

Cycle évolutif à un seul hôte intermédiaire chez *Bothriocephalus claviceps* (1). (Goeze, 1782), Cestode de *Anguilla anguilla* L.

Par L. JARECKA

La première publication concernant le cycle évolutif d'un Cestode du genre *Bothriocephalus* semble être celle de Essex (1928). Cet auteur a étudié le développement de *Bothriocephalus cuspidatus* Cooper, 1917, Cestode parasite de poissons, depuis l'œuf et son coracidium jusqu'à la larve procercoïde dans la cavité générale de certaines espèces de Copépodes.

Plus tard, Markowski (1935) a publié certaines observations fragmentaires sur le cycle évolutif de *Bothriocephalus scorpii* (Müller, 1776). Le travail de Markowski rend compte d'abord d'un essai d'infestation expérimentale d'Entomostracés avec des coracidium du Cestode. D'un autre côté, cet auteur a obtenu les formes adultes de *Bothriocephalus scorpii* dans l'intestin de *Pleuronectes flesus* L. en faisant ingérer à ce poisson des poissons plus petits, des *Gobius minutus*, qui présentaient dans leur intestin, par infection naturelle, des formes juvéniles d'un Cestode indéterminable à ce stade.

Beaucoup plus complets sont les travaux de Thomas (1937), concernant le cycle évolutif de *Bothriocephalus rarus* Thomas, 1937, Cestode de *Triturus viridescens* (Batracien). Cet auteur a en effet démontré expérimentalement que, dans ce cycle évolutif, les larves procercoïdes qui se développent dans le Copépode, le premier hôte, étaient capables d'infester directement l'hôte définitif et de donner le Cestode adulte dans l'intestin de celui-ci. Il n'existe donc pas ici de deuxième hôte intermédiaire obligatoire.

En ce qui nous concerne, nous nous sommes attachée à l'étude du cycle évolutif de *Bothriocephalus claviceps* (Goeze, 1782). Dans le compte rendu de nos premières

(1) Les Cestodes adultes d'anguilles dont nous avons utilisé les œufs pour notre expérimentation présentaient les caractères morphologiques donnés pour l'espèce *Bothriocephalus claviceps* (Goeze, 1782). Il faut cependant signaler qu'une seconde espèce de *Bothriocephalus* parasitant également l'anguille européenne, *Bothriocephalus anguillae* (Leeuwenh., 1722), est signalée dans la récente monographie de Yamaguti (1959), sans description. Cette seconde espèce ne figure pas dans les ouvrages même anciens (Dujardin, 1845 ; Linstow, 1878 ; Joyeux et Baer, 1936, etc...).

recherches sur ce Cestode, effectuées en Pologne (Jarecka, 1959), figurent la description morphologique des premiers stades et celle du développement de la larve procercoïde dans le premier hôte, *Macrocyclops albidus* (Jur.). Nous avons eu depuis la possibilité de poursuivre en France notre travail.

Le problème important était de mettre en lumière le développement ultérieur de ce procercoïde et le mode d'infestation de l'hôte définitif, *Anguilla anguilla* L. Plus particulièrement, il s'agissait de savoir si, dans le cycle de *Bothriocephalus claviceps*, prenait place un deuxième hôte intermédiaire obligatoire et si, correspondant à cet hôte, il existait un stade de développement classiquement dénommé plérocercarioïde, stade indispensable à l'accomplissement du cycle évolutif, sans préjuger cependant de l'existence possible d'éléments facultatifs, hôtes d'attente ou vecteurs mécaniques (2), par exemple. Nous soulèverons de nouveau ce problème lors de la discussion de nos résultats.

