

Les cycles biologiques de *Gymnophallus nereicola*  
J. Rebecq et G. Prévot, 1962 et *G. fossarum* P. Bartoli, 1965,  
espèces jumelles parasites d'Oiseaux de rivages marins  
(Trematoda, Digenea, Gymnophallidae)

par Pierre BARTOLI

Laboratoire de Zoologie Marine, Université de Provence,  
Saint-Jérôme, F. 13013 Marseille

Résumé

Le cycle biologique de *Gymnophallus nereicola* J. Rebecq et G. Prévot, 1962, est décrit. Les sporocystes parasitent *Abra ovata* (Philippi); les cercaires, du type furcocerque, pénètrent dans les parapodes de *Nereis diversicolor* O.F. Müller, hôte exclusif unique. Des infestations expérimentales de ces Néréidiens indemnes nous ont permis de suivre la croissance de la métacercarie et de déterminer l'âge à partir duquel elles devenaient infestantes. Les adultes correspondants ont été obtenus par la voie expérimentale chez *Larus argentatus michaellis* Nauman, mais ont été aussi découverts chez de nombreux hôtes naturels, parmi lesquels *Haematopus ostralegus* semble occuper une place prépondérante.

Le cycle vital d'un autre Gymnophallide, *G. fossarum mihl*, est élucidé. Le premier hôte intermédiaire est *Scrobicularia plana* Da Costa; les furcocercaires, issues de sporocystes, pénètrent et évoluent chez divers Lamellibranches, parmi lesquels *Tapes decussatus* L., *Tapes aureus* Gmelin et *Cardium glaucum* Bruguière jouent le rôle le plus important. La croissance métacercarienne a été suivie grâce à la contamination de Pélécytopodes sains; une période de maturation indispensable est mise en évidence. Les adultes, de nature expérimentale, ont été recueillis dans l'intestin de *Larus argentatus*; l'hôte naturel est encore inconnu. Une

grande similitude morphologique et anatomique est soulignée entre cette espèce camarguaise et l'espèce britannique *Meiogymnophallus minutus* (T. S. Cobbold, 1859).

*Gymnophallus nereicola* et *G. fossarum* sont très semblables sur les plans morphologique et anatomique. Cette similitude se manifeste à tous les stades ; elle atteint un maximum d'ampleur au niveau de l'adulte. Seule la connaissance de leur cycle vital respectif pouvait conduire à la distinction de ces deux espèces jumelles.

### Abstract

The life-history of *Gymnophallus nereicola* is described. Sporocysts occur in *Abra ovata*, a Bivalve mollusk. The furcocercous cercariae enter the parapodia of *Nereis diversicolor* ; this polychetous annelid is shown to be the only intermediate host. Artificial infections of unparasited *N. diversicolor* have been done and the increasing of metacercariae has been followed. The mature stage occurs in *Larus argentatus* (experimental host) and in several shore-birds, mainly the oystercatcher *Haematopus ostralegus*.

The life-cycle of an other gymnophallid, *G. fossarum*, is worked out. *Scrobicularia plana* is the first intermediate host. The furcocercous larvae are produced in sporocysts. After their emergence, the cercariae are sucked in *Tapes decussatus*, *T. aureus*, *Cardium glaucum* and several other marine Lamellibranchs. Experimental infection of uninfected intermediate hosts have been realized ; a ripening is pointed out. Experimental metacercariae were fed to *Larus argentatus* ; the related sexually mature worms were recovered in their intestine. The natural definitive host is still unknown.

*G. fossarum* is near from the british species *Meiogymnophallus minutus* ; however, they differ in various respects. *G. fossarum* is also very similar to *G. nereicola* ; the morphological and anatomical features are the same but the life-cycles are different.

Au sein de la famille des *Gymnophallidae* Morozov, 1955, « the situation is chaotic and one of utter confusion » ; ainsi s'exprimaient en 1958 H. W. Stunkard et J. R. Uzzmann. Depuis, les choses se sont peu clarifiées. Parmi les raisons qui sont à l'origine de cette situation, il faut invoquer la remarquable homogénéité de la famille, la petite taille des individus en général et la difficulté d'observation des divers organes de l'adulte cachés par les œufs ; en outre, les descriptions sont trop hâtives, voire erronées et ne reposent souvent que sur un nombre trop restreint d'échantillons. Enfin,

on n'a que rarement montré les relations existant entre la cercaire et la métacercarie correspondante ou encore, entre telle métacercarie et son stade ultérieur, l'adulte.

Au cours de ces dernières années, j'ai réussi à identifier tous les stades intervenant dans les cycles biologiques de deux espèces, jusqu'à ce jour signalées seulement en Camargue (France méridionale): *Gymnophallus nereicola* J. Rebecq et G. Prévot, 1962 et *G. fossarum* P. Bartoli, 1965. En fait, cette contribution à l'étude de la famille des *Gymnophallidae* met en évidence un fait extrêmement important, à savoir que des distomes adultes peuvent être très ressemblants et appartenir toutefois à des espèces nettement distinctes. Les cycles biologiques pris dans leur ensemble fournissent une base systématique sûre et représentent des éléments de comparaison valables. Je pense qu'il faut accorder un crédit très relatif aux tentatives faites pour comparer des espèces sur l'unique support de la morphologie et de l'anatomie de l'adulte. Malheureusement, on doit regretter de ne connaître qu'un si petit nombre de cycles biologiques relativement à la quantité de *Gymnophallides* répertoriés. Nos contributions au sein de cette famille ne seront réellement positives que dans la mesure où les cycles biologiques seront élucidés, ne serait-ce que partiellement.

### I. - *Gymnophallus nereicola* et *G. fossarum*, espèces jumelles

#### **Processus expérimentaux mettant en évidence l'existence de deux espèces jumelles.**

Le matériel expérimental de base a été le Goéland argenté, *Larus argentatus michaellis* Nauman, que l'on peut se procurer sur les lieux de décharge des ordures ménagères de la ville de Marseille. On remarquera que ces Oiseaux, habitués à une telle nourriture, ont très souvent un intestin exempt de Trématodes.

Les premières expériences auxquelles je me suis livré, ont été les contaminations artificielles de Goélands avec des métacercaires de *G. fossarum* parasitant des *Tapes decussatus* L. J'ai alors obtenu les distomes adultes qui ont fait l'objet de mon précédent travail (1965). Ces expériences, renouvelées de nombreuses fois, ont été aussi réalisées avec succès à l'aide des métacercaires hébergées par des *T. aureus* Gmelin et des *Cardium glaucum* Bruguière. Dans les trois cas, les adultes récoltés sont semblables entre eux.

