, la 3^e a mué et la 4^e s'apprête à muer ; chez cette dernière (fig. 148, D), la cuticule est fortement plissée, on aperçoit la queue à trois pointes du stade suivant. La

FIG. 148. — Evolution de *Camallanus lacustris*. A, larve du premier stade, libre. B, larve du second stade, chez le *Cyclops*. C, même stade, extrémité céphalique à fort grossissement. D, larve du second stade en train de muer. E, larve du troisième stade chez le *Cyclops*. F, même stade, plus âgé : la larve reste enroulée. G et H, larve du troisième stade, détail de l'extrémité céphalique en vue latérale et dorso-ventrale. I, larve du quatrième stade larvaire, chez *Perca fluviatilis*.

FIG. 149. — Larve du quatrième stade, détail de l'extrémité céphalique
A, vue latérale. B, vue dorso-ventrale, légèrement déviée

FIG. 150. — Extrémité céphalique de *Camallanus lacustris* adulte
chez *Perca fluviatilis*. A, vue latérale. B, vue dorso-ventrale

capsule buccale s'est beaucoup agrandie et est devenue trapézoïdale, entourant non seulement le pharynx, mais la partie antérieure de l'œsophage. Il s'agit là d'une formation transitoire n'apparaissant qu'au moment de la mue.

Larves du troisième stade (fig. 148 E et F) : longues de 880 μ, larges de 49 μ, ces larves sont très différenciées et ressemblent déjà à l'adulte. L'œsophage est nettement divisé en deux parties musculaire et glandulaire, longues respectivement de 165 et 125 μ ; l'anneau nerveux est à 95 μ de l'extrémité antérieure ; l'intestin se termine par un fin rectum débouchant à 75 μ de l'extrémité caudale. Celle-ci, tronconique, se termine par trois pointes bien formées, avec parfois l'ébauche d'une quatrième.

Le changement le plus important est l'apparition d'une véritable capsule buccale, à parois encore transparentes, possédant une structure très intéressante : si elle ressemble déjà à celle de l'adulte, elle en diffère cependant par plusieurs points

qui n'ont pas suffisamment attiré l'attention des expérimentateurs (fig. 148 G et H).

Chez l'adulte (fig. 150 A et B), la capsule buccale est allongée dorso-ventralement et séparée en deux valves latérales qui s'articulent au niveau du trident ou un peu au-dessus. Ici la capsule est à peu près ronde et sans solution de continuité : l'examen de la face ventrale ou dorsale met en évidence une fine membrane à l'extrémité antérieure de laquelle apparaissent deux petites virgules chitinoïdes correspondant au bord des futures valves ; il n'y a pas trace de trident. Les stries verticales qui occupent toute la hauteur de la capsule chez l'adulte ne se voient ici que dans la portion médiane, elles sont très fines et irrégulières, ayant parfois un aspect perlé ; leur formation semble donc être progressive, par apport successif de granulations chitinoïdes fusionnant ensuite. Ces stries font tout le tour de la capsule et sont obliques, comme chez *Spirocamallanus*. Enfin, la capsule buccale se rétrécit vers l'arrière, formant une arrière-cavité semblable à celle de *Paracamallanus*, et non un anneau comme chez l'adulte de *Camallanus*. Cette arrière-cavité mesure 9 à 10 μ de haut et est délimitée en avant par des granulations chitinoïdes au nombre de six.

Ces larves au troisième stade ne grandissent guère ; d'abord bien mobiles, elles ralentissent leurs mouvements au bout de 4 ou 5 jours et s'enroulent en spirale, mais sans s'encapsuler. L'évolution chez le *Cyclops* ne va pas plus loin, mais les larves restent vivantes aussi longtemps que leur hôte.

DISCUSSION :

Le cycle expérimental que nous venons de décrire reproduit point par point les observations de Leuckart. La durée du cycle varie beaucoup avec la température : Leuckart voit des larves du 3^e stade au bout de six jours en été, trois semaines en hiver. Notre expérience, effectuée à 20-24°, en juillet, donne des temps de 8 à 10 jours. Le développement de *Spirocamallanus fulvidraconis* (Li 1935) se fait en 8 à 9 jours, celui de *Paracamallanus sweeti* (Moorthy 1938) en 5 à 7 jours à 32-38° et en 8 à 12 jours à 13-21°. Toutes ces observations concordent donc parfaitement. Il n'en est pas de même en ce qui concerne le nombre de mues, et par conséquent de stades larvaires chez le Crustacé.