Notre expérimentation

Nous avons trouvé les Cestodes adultes dans l'intestin d'*Anguilla anguilla* L. adultes, pêchées sur les bords de la Loire, au mois de juin, entre Nantes et St-Nazaire. Les Cestodes adultes, vivants, obtenus par dissection des intestins et placés dans de l'eau douce, ont émis spontanément leurs œufs, sans qu'il ait été nécessaire de dilacérer les anneaux mûrs. Les œufs, comme nous l'avons décrit antérieurement, laissés dans de l'eau douce, ont libéré leurs coracidium. Ceux-ci, mis en présence du premier hôte, *Macrocyclops albidus*, ont été ingérés par ce dernier et, dans la cavité générale de celui-ci, ont donné naissance aux larves procercoïdes. Les Copépodes infestés ont été mis à leur tour en présence de jeunes anguilles.

Celles que nous avons utilisées pour cette expérimentation ont été pêchées également sur les bords de la Loire, au printemps. Mais il s'agissait ici de formes très jeunes, ou « civelles ». Ces civelles furent maintenues pendant trois mois environ en aquarium, au laboratoire, avant le contact. Un certain délai est indispensable à leur préparation aux conditions de l'expérimentation. Une tentative d'infestation dès la capture se heurte en effet à leur refus de toute nourriture. Le délai leur permet de s'habituer à leurs nouvelles conditions de vie, à se nourrir notamment en captivité (viande très finement hachée et larves de Moustiques). Cette mise en observation nous a permis en outre d'être certaine qu'elles n'étaient pas spontanément infestées. Des lots témoins ont d'ailleurs été constitués. A la fin de cette période, les civelles avaient évolué en jeunes anguilles (taille de 10 à 12 centimètres et pigmentation). Des lots furent examinés trois jours après la mise en présence des *Macrocyclops* parasités, puis respectivement une, deux, trois semaines, un mois et deux mois plus tard.

(2) Nous appellerons « hôte d'attente » un organisme chez lequel le parasite trouve des conditions lui permettant une certaine survie, mais non une évolution nécessaire à l'accomplissement du cycle, et « vecteur mécanique » un organisme qui constitue pour lui un simple support très temporaire. Dans le cycle étudié ici, un vecteur mécanique pourrait par exemple être constitué par un petit poisson ayant encore dans son estomac un copépode infecté non encore digéré.