En comparant ces adultes avec ceux de *G. nereicola* à l'aide de la diagnose donnée par leurs auteurs, de grandes différences me les faisaient éloigner catégoriquement les uns des autres. Mais plus tard, une étude attentive des préparations, aimablement communiquées par G. Prévot, m'amenaient à conclure que ces deux espèces étaient extrêmement semblables, sinon identiques.

A mon tour, je tentais le développement expérimental chez le Goéland argenté, des métacercaires parasitant *Nereis diversicolor* O. F. Müller. Les adultes ainsi obtenus

s'avèrent quasiment identiques à ceux recueillis après ingestion de *Tapes decussatus*, *T. aureus*, *C. glaucum*.

Je pensais alors que les métacercaires de *T. decussatus*, *T. aureus*, *C. glaucum* et celles de *N. diversicolor* appartenaient à la même espèce.

Entre temps, la découverte d'une cercaire, dans *Scrobicularia plana* Da Costa me permit de tenter diverses contaminations. En opérant avec des hôtes intermédiaires parfaitement indemnes d'infestation par des Gymnophallides, je me suis alors rendu compte que les cercaires issues de *S. plana* évoluaient en métacercaires seulement chez *T. decussatus*, *T. aureus* et *C. glaucum*, jamais chez *N. diversicolor*.

En recherchant dans le biotope lagunaire, j'ai pu trouver une autre cercaire de Gymnophallide, dans *Abra ovata* (Philippi). Les mêmes processus expérimentaux me permirent de constater que cette cercaire évoluait en métacercaire seulement chez *Nereis diversicolor*, jamais chez *T. decussatus*, *T. aureus* et *C. glaucum*.

Ainsi était mis en évidence le fait que les métacercaires des Lamellibranches et celles de l'Annélide appartenaient à des espèces différentes.

Avec les métacercaires obtenues par la voie expérimentale chez des hôtes intermédiaires sains, à partir de cercaires bien identifiées, j'ai pu récolter dans les deux cas, les adultes expérimentaux correspondants, chez le Goéland argenté. Ces opérations ont été reproduites à diverses reprises.

Ces deux espèces d'adultes expérimentaux, pour lesquels la filiation depuis le stade cercarien est sûre, s'avèrent extrêmement semblables ; cependant leurs cycles biologiques sont différents.

## II. - Le cycle biologique de *Gymnballus nereicola*

### LE SPOROCTYSTE.

*Hôte* : *Abra ovata* (Philippi).

*Description* : Ce sont des formations cylindriques, assez allongées, transparentes. A l'une des extrémités on observe un pore de naissance. Leur taille est variable, jusqu'à 1 000  $\mu$  (\*). Ils occupent la majeure partie de la glande digestive et de la gonade de leur hôte.

### LA CERCAIRE.

Dans la description qui suit, seules ont été considérées les larves émergeant spontanément de l'hôte. Les dimensions sont celles de 20 exemplaires montés en préparation.

C'est une furcocercaire classique (fig. 1).

(\*) Toutes les dimensions sont exprimées en  $\mu$  ; elles concernent des animaux modérément comprimés et montés entre lame et lamelle. Le premier chiffre indique les dimensions minimales, le second, celles maximales, celui entre parenthèses la taille moyenne.

LE CORPS. Le corps est ovale ; il atteint sa plus grande largeur au niveau de la ventouse ventrale. Il est revêtu d'épines cuticulaires de petite taille, disposées en quinconce ; leur densité va en décroissant à mesure que l'on se rapproche de l'extrémité postérieure. Les mensurations générales sont les suivantes :

- longueur : 125-140 (129),
- largeur : 56- 65 ( 60).

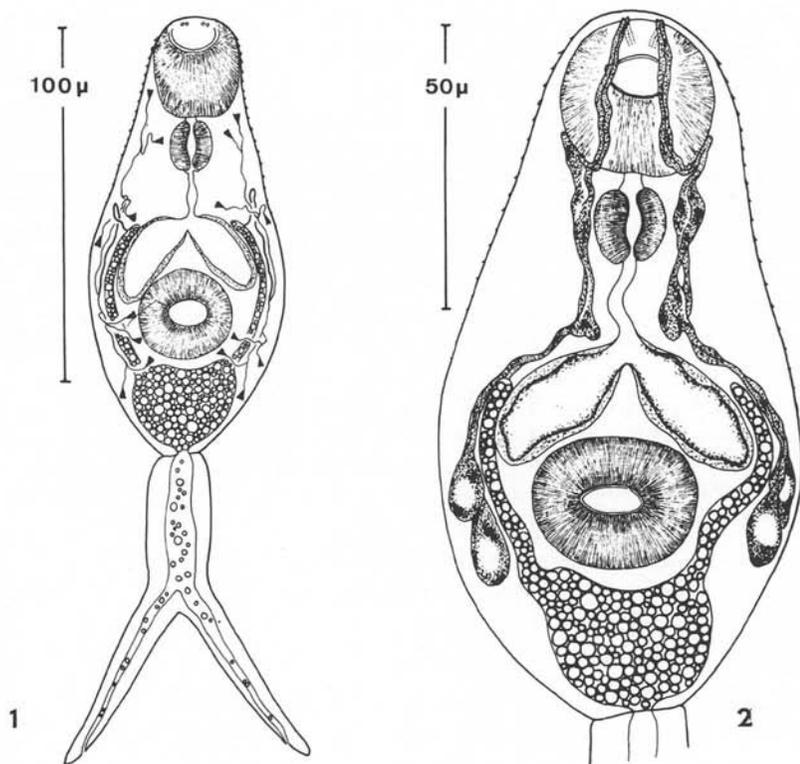


FIG. 1. — *Gymnophallus nericola* ; cercaire (vue ventrale)

FIG. 2. — *Gymnophallus nericola* ; cercaire. Glandes céphaliques (vue dorsale)

La ventouse orale est pratiquement terminale, toujours plus ou moins allongée : 27-31 (29)  $\times$  24-30 (27).