Pour Leuckart, Moorthy et nous-même, il y a trois stades larvaires chez le *Cyclops*. Pour Li (chez un *Cyclops* également) et pour Pereira (chez un *Diaptomus*), il n'y a que deux stades larvaires. Mais ces auteurs signalent, entre le 3^e et le 5^e jour, des remaniements morphologiques (disparition de la dent dorsale, apparition d'une ébauche de capsule buccale, augmentation du nombre de cellules génitales), qui correspondent à la structure du 2^e stade. Ils n'ont pas vu la première mue et ce qu'ils considèrent comme deuxième stade est en réalité le troisième.

II. Evolution chez le Poisson.

Si le comportement des Camallanides chez l'Arthropode peut être considéré comme bien connu actuellement, il n'en est malheureusement pas de même

pour le mode d'infestation de l'hôte définitif et le temps du développement de la fin du troisième stade à l'adulte. Les expérimentateurs ont des opinions assez divergentes, mais aucun n'a obtenu de résultats concluants. Jamais, on n'a obtenu de *Camallanus* adultes chez un Poisson en lui faisant ingérer des larves du troisième stade.

Nous avons également échoué dans l'unique expérience que nous ayons pu tenter : nous avons introduit trois *Cyclops* contenant 24 larves dans l'œsophage d'une jeune Perche de 7 centimètres de long. Malencontreusement, cette Perche est morte 36 heures plus tard. A l'autopsie, nous avons trouvé dans l'intestin 14 *Camallanus* de petite taille, mais adultes, qui ne pouvaient manifestement pas provenir de l'infestation expérimentale, et une larve du quatrième stade.

Bien que nous ne puissions pas savoir si cette larve est d'origine expérimentale ou naturelle, elle nous apporte un élément intéressant, car elle n'a jamais été décrite pour *C. lacustris*.

Larve du quatrième stade (fig. 148 I) : longue de 1,7 mm., large de 78 μ , cette larve a pour éléments caractéristiques une capsule buccale qui ne diffère plus de celle de l'adulte que par le nombre moins élevé de stries et l'absence de tridents ; les stries sont devenues verticales et occupent toute la hauteur de la capsule, il n'y a plus d'arrière-cavité, mais un anneau compact comme chez l'adulte (fig. 149 A et B). En outre, l'ébauche d'appareil génital, qui était réduite jusqu'alors à une seule cellule, devient un cordon presque aussi long que l'intestin.

La capsule buccale mesure 95 μ , le premier œsophage 280 μ , l'œsophage glandulaire 300 μ , la queue 160 μ ; l'anneau nerveux est à 190 μ de l'extrémité antérieure.

DISCUSSION :

Matériellement, il n'est pas impossible que cette larve soit issue d'une des larves du troisième stade ingérées 36 heures auparavant, car il est vraisemblable que la mue suive de très près le passage dans le tube digestif de la Perche.

Leuckart indique que les larves ingérées avec le *Cyclops* par la Perche muent lorsqu'elles ont atteint 1 mm. environ, pour donner des individus sexués et mûrs, qui sont capables de s'accoupler de 10 à 14 jours après le passage chez la Perche. Malheureusement, Leuckart ne donne aucune autre précision sur cette partie de l'expérience et il est à craindre que les Perches utilisées n'aient été infestées naturellement. Pour Li, la durée du cycle dépasserait quatre mois, mais son expérience, placée hors des conditions naturelles, est peu probante.

On ne sait donc pas, actuellement, quel est le temps nécessaire à la larve du troisième stade pour se transformer en adulte.

III. Intervention dans le cycle d'un second hôte intermédiaire.

Pour Leuckart et pour Li, le développement se fait directement chez l'hôte définitif à partir du *Cyclops*. Pour Pereira, Dias et Azevedo d'une part, pour Moorthy d'autre part, l'intervention d'un second hôte intermédiaire est, sinon obligatoire, du moins fréquente.