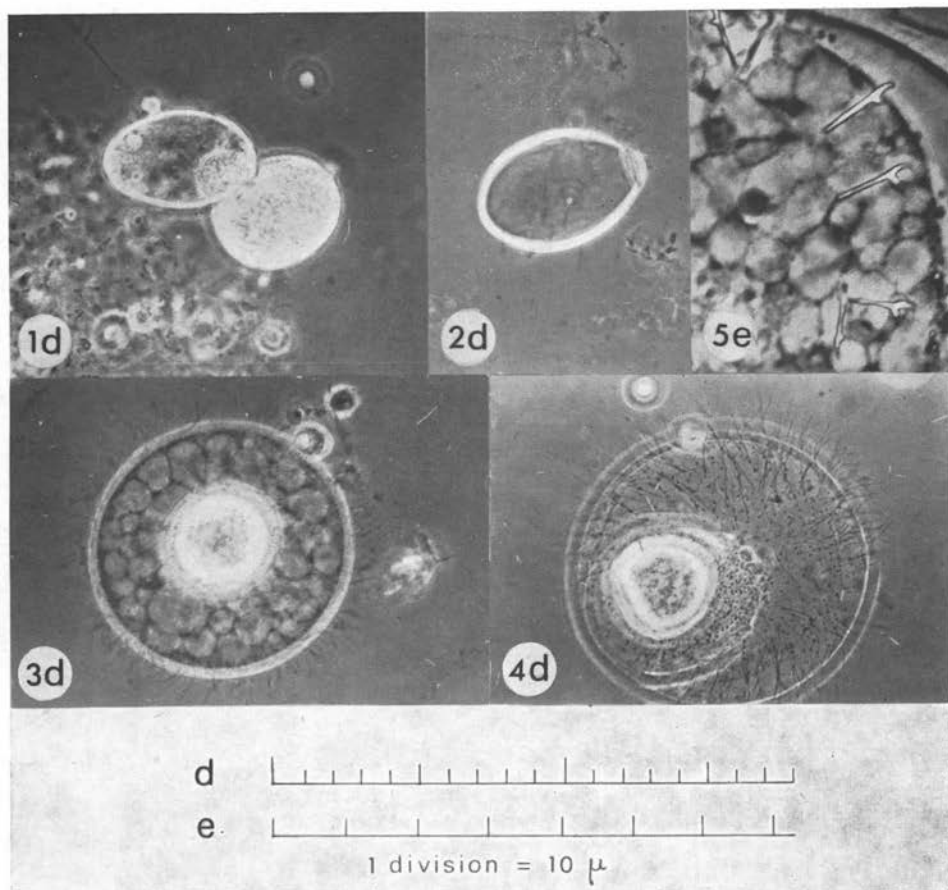


PLANCHE I

1. — Œuf en cours d'éclosion. 2. — Coque vide avec clapet, 3. — Onchosphère 2 heures après l'éclosion, 4. — Onchosphère 24 heures après l'éclosion, 5. — Crochets de l'onchosphère
 Les lettres qui suivent le n° de la photo, renvoient aux échelles correspondantes.

Des coupes histologiques d'intestin de jeunes anguilles infectées depuis trois jours ont été faites, afin de pouvoir préciser la localisation des larves après ce délai.

Les résultats :

Voici le détail de nos observations, dont certaines, concernant la description de l'œuf, du coracidium et de la larve qui se forme dans la cavité générale du premier hôte, ont été antérieurement données dans la publication précitée.