La ventouse ventrale est légèrement plus large que longue : 24-28 (25)  $\times$  26-30 (29) ; elle est située à peu près à la limite des tiers moyen et postérieur. Distance de l'extrémité antérieure à la ventouse ventrale : 71-83 (76). Distance de la ventouse ventrale à l'extrémité postérieure du corps : 25-34 (28). Rapport ventousaire : VO/VV = 1,03-1,28 (1,16). Le prépharynx est pratiquement absent, le pharynx globuleux : 12-14 (14)  $\times$  11-14

(12). Rapport de la longueur de la ventouse orale à celle du pharynx :  $VO/P = 1,92-2,58$  (2,17). La longueur de l'œsophage varie en fonction de l'état de contraction de la larve ; les caecums digestifs sont volumineux, divergents et leur extrémité atteint le milieu de la ventouse ventrale.

Les glandes céphaliques (fig. 2), au nombre de deux paires, occupent la région dorsale du corps ; elles sont extrêmement développées, très allongées et dépassent souvent plus ou moins largement l'arrière de l'acétabulum. De chaque côté, les deux canalicules cheminent parallèlement en suivant la bordure antérieure des caecums digestifs puis l'œsophage, passent sur la face dorsale de la ventouse orale et viennent s'aboucher dans la région antérieure de celle-ci, par l'intermédiaire de deux petits pores (\*).

L'appareil génital n'est pas ébauché.

Le système excréteur répond à une formule classique chez les Gymnophallides :  $2[(2+2) + (2+2)] = 16$ . De chaque côté, les trois cellules à flamme vibratile antérieures sont localisées en arrière de la ventouse orale, une quatrième près du point d'entrée du canal collecteur principal dans la vessie ; les quatre autres sont disposées dans la région postérolatérale de la ventouse ventrale. D'un côté comme de l'autre, le canal collecteur principal cilié pénètre presque à l'extrémité de la branche vésicale après avoir décrit une boucle. La vessie a la forme d'un lyre ; elle est remplie de granulations noirâtres de grosseur variable, le diamètre des plus volumineuses atteignant  $3 \mu$ . Le tronc impair est court et massif, les branches grêles ; celles-ci embrassent les caecums digestifs et ne présentent aucun diverticule.

LA QUEUE. Son insertion sur le corps de la cercaire est plutôt ventrale. Elle est parcourue par un tronc excréteur, prolongement de la vessie qui, après s'être divisé, parcourt chaque branche latérale pour s'aboucher près de l'extrémité vers la face interne. Des granulations sont visibles dans le canal excréteur. A la pointe de chaque fourchon, quatre poils sensoriels sont généralement bien visibles (\*\*).

*Dimensions* : branche impaire :  $34-56$  (45)  $\times$   $17-19$  (19),  
fourchons :  $50-62$  (57)  $\times$   $9-11$  (11).

#### DISCUSSION SYSTÉMATIQUE :

A ma connaissance, les Lamelibranches du genre *Abra* Lmck ont été signalés comme étant les hôtes intermédiaires de cinq cercaires de Gymnophallides :

— *Cercaria fissicauda* A. Villot, 1879 de *Abra* (= *Scrobicularia*) *tenuis* (Montagu) ; Manche.

— *Cercaria syndosmyae* P. Pelseneer, 1906 de *Abra* (= *Scrobicularia*) *alba* (Wood) ; Manche.

(\*) A un faible grossissement, l'extrémité tout à fait antérieure de ces canalicules, en avant de la ventouse orale, apparaît sous la forme de deux masses réfringentes. Je pense que c'est là l'interprétation qu'il faut faire des « deux petites dents » dont parle A. Villot (1879, page 37).

(\*\*) D'après Sinitzin (1911, fig. 45, planche III), de nombreuses soies garnissent les extrémités caudales de *Cercaria discursata*. Chez la cercaire de *Gymnophallus nereicola*, j'ai observé grâce au microscope à contraste de phase, une chose similaire sur toute l'étendue de la face externe des fourchons. Il ne s'agit pas de soies sensorielles ; les images ne sont pas constantes et je pense qu'elles doivent relever d'un artéfact car les diverses méthodes de coloration des cils ne m'ont donné aucun résultat positif.

- *Cercaria dichotoma* M. V. Lebour, 1908 (nec J. Müller in De La Valette Saint-Georges, 1855) de *Abra tenuis*; Mer du Nord.
- *Cercaria discursata* D. F. Sinitzin, 1911 de *Abra alba*; Mer Noire.
- *Cercaria* III N. A. Latycheva, 1939 de *Abra* (= *Syndosmya*) *ovata* (Philippi); Mer d'Azov.

Il est très vraisemblable que dans cette liste, plusieurs espèces devront être considérées comme synonymes.

Si l'on s'appuie sur la nature du premier hôte intermédiaire, *Abra ovata*, on est tenté de rapprocher la cercaire de *Gymnophallus nereicola*, de *Cercaria* III N. A. Latycheva. Malheureusement, je n'ai pas pu me procurer la diagnose originale de cette espèce et me réfère uniquement à ce qu'en dit E. A. Zelikman (1962): « Quant aux cercaires furcocerques de type III provenant des sporocystes de *Syndosmya ovata*, Latycheva les rapproche de *Cercaria discursata* Sinitzin. ». En tout cas, la ressemblance est frappante entre *Cercaria discursata* et la cercaire de *G. nereicola*.

#### LA MÉTACERCAIRE.

Hôte : *Nereis diversicolor* O. F. Müller.

*Nereis diversicolor*, hôte intermédiaire exclusif.

Dans l'immense majorité des cas, les métacercaires des *Gymnophallides* parasitent des Lamellibranches. Je pensais que *Nereis diversicolor* représentait un hôte intermédiaire accessoire pour les métacercaires de *G. nereicola*; c'est d'ailleurs le cas réalisé par *Parvatrema borealis* H. W. Stunkard et J. R. Uzman, 1958, dans le cycle duquel interviennent conjointement le Mollusque *Gemma gemma* et les Annélides *Nereis limbata* et *N. virens* (d'après H. W. Stunkard, 1962).

Dans la biocénose lagunaire, aux côtés de *Abra ovata*, les principaux Lamellibranches rencontrés sont *Cardium glaucum*, *Tapes decussatus* et *T. aureus*. Des exemplaires indemnes de ces Pélécytopodes, mis en présence des cercaires de *G. nereicola*, se montrent toujours réfractaires à la contamination; ils n'interviennent donc pas dans le cycle vital de ce *Gymnophallide*. L'examen attentif de tous les Bivalves présents, dans la nature, aux côtés de *Abra ovata*, révèle chez chacun d'eux, l'absence des métacercaires de *G. nereicola*.