Pereira et ses collaborateurs trouvent de nombreux alevins parasités par des larves du troisième stade surtout, mais aussi du quatrième et même une fois par un adulte ; les Poissons adultes (*Carinatus elegans*) sont toujours indemnes. L'hôte définitif normal (*Astyanax bimaculatus*) s'infeste, soit en mangeant des alevins, soit directement.

La présence d'un Nématode adulte chez un des alevins semble indiquer que ceux-ci se comportent comme des hôtes définitifs, mais hôtes défavorables puisque le parasite ne survit pas à la transformation de l'alevin en adulte.

L'observation de Moorthy est un peu différente : les petits Cyprinidés (*Barbus*, *Lepidocephalichthys*), qui sont fréquemment infestés, n'hébergent que des larves du troisième stade qui n'évoluent pas, tout au plus grandissent-elles un peu. L'hôte définitif (*Ophiocephalus gachua*) peut s'infester en mangeant les Poissons ou les *Cyclops*.

On ne peut pas considérer ces Cyprinidés comme des hôtes intermédiaires, puisque le parasite n'y subit aucune transformation, mais comme des hôtes d'attente.

En conclusion, la synthèse des différentes observations sur les cycles des Camallanides de Poissons nous permet de donner le cycle-type suivant :

Les larves du premier stade libérées dans l'eau sont absorbées passivement par des Arthropodes (généralement de petits Crustacés : *Cyclops*, *Diaptomus*). Elles passent dans la cavité générale de leur hôte et y subissent deux mues. Le cycle dure de six jours à trois semaines suivant la température. Les larves du troisième stade doivent être absorbées par un Poisson pour continuer leur évolution. Deux cas peuvent se produire : ou le Poisson est l'hôte définitif vrai, et le parasite subit deux mues dans son tube digestif avant de devenir adulte ; ou c'est un hôte défavorable à la suite de l'évolution, qui devient hôte d'attente. La présence de ces hôtes d'attente n'est pas constante et n'a jamais été signalée pour *Camallanus lacustris*. Elle ne semble jamais être obligatoire.

Le temps nécessaire à la larve du troisième stade pour devenir adulte est très court pour les uns, long pour d'autres ; aucune preuve ne peut actuellement être fournie sur le temps réel.

Remarques sur la phylogénie des *Camallanidae*

L'étude des structures céphaliques des différents genres nous a déjà permis, dans un récent travail (1961), d'établir une hiérarchie basée sur les caractères plus ou moins primitifs des capsules buccales. Le plus primitif est le genre

Procamallanus Baylis 1923. dont la capsule est ronde, continue et lisse ; vient ensuite le *Spirocamallanus* Olsen 1952, dont la capsule, du même type, présente des crêtes spiralées sur sa paroi interne. Le genre *Camallanides* Baylis et Daubney 1922 est déjà plus évolué, car, si sa capsule buccale est encore arrondie, elle possède les crêtes verticales (encore peu marquées), les valves latérales des *Camallanus* et les éléments chitinoïdes médians, encore mal définis, qui préfigurent les tridents ; ce genre est peu représenté et forme peut-être une branche un peu à part du phylum. Le genre *Paracamallanus* Yorke et Maplestone 1926 précède de peu le genre *Camallanus* Railliet et Henry 1915, dont il ne diffère que par la présence d'une arrière-cavité buccale.

FIG. 151. — Schéma montrant les affinités de la larve avec les Camallanides adultes. Capsules buccales en vue dorso-ventrale. A, larve de *Camallanus* (3^e stade). B, *Spirocamallanus*. C, *Paracamallanus*. D, *Camallanus*.

Les précisions que nous avons acquises sur la morphologie céphalique des larves nous permettent de dire que l'évolution larvaire est une récapitulation ontogénique de la phylogénie des *Camallanidae*. Cette récapitulation est d'ailleurs un phénomène beaucoup plus général qu'on ne le suppose d'habitude chez les Nématodes. Les deux premiers stades étant insuffisamment différenciés, c'est au troisième stade que nous trouvons condensées, en quelque sorte, les différentes possibilités d'évolution (fig. 151) : la partie supérieure de la