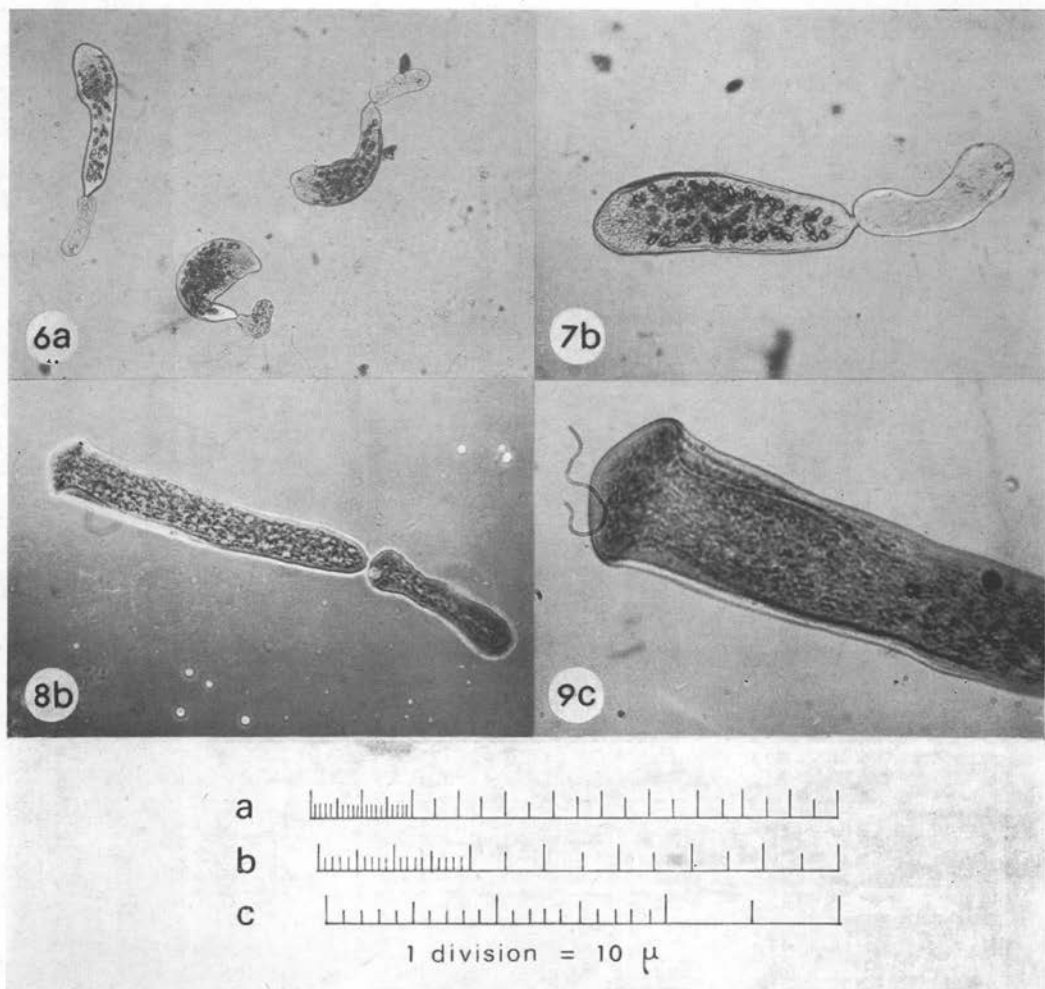


PLANCHE II

6. — Procercoïdes libérés par écrasement de *Macrocyclus albidus*, 12 jours après l'infestation.
 7. — *Idem.* (grossissement supérieur). 8. — *Idem.*, 9. — *Idem.* (grossissement supérieur).
 Ebauches de bothridies

(Photos 6 et 7 : préparation à frais, éclairage normal. — Photos 8 et 9 : après coloration au carmin chlorhydrique et montage au baume,

n° 8 : contraste de phase, n° 9 : éclairage normal)

Les lettres qui suivent le n° de la photo, renvoient aux échelles correspondantes.

1) Les coracidium sortent des œufs par l'opercule après de cinq à six jours de séjour dans l'eau et nagent grâce aux cils de leur embryophore. La position de l'oncosphère est d'abord centrale. Le diamètre du coracidium augmente avec le temps de nage, en raison du gonfle-