Par contre, les cercaires pénètrent intensivement dans *Nereis diversicolor* qui s'avère être l'hôte intermédiaire exclusif de *G. nereicola*.

*Intensité du parasitisme* : Jusqu'à 100 % d'infestation. Le nombre de métacercaires, chez un même hôte, peut atteindre des valeurs extrêmement importantes (plusieurs centaines).

*Localisation dans l'hôte* : Les métacercaires non enkystées sont installées dans les parapodes, plaquées contre les acicules. \*

*Croissance de la métacercaire* : J'ai pu suivre le développement de la métacercaire en ayant recours aux infestations artificielles de *N. diversicolor* indemnes. Les principales étapes sont les suivantes :

— les métacercaires âgées de 15 jours ont une morphologie très semblable à celle du corps de la cercaire ;

— vers 30 jours environ, on assiste à la disparition progressive des deux paires de glandes céphaliques tandis que de nombreuses autres formations glandulaires unicellulaires tendent à recouvrir la face dorsale de la ventouse orale. La vessie s'accroît et commence à se remplir de granulations. Le système génital s'ébauche ;

— vers 45 jours, la vessie est importante et le système génital bien développé ; les cellules prostatiques s'édifient ;

— à 60 jours, l'appareil génital est complètement achevé, en particulier les cellules prostatiques sont bien développées et les vitellogènes formés.

*A quel âge les métacercaires deviennent-elles infestantes ?* Pour répondre à cette question, j'ai tenté leur développement expérimental chez le Goéland argenté, en opérant tous les 15 jours. Les métacercaires installées dans l'Annélide depuis 15 jours ou même depuis un mois sont incapables d'évoluer chez l'hôte définitif et meurent ; il en est de même pour celles âgées de 45 jours, seules quelques-unes pouvant se transformer en un distome ovigère. Par contre, dès l'âge de 60 jours, toutes sont capables de se développer en un adulte.

*Description de la métacercaire infestante* (fig. 3). Toutes les dimensions exprimées ici, résultent de l'examen de 40 exemplaires montés entre lame et lamelle.

Les épines cuticulaires, plus fortes que chez la cercaire, recouvrent la totalité du corps ; la région située immédiatement en arrière de la ventouse ventrale est très finement spinulée.

Longueur : 158-208 (181).

Largeur : 108-136 (123).

La ventouse orale, généralement terminale, est circulaire : 32-37 (34) × 32-40 (35).

La ventouse ventrale est toujours quelque peu aplatie transversalement ; ses dimensions n'ont que très légèrement augmenté : 24-31 (26) × 28-32 (30). La place de l'acétabulum dans le corps s'est modifiée :

— distance du bord antérieur du corps à la ventouse ventrale : 77-115 (94),

— distance de la ventouse ventrale au bord postérieur du corps : 52-71 (63).

Le rapport ventousaire VO/VV s'accuse : 1,20-1,45 (1,34).

Le prépharynx demeure absent ; la taille du pharynx augmente : 16-19 (17) × 14-16 (15). Le rapport de la longueur de la ventouse orale à celle du pharynx, VO/P, diminue légèrement : 1,84-2,18 (1,96). Les caecums digestifs atteignent difficilement la bordure antérieure de la ventouse ventrale et ne dépassent plus guère cette limite en arrière.

Les glandes céphaliques de la cercaire ont disparu ; on trouve à leur place au moins six paires de glandes recouvrant toute la surface dorsale de la ventouse orale, atteignant vers l'arrière le niveau postérieur du pharynx ; elles s'abouchent par autant de pores sur la lèvre antérieure de la ventouse orale (fig. 4).

L'appareil génital est bien développé, mais difficile à voir.

L'appareil génital mâle est constitué par deux testicules ovoïdes dont le grand axe est orienté parallèlement à la paroi du corps ; ils sont localisés au niveau de la ventouse ventrale.

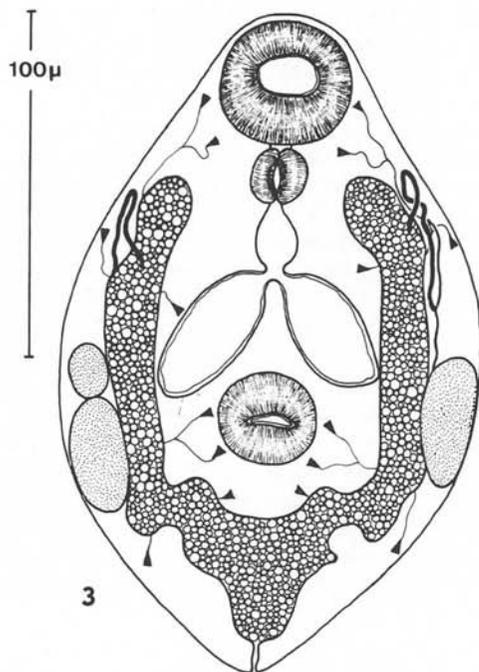


FIG. 3. — *Gymnophallus nereicola*; métacercaire âgée de deux mois, développée expérimentalement chez *Nereis diversicolor*.

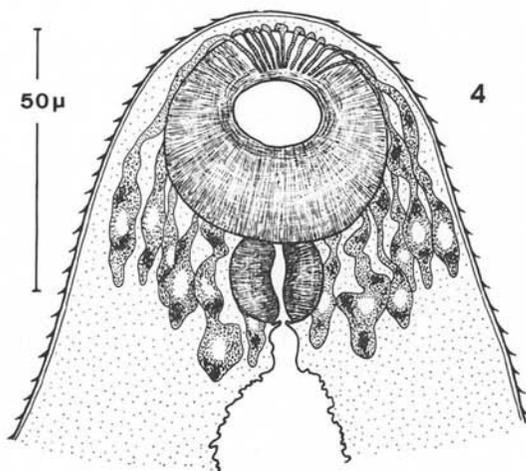


FIG. 4. — *Gymnophallus nereicola*; métacercaire âgée de un mois et demi, développée expérimentalement chez *Nereis diversicolor*. Glandes céphaliques (vue ventrale)

Dimensions : 40-50  $\times$  18-30. Les spermiductes ne sont que très rarement visibles ; ils conduisent dans une vésicule séminale bipartite à laquelle succède une chambre prostatique de grande taille. Les cellules prostatiques remplissent une partie importante de l'espace compris entre les caecums digestifs et la ventouse ventrale.