capsule, encore peu chitinisée, est ronde et continue, comme chez *Pro-* et *Spirocamallanus* ; la zone médio-dorsale et médio-ventrale est extrêmement fine et forme la future ligne de déhiscence des valves ; les crêtes chitinoïdes sont peu nombreuses et peu marquées ; leur aspect perlé indique qu'elles ne se forment pas brusquement ; elles grandissent pour occuper toute la hauteur de la capsule et deviennent plus nombreuses (ceci explique que le nombre de crêtes varie un peu d'un spécimen à l'autre et qu'il y ait parfois des crêtes interrompues) ; mais, surtout, ces crêtes sont obliques, évoquant ainsi le genre *Spirocamallanus*. La partie inférieure de la capsule est bien chitinisée et forme une arrière-cavité distincte, comme chez *Paracamallanus*. Au quatrième stade, l'arrière-cavité s'est condensée pour former l'anneau que l'on trouve chez tous les Camallanides adultes, sauf précisément *Paracamallanus*. Nous pouvons donc dire que cette arrière-cavité est une formation provisoire, qui devient un anneau au stade suivant, sauf chez *Paracamallanus*, où elle a acquis un caractère définitif.

La présence d'une arrière-cavité est également signalée au troisième stade larvaire de *Spirocamallanus cearensis* et *Paracamallanus sweeti*, apparaissant comme un phénomène assez général. Li, cependant, figure pour *S. fulvidraconis* une capsule du type *Procamallanus*, c'est-à-dire sans stries et sans arrière-cavité. Comme le *Spirocamallanus* qu'il décrit ne possède à l'état adulte que des crêtes peu marquées et discontinues, on peut considérer qu'il est à la limite des *Pro-* et des *Spirocamallanus*. Il est possible que l'arrière-cavité n'apparaisse pas chez les *Procamallanus*.

RÉSUMÉ

Le cycle de *Camallanus lacustris* (Zoega 1776) est redécrit et comparé avec les autres cycles connus de *Camallanidae* : *Spirocamallanus fulvidraconis* (Li 1935), *Spirocamallanus cearensis* (Pereira, Dias et Azevedo 1936) et *Paracamallanus sweeti* (Moorthy 1938).

Il est établi qu'il existe toujours deux mues larvaires chez le Crustacé hôte intermédiaire. Pour continuer son évolution, la larve du troisième stade doit être ingérée par un Poisson. Si celui-ci est l'hôte définitif normal, la larve du quatrième stade apparaît rapidement. Celle-ci est décrite chez *Perca fluviatilis*.

Le temps nécessaire à l'apparition d'adultes sexuellement mûrs n'a pu être déterminé.

Si la larve du troisième stade est ingérée par un Poisson autre que l'hôte normal, celui-ci peut jouer le rôle d'hôte d'attente ; il semble qu'il n'y ait jamais de véritable second hôte intermédiaire.

L'étude de la morphologie céphalique larvaire montre que l'évolution de *Camallanus lacustris* est un exemple de recapitulation ontogénique retraçant

la phylogénie des *Camallanidae*. La capsule buccale montre en effet des analogies avec le genre *Spirocamallanus*, par sa forme et la disposition oblique de ses stries, et avec le genre *Paracamallanus*, par la présence d'une arrière-cavité buccale.

BIBLIOGRAPHIE

- CAMPANA-ROUGET (Y.), 1961. — Nématodes de Poissons. Publications K.E.A. *Inst. Roy. Sc. Nat. Belgique*, vol. III, fasc. 4, p. 1-57, 40 fig.
- LEUCKART (R.), 1876. — *Die Menschlichen Parasiten und die von ihnen herrührenden Krankheiten*, II, Leipzig.
- LI (H. C.), 1935. — The Taxonomy and early development of *Procamallanus fulvidraconis* n. sp. *J. Parasitol.*, XXI, n° 2, p. 103-113, 10 fig.
- MOORTHY (V. N.), 1938. — Observations on the Life History of *Camallanus sweeti*. *J. Parasitol.*, XXIV, n° 4, p. 323-342, 4 pl.
- PEREIRA (C.), VIANNA DIAS (M.) et AZEVEDO (P. DE), 1936. — Biologia do Nematóide « *Procamallanus cearensis* » n. sp. *Arch. Inst. Biol.*, V, p. 209-226, 8 fig., 4 pl.