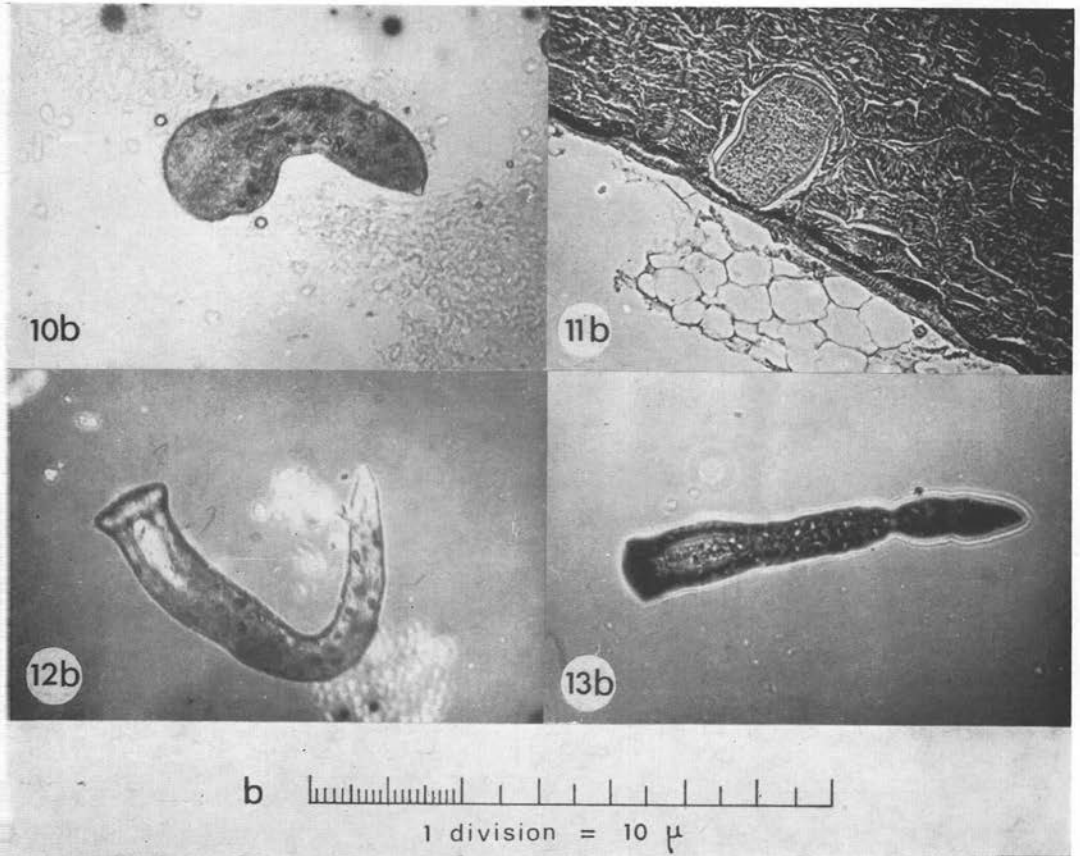


PLANCHE III

10. — Larve dans l'intestin d'*Anguilla anguilla* 3 jours après l'infestation avec des copépodes infectés. (Préparation à frais, éclairage normal). 11. — Coupe d'intestin d'*Anguilla anguilla* montrant, entre les villosités, une larve 3 jours après l'infestation. (Coupe après fixation au Bouin acétique et coloration à l'hémalun-éosine. Contraste de phase. 12. — Larve dans l'intestin une semaine après l'infestation. (Préparation à frais, éclairage normal). 13. Larve dans l'intestin après l'infestation, montrant des bothridies nettement marquées et un début de strobilisation.

(Préparation colorée au lacto-carmin et montée au baume, contraste de phase)

Les lettres accompagnant les numéros de photos renvoient aux échelles correspondantes.

ment de l'embryophore. Les cils, bien visibles en contraste de phase, sont tous sensiblement de même longueur. L'oncosphère prend ensuite une position excentrique avant que le coracidium ne tombe au fond de l'eau.

2) Douze jours après la mise en présence des coracidium, les *Macrocyclus albidus* sont parasités à 100 %. Beaucoup présentent des infestations massives (de 5 à 25 procercoïdes dans chacun, ce qui confirme que ce Copépode constitue un authentique hôte intermédiaire de *Bothriocephalus claviceps*). Après ce délai, les procercoïdes sont à maturité suffisante pour permettre l'infestation de l'hôte définitif. Leur taille est augmentée et certains possèdent déjà une morphologie de la partie antérieure annonçant les futures bothridies.

3) Trois jours après la mise en présence des Copépodes infestés, nous avons retrouvé dans l'intestin des jeunes anguilles de 10 à 15 larves ayant perdu leur cercomère, mais ayant subi une augmentation de taille et ayant commencé à développer leurs bothridies.

4) Une semaine plus tard, on peut observer la poursuite de la croissance et un début de strobilisation, mais ce début de développement n'est visible que chez de une à trois des larves ingérées, l'évolution des autres semblant arrêtée.

5) L'examen, deux semaines après le contact, ne montre pas de différences sensibles avec l'examen précédent, sauf une strobilisation plus poussée.

6) Après un mois, quatre jeunes anguilles ont révélé chacune la présence dans leur intestin de seulement deux Cestodes segmentés, mais sans œufs encore dans l'utérus.

7) Après deux mois, six jeunes anguilles ont montré chacune également la présence de deux Cestodes, mais à maturité, c'est-à-dire avec des œufs.

8) Dans des aquariums abondamment pourvus de plantes aquatiques, où avaient été placés des jeunes anguilles saines et des *Macrocyclus* lourdement infectés, nous avons retrouvé, deux mois plus tard, de nombreux Copépodes de seconde génération, dont plusieurs étaient infestés, mais plus légèrement (chacun contenant un ou deux procercoïdes). Le cycle s'était donc fermé dans des conditions, sinon totalement naturelles, du moins spontanées.

9) Des coupes histologiques d'intestin d'une anguille examinée trois jours après l'infestation par les Copépodes ont révélé la présence de formes jeunes de Cestodes entre les villosités, mais dans la lumière. Une localisation primaire dans l'épaisseur même de la muqueuse aurait eu en effet une importance considérable pour l'interprétation du cycle.