L'appareil génital femelle est composé d'un ovaire ovoïde ou plus ou moins sphérique ; dimensions : 22-40  $\times$  15-20. Il est alternativement placé à droite ou à gauche, généralement en avant du testicule, plus rarement entre celui-ci et la ventouse ventrale. L'oviducte, assez long, cilié dans sa région distale, se dirige vers la région post-acétabulaire ; il conduit vers un carrefour où débouchent successivement le réceptacle séminal et le vitelloducte. Ce dernier draine deux masses vitellines transparentes, aux contours réguliers, largement unies entre elles, disposées immédiatement en arrière de la ventouse ventrale. L'utérus remonte en direction antérieure en passant de l'autre côté de la ventouse ventrale, décrit une boucle dans l'espace intercaecal et vient ensuite déboucher dans l'atrium génital.

L'atrium génital, déjà bien visible, reçoit l'utérus et la *pars prostatica* ; on ne note aucune dépression au voisinage du pore génital, lequel est situé au contact immédiat de l'acétabulum.

L'appareil excréteur est composé toujours de 16 paires de cellules à flamme vibratile, disposées entre elles comme chez la cercaire. Par contre, la taille de la vessie s'est considérablement accrue. Sa forme rappelle celle d'une lyre ; son extrémité antérieure peut atteindre le niveau du pharynx ; des diverticules sont apparus sur les diverses branches. Elle est remplie de granulations noires dont le diamètre ne dépasse pas 3  $\mu$ .

#### L'ADULTE.

*Hôtes expérimentaux* : Canard domestique (par J. Rebecq et G. Prévot) ; Goéland argenté, *Larus argentatus michaellis*.

*Localisation dans l'hôte expérimental* : intestin.

*Description de l'adulte expérimental* (fig. 5-8).

Elle s'appuie sur l'examen d'un très grand nombre d'individus, vivants et fixés, à des degrés divers de maturation. Les dimensions sont celles de 50 individus montés en préparation.

Longueur : 167-233 (204).

Largeur : 102-149 (125) ; elle atteint sa plus grande valeur au niveau de la ventouse ventrale.

La ventouse orale est circulaire, pratiquement terminale : 32-40 (35)  $\times$  31-42 (37). Le rapport de la longueur du corps à celle de la ventouse orale est : 5,2-6,5 (5,8). La ventouse ventrale est circulaire : 25-31 (28)  $\times$  25-33 (30) ; elle est située approximativement à la limite des tiers moyen et postérieur. Distance de l'extrémité antérieure du corps à la ventouse ventrale : 93-146 (119) ; distance de la ventouse ventrale à l'extrémité postérieure du corps : 50-65 (58). Rapport ventousaire, VO/VV = 1,12-1,48 (1,24). Pharynx ovoïde : 14-17 (15)  $\times$  12-17 (15). Rapport de la longueur de la ventouse orale à celle du pharynx : VO/P = 2,05-2,50 (2,23).

Les testicules sont ovoïdes : 30-50 (40)  $\times$  20-30 (23), disposés près de la paroi du corps, au niveau de la région postérieure de la ventouse ventrale. La vésicule séminale est énorme :

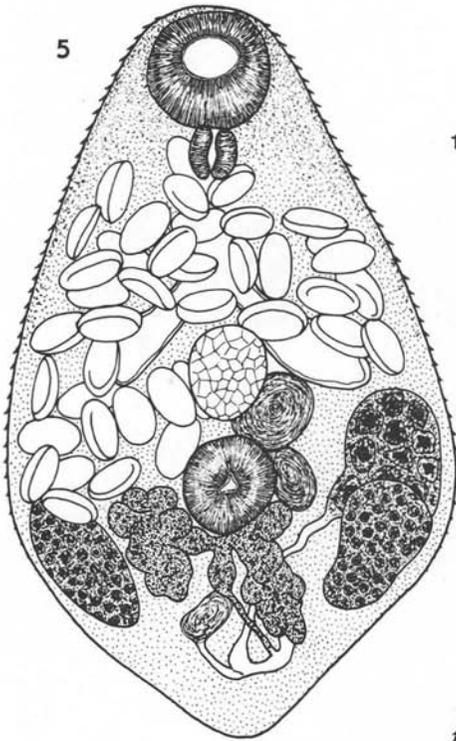
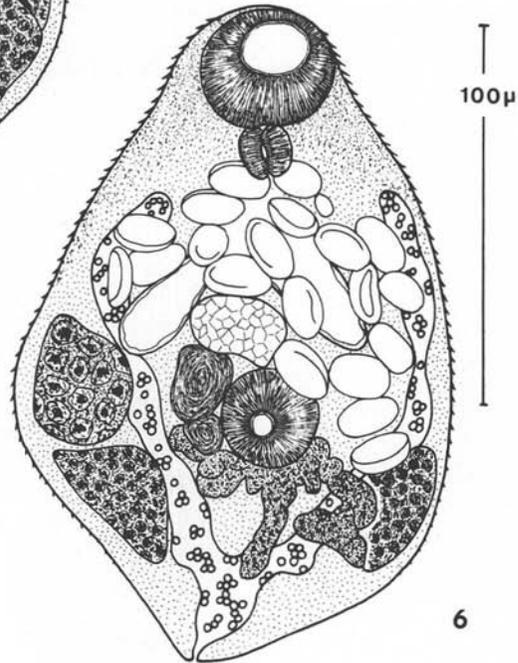


FIG. 5. — Vue ventrale

FIG. 6. vue dorsale; on remarquera  
la vessie excrétriceFIG. 5 et 6. — *Gymnophallus nereicola*; adultes expérimentaux recueillis dans l'intestin moyen de *Larus argentatus michaellis*, deux jours après la contamination. Les métacercaires infestantes sont d'origine expérimentale, âgées de deux mois, parasitant *Nereis diversicolor*