Conclusions et Discussion des résultats

Notre expérimentation nous permet donc de conclure qu'il n'y a pas de deuxième hôte intermédiaire obligatoire dans le cycle évolutif de *Bothriocephalus claviceps*. Les larves qui se développent dans la cavité générale de *Macrocyclus albidus* sont capables d'infester directement l'anguille et de donner dans son intestin la forme adulte du Cestode.

Parmi les publications antérieures concernant le cycle évolutif des Cestodes du genre *Bothriocephalus*, seule celle de Thomas (1937) fait état de résultats expérimentaux comparables aux nôtres, pour *Bothriocephalus rarus*. Comme il a été dit plus haut, Thomas en effet a prouvé expérimentalement, en réalisant le cycle dans son entier, que la larve qui se développe dans le premier hôte est capable d'infester directement l'hôte définitif, sans passer par un deuxième hôte intermédiaire obligatoire.

Essex (1928) avait antérieurement émis la même idée à propos du développement de *Bothriocephalus cuspidatus*. Spéculant sur le développement ultérieur de jeunes larves qu'il avait obtenues dans la cavité générale de certaines espèces d'Entomostracés,

s'appuyant sur l'analogie morphologique existant entre ces larves d'une part et des formes très juvéniles de Cestodes rencontrées chez certains poissons naturellement infectés d'autre part, l'auteur avait pensé qu'il n'existait pas de deuxième hôte intermédiaire et que les procercoïdes dans les crustacés étaient capables d'infecter directement l'hôte définitif. Il n'avait malheureusement pas confirmé cette hypothèse par l'expérimentation.

Markowski (1935) a différemment interprété le résultat de ses observations sur *Bothriocephalus scorpii*, affirmant que le cycle évolutif de ce Cestode comporte deux hôtes intermédiaires. A notre avis, les observations de Markowski, fragmentaires, sont insuffisantes pour permettre une telle affirmation. En effet, elles concernent d'abord un essai d'infestation d'*Eurytemora hirundo* Giesbrecht (Entomostracés), avec des coraciidum. Mais la larve obtenue, décrite et dessinée par cet auteur comme étant une larve procercoïde, nous semble être en réalité une forme beaucoup moins avancée, puisque le cercomère n'y est pas encore individualisé. L'observation s'arrêtant à ce stade, il est difficile de préjuger du développement ultérieur. La même publication fait état d'une autre expérimentation : l'auteur a obtenu des formes adultes de *Bothriocephalus scorpii* dans l'intestin de *Pleuronectes flesus* en faisant ingérer à ces poissons des *Gobius minutus* renfermant, par infestation naturelle, dans leur propre tube digestif, des formes jeunes de Cestode. Markowski en a déduit que ces formes de l'intestin de *Gobius minutus* étaient les plérocercoides de *Bothriocephalus scorpii* et que ces petits poissons constituaient le deuxième hôte intermédiaire. Si l'on admettait ce point de vue, cela signifierait que les plérocercoides de cette espèce évoluent dans la lumière de l'intestin et non plus dans la cavité générale, comme cela s'observe dans le cycle des *Diphyllobothrium* et des *Ligula*, par exemple.

A la lumière de nos connaissances actuelles, ces conclusions et cette interprétation nous semblent mal fondées.

En effet, nous pensons que cette expérimentation, puisque le cycle n'a pas été réalisé de bout en bout, ne démontre pas le rôle réel de *Gobius minutus* dans ce cycle. Nous estimons que la découverte d'un plérocercocœde chez un animal quelconque ne signifie pas forcément que celui-ci est un hôte intermédiaire obligatoire. Il peut être simplement un hôte d'attente, non nécessaire, et il est vraisemblable que *Gobius minutus* joue ce rôle dans le cycle de *Bothriocephalus scorpii*.

Nous-même d'ailleurs avons antérieurement réussi l'infestation de petits poissons cyprinidés avec des larves procercoïdes de *Bothriocephalus claviceps*. Ces poissons, qui ont conservé ces larves pendant un certain temps dans leur intestin, constituent ici aussi des hôtes d'attente facultatifs.

En résumé, il paraît vraisemblable que toutes les espèces du genre *Bothriocephalus* citées ici ont un cycle évolutif comparable, sans qu'il y ait un deuxième hôte intermédiaire, et, correspondant à cet hôte, un stade de développement classiquement appelé plérocercocœde. Il faut cependant admettre l'existence possible d'hôtes d'attente, ou de vecteurs mécaniques très temporaires, indispensables seulement dans certaines conditions biologiques particulières, lorsqu'il n'y a pas de contacts directs possibles entre le Copépode parasité et l'hôte définitif, en raison par exemple d'une différence de taille trop grande entre eux, d'un type de nourriture du second dans lequel n'entre pas le premier,

d'un décalage dans le temps des présences dans le même biotope. A notre avis, d'ailleurs, l'existence d'un hôte d'attente est une complication secondaire du cycle évolutif. Nous pensons qu'il ne faut pas interpréter le cycle évolutif des *Bothriocephalidae* comme un cycle abrégé par rapport à celui plus complexe d'autres *Pseudophyllidea*, et cela d'autant plus que tous les Cestodes connus du genre *Bothriocephalus* ont leur hôte définitif parmi des Vertébrés à sang froid, Vertébrés qui constituent, pour les *Diphyllobothrium* par exemple, le second hôte intermédiaire. Ceci avait d'ailleurs déjà été entrevu par Thomas.

A côté des résultats concernant le nombre d'hôtes intervenant dans le cycle de *Bothriocephalus claviceps*, nos observations attirent de nouveau également l'attention sur les phénomènes de régulation limitant le nombre des parasites adultes chez l'hôte définitif. Il semble en effet, comme nous l'avons dit plus haut, que, dans l'intestin de l'anguille, ne se développent habituellement que deux Cestodes adultes. Nous avons d'ailleurs déjà signalé des phénomènes analogues de limitation du nombre dans l'intestin de canards parasités par des Cestodes du genre *Diploposthe Jacobi* (Jarecka, 1960).

Bibliographie

- DUJARDIN (F.), 1845. — *Histoire naturelle des Helminthes ou vers intestinaux*, Paris, de Roret, éditeur.
- ESSEX (E. H.), 1928. — On the life-history of *Bothriocephalus cuspidatus* Cooper, 1917, a tapeworm of the wall eyed pike. *Trans. Amer. Microsc. Soc.*, 47, 248.
- JARECKA (L.), 1959. — On the life-cycle of *Bothriocephalus claviceps* (Goeze, 1782). *Acta Parasit. Polon.*, 7, 527.
- JARECKA (L.), 1960. — Separation of Sexes and quantitative regulation in Cestodes of the genus *Diploposthe Jacobi*, 1896. *Bull. de l'Acad. Polon. des Sci.*, Cl. II, 8, 155.
- JOYEUX (C.) et BAER (J.-G.), 1936. — *Cestodes. Faune de France*, 30, Paris, Lechevalier, éditeur.
- LINSTOW (O. VON), 1878. — *Compendium der Helminthologie*, Hannover, Hahn, éditeur.
- MARKOWSKI (S.), 1935. — Ueber den Entwicklung - szyklus von *Bothriocephalus scorpii* (Müller, 1776). *Bull. Internat. Acad. Polon. Sc. et Lett.*, Série B : Sc. Nat. (II), 1.
- THOMAS (L. J.), 1937. — Environmental relations and life history of the Tapeworm *Bothriocephalus rarus* Thomas. *Jour. of Parasit.*, 23, 133.
- YAMAGUTI (S.), 1959. — *Systema helminthum*. Vol. II. *The Cestodes of vertebrates*, New-York, London, Interscience, éditeurs.

[Laboratoire de Parasitologie et Zoologie appliquée (Prof. : J.-M. DOBY)
de la Faculté de Médecine et de Pharmacie de Rennes]