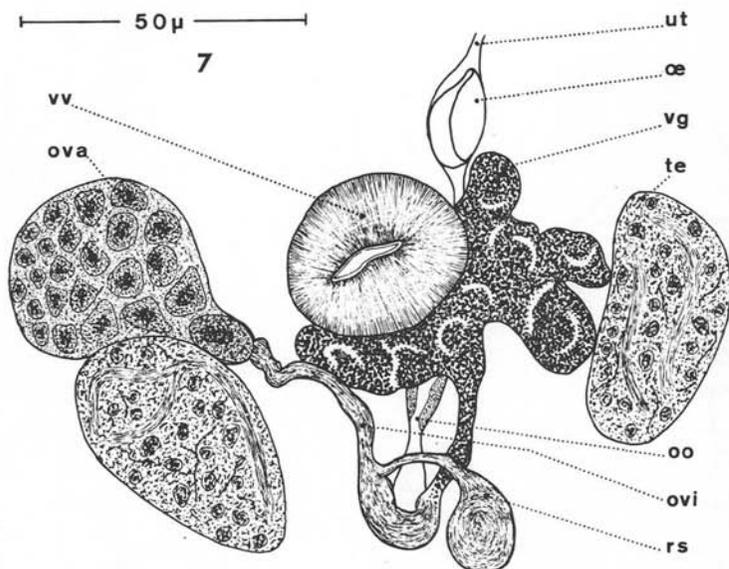


FIG. 7. — Région proximale de l'appareil génital femelle (vue ventrale)

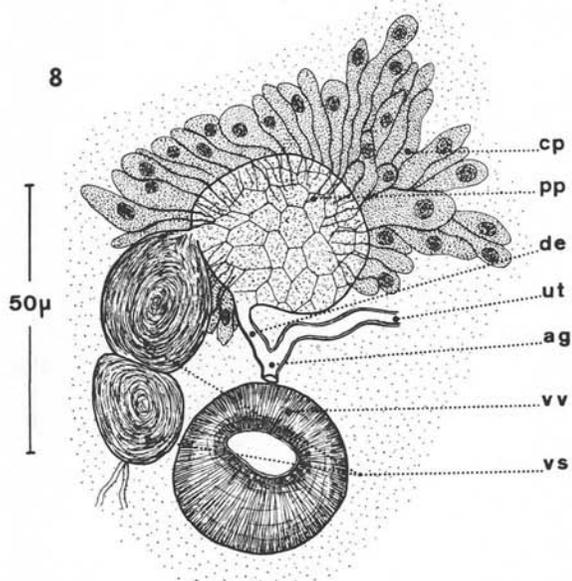


FIG. 8. — Région distale de l'appareil génital (vue dorsale)

FIG. 7 et 8. — *Gymnophallus nereicola*; adultes expérimentaux recueillis dans l'intestin moyen de *Larus argentatus michaellis* deux jours après la contamination. Les métacercaires infestantes sont d'origine expérimentale, âgées de deux mois, parasitant *Nereis diversicolor*  
 ag: atrium génital; cp: cellules prostatiques; de: canal éjaculateur; oe: œuf; oo: ootype; ova: ovaire; ovi: oviducte; pp: pars prostatica; rs: réceptacle séminal; te: testicule; ut: utérus; vg: vitellogène; vs: vésicule séminale; vv: ventouse ventrale

19-37 (25)  $\times$  12-25 (16); elle est située sur le côté ou en avant de l'acétabulum; sa division transversale apparaît très clairement. Elle conduit dans une *pars prostatica* généralement sphérique, parfois réniforme, disposée en avant de la ventouse ventrale; à sa périphérie, les cellules prostatiques ne sont bien visibles que sur les animaux vivants. Les dimensions de la chambre prostatique sont souvent, mais non toujours, inférieures au diamètre acétabulaire: 19-31 (26)  $\times$  12-25 (19).

L'ovaire est disposé au contact de la face antérieure de l'un des deux testicules, indifféremment à droite ou à gauche; il n'est jamais situé entièrement en avant de la ventouse ventrale; dimensions: 25-50 (33)  $\times$  20-40 (29). Le réceptacle séminal est toujours apparent. Les vitellogènes sont constitués par deux grosses masses discrètement lobulées, inégalement développées, plus ou moins largement séparées. Le vitellooducte impair est parfois très volumineux. Les œufs mesurent: 19-20 (20)  $\times$  10-12 (10); j'en ai compté jusqu'à 58 chez un individu. Ils remplissent tout l'espace pré-acétabulaire, recouvrant même la ventouse orale.

L'appareil excréteur est composé du même nombre de protonéphridies que chez les formes larvaires et leur emplacement demeure inchangé. La vessie est souvent pleine de granulations; ses branches latérales, plus ou moins visibles, embrassent les caecums digestifs et atteignent parfois l'extrémité postérieure du pharynx. Le tronc vésical impair est court.

#### *Les adultes naturels et leurs divers hôtes.*

Dans la nature, j'ai pu retrouver les vers adultes de *G. nereicola* chez plusieurs oiseaux appartenant, pour la plupart d'entre eux, à l'ordre des Charadriiformes.

##### 1. *Haematopus ostralegus* (Huitrier-pie).

Les quatre exemplaires disséqués sont tous contaminés; ils proviennent de la partie méridionale du golfe de Fos-sur-mer.

— Un jeune de quelques jours à peine, encore au nid (juin 1970), montre déjà, tout au long de son intestin, de nombreux exemplaires mûrs de *G. nereicola*.

— Deux autres oisillons, âgés chacun de quelques semaines (mai 1968; juin 1969), sont assez largement contaminés (fig. 9).

— Le dernier exemplaire, déjà en plumage d'adulte et prêt à s'envoler (juillet 1970) accuse une infestation très importante.

Chez ces quatre Oiseaux, les distomes sont vivants, ovigères pour la plupart d'entre eux, présents sur toute la longueur de l'intestin.

Les acicules et les mâchoires, très abondants dans le chyle intestinal, témoignent d'une importante consommation de Néréidiens. Dans le jabot, j'ai d'ailleurs pu identifier des *Nereis diversicolor* en assez grand nombre.

##### 2. *Charadrius alexandrinus* (Gravelot à collier interrompu).

Sur six exemplaires disséqués en août 1970 et provenant de la région méridionale du Golfe de Beauduc, deux seulement s'avèrent contaminés. L'examen du chyle intestinal révèle, dans ces deux cas seulement, la présence d'acicules et de mâchoires de Néréidiens, au demeurant fort rares.

Dans le premier exemplaire, un mâle adulte, je ne trouve qu'un seul individu de *G. nereicola*, ovigère.

Dans le second, le nombre des distomes est important, mais beaucoup sont encore immatures ; ils occupent la région postérieure de l'intestin.

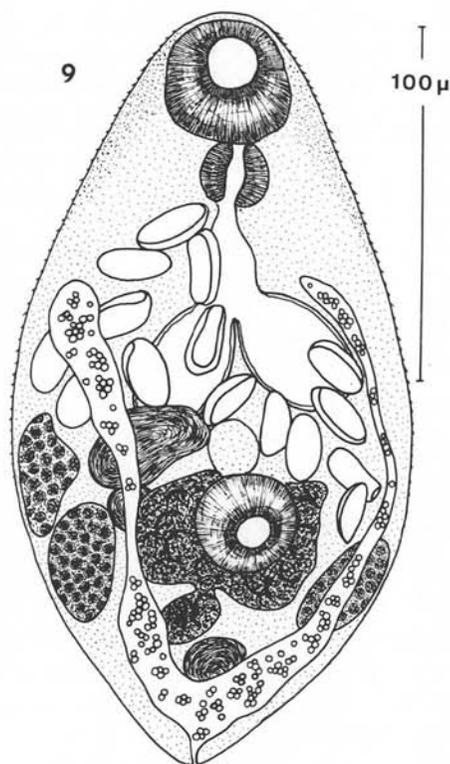


FIG. 9. — *Gymnophallus nereicola*; adulte naturel recueilli dans l'intestin moyen d'un jeune *Haematopus ostralegus* (juin 1969); remarquer la vessie excrétrice (vue ventrale)

### 3. *Charadrius hiaticula* (Grand Gravelot).

Les deux exemplaires examinés sont contaminés.

Le premier, un mâle adulte, provenant de Beauduc (septembre 1970), ne contient que quelques exemplaires encore immatures, localisés dans la moitié postérieure de l'intestin.

Le second, encore un mâle adulte, capturé à l'embouchure du Vieux-Rhône (Grau-de-la-dent ; octobre 1970) ne possède que de rares individus, mais parfaitement mûrs et bien vivants, cantonnés dans la région intestinale postérieure.

4. *Larus ridibundus* (Mouette rieuse).

Une femelle adulte, tuée sur les rives de l'Etang de Gloria, dans le fond du Golfe de Fos-sur-mer (janvier 1970) est parasitée par quelques individus encore immatures, mais parfaitement bien vivants localisés dans la région antérieure de l'intestin.

5. *Calidris minuta* (Bécasseau minute).

Un jeune exemplaire, tué à Beauduc (août 1970) contient seulement deux distomes immatures mais bien vivants, dans la région antérieure de l'intestin.

6. *Calidris alpina* (Bécasseau variable).

Un seul exemplaire, une femelle adulte, disséqué en octobre 1970 et provenant du Grau-de-la-dent, présente sur toute la longueur de son intestin des *G. nereicola* en nombre extrêmement important, à des degrés de maturation divers, mais morts pour la plupart d'entre eux.

7. *Pluvialis squatarola* (Pluvier argenté).

Un seul exemplaire, un mâle adulte, est tué à Beauduc (août 1970). L'examen du chyle intestinal met en évidence la présence d'un nombre extrêmement important d'acicules et de mâchoires de Néréidiens. *Gymnophallus nereicola* est présent tout au long de l'intestin, mais il s'agit presque exclusivement d'individus morts et immatures. Cependant, il y a de rares exemplaires mûrs et bien vivants.

Cette liste d'Oiseaux dans lesquels j'ai pu retrouver *G. nereicola* sous sa forme adulte, est vraisemblablement loin d'être complète. Il semble cependant que plusieurs d'entre eux ne doivent pas être regardés comme des hôtes intervenant dans le cycle biologique de ce Gymnophallide. Sans vouloir généraliser les résultats de ces investigations, je pense que ce pourrait être le cas de *Calidris alpina* et *Pluvialis squatarola* chez lesquels les distomes ovigères sont rarissimes et presque toujours morts.

*Comparaison des adultes naturels et expérimentaux.*

L'étude des préparations de *G. nereicola* révèle l'identité des vers adultes obtenus par J. Rebecq et G. Prévot chez le Canard domestique et ceux que j'ai recueillis dans le Goéland argenté.

La similitude est remarquable entre les adultes d'origine expérimentale développés chez *Larus argentatus* et ceux trouvés naturellement chez les divers hôtes énumérés ci-dessus. Au moins dans le cas de *G. nereicola*, la nature expérimentale de l'hôte définitif ne modifie en rien les caractères morphologiques et anatomiques. Je donne à titre indicatif quelques mensurations de vingt exemplaires « naturels », montés en préparation, recueillis dans l'intestin de *Haematopus ostralegus* :

Taille .....	188-240 (218) × 104-144 (119)
Ventouse orale .....	32- 40 ( 34) × 31- 40 ( 34)
Ventouse ventrale .....	27- 35 ( 30) × 25- 37 ( 29)
Pharynx .....	15- 18 ( 16) × 14- 18 ( 16)

Testicule .....	30- 40 ( 35) × 16- 28 ( 21)
Ovaire .....	30- 44 ( 35) × 16- 32 ( 23)
Œuf .....	18- 21 ( 20) × 10- 13 ( 11)
VO/VV .....	1,06-1,26 (1,15)
VO/P .....	1,90-2,50 (2,11)

## DISCUSSION.

Récemment, E. A. Bowers et B. L. James (1967), discutant la validité de *Gymnophallus nereicola*, l'identifient à *Meiogymnophallus minutus* (T. S. Cobbold, 1859). Cette mise en synonymie repose sur une base exclusivement morphologique. Sans doute, de nombreux caractères leur étaient inconnus, et je pense en particulier à la structure bipartite de la vésicule séminale qui éloigne irréfutablement ces deux espèces. Ces auteurs ont bien vu la différence relative à la nature de l'hôte intermédiaire (*Cardium edule* pour *Meiogymnophallus minutus*), mais ils croient que le Lamellibranche et l'Annélide interviennent l'un et l'autre dans le cycle. Une telle mise en synonymie impliquait donc nécessairement le fait que le cycle vital de *M. minutus* utilisait comme deuxième hôte intermédiaire, en Grande-Bretagne *Cardium edule*, en Provence *Nereis diversicolor*.

III. - Le cycle biologique de *Gymnophallus fossarum*

En 1965, j'ai décrit sous le nom de *Gymnophallus fossarum* une espèce dont j'avais pu obtenir expérimentalement la forme adulte, chez le Goéland argenté. Le matériel infestant était constitué par des métacercaires provenant de divers Lamellibranches marins dans lesquels elles abondent et où on peut les observer au niveau du manteau. Depuis cette date, j'ai découvert et identifié les éléments intervenant dans son cycle biologique ; il se déroule, comme d'ailleurs celui de *G. nereicola*, dans la biocénose lagunaire.

## LE SPOROCCYSTE.

*Hôte* : *Scrobicularia plana* (Da Costa).

*Description* (fig. 10) : Ce sont des organismes cylindriques, allongés, transparents, non contractiles. Les mensurations des sporocystes les plus volumineux sont : 540-800 (680) × 120-210 (150) ; on en rencontre de dimensions inférieures. Ils envahissent la totalité de la masse viscérale de leur hôte.

*Différenciation des cercaires* : dans le sporocyste, on observe divers stades dans l'organisation des cercaires, depuis la sphérule à l'intérieur de laquelle on ne distingue aucune structure, jusqu'à la forme évoluée, prête à s'échapper (fig. 11). Le système

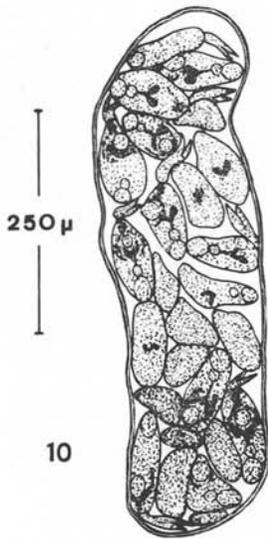


FIG. 10. — *Gymnophallus fossarum* ;  
sporocyste

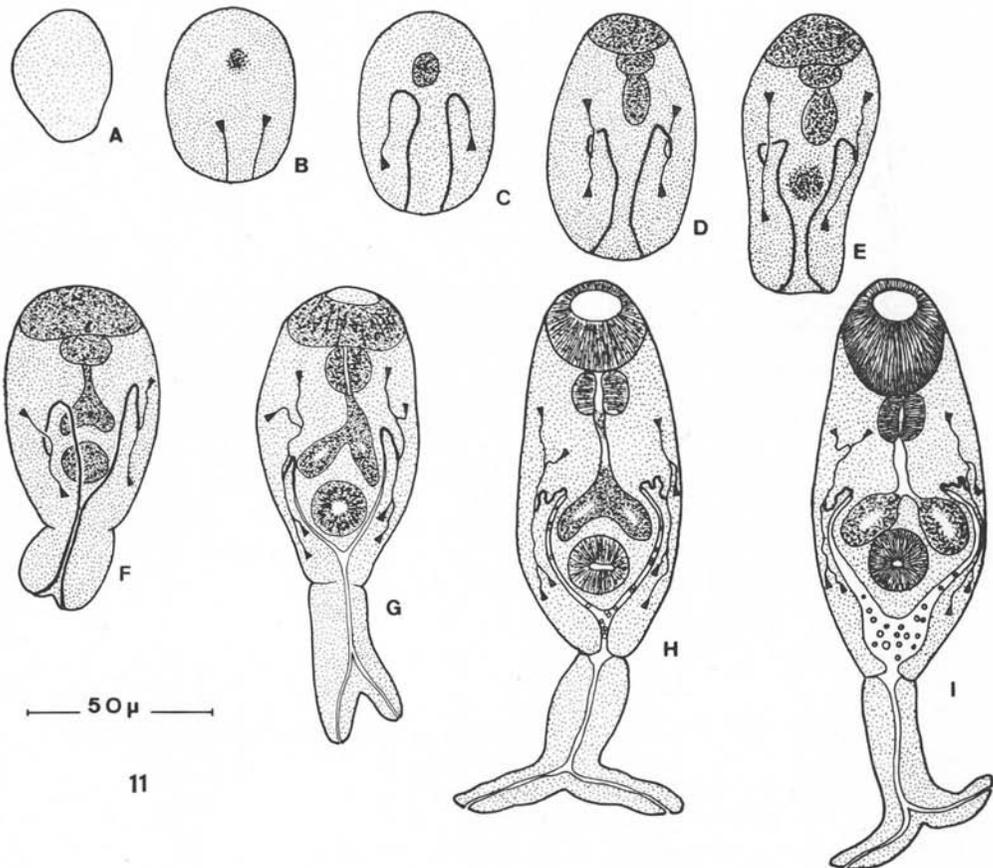


FIG. 11. — *Gymnophallus fossarum* ; les diverses étapes de la croissance cercarienne à l'intérieur du sporocyste

excréteur apparaît en premier lieu, avec deux protonéphridies ; le point d'abouchement de leur canalicule à l'extérieur, définit la future extrémité caudale. Ensuite s'ébauchent le tube digestif, la ventouse orale en particulier, puis la ventouse ventrale. La vessie excrétrice est édiflée à partir des canaux collecteurs qui, après s'être affrontés, fusionnent sur la plus grande partie de leur longueur. La queue s'individualise grâce à une constriction superficielle qui ira en s'accroissant. Les caecums digestifs se creusent et des granulations apparaissent bientôt dans la vessie.

#### LA CERCAIRE.

La description qui suit repose exclusivement sur des larves issues spontanément de leur hôte et les dimensions se rapportent à vingt exemplaires montés entre lame et lamelle.

Elle est du type furcocerque (fig. 12).

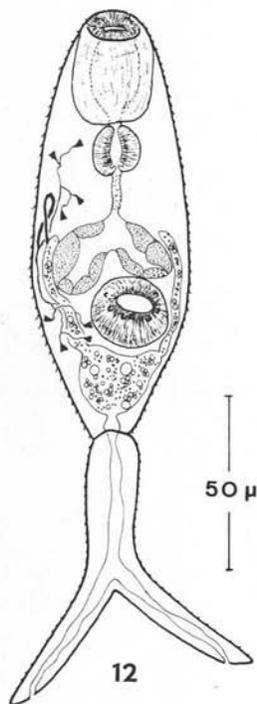


FIG. 12. — *Gymnophallus fossarum* ; cercaire (vue ventrale)

**LE CORPS.** Le corps est ovale et allongé, couvert de petites épines régulièrement disposées en quinconce.

*Dimensions* : individus vivants : 100-140 (125) × 46-60 (51),  
individus fixés : 108-130 (123) × 43-53 (49).

La ventouse orale est terminale, souvent allongée : 30-35 (32) × 21-28 (25).

La ventouse ventrale est légèrement aplatie : 19-23 (20)  $\times$  20-25 (22). Elle est située à la limite des tiers moyen et postérieur, ou au début de ce dernier.

Distance de l'extrémité antérieure du corps à la ventouse ventrale : 68-86 (75).

Distance de l'acétabulum à l'extrémité postérieure du corps : 22-31 (27).

Rapport ventousaire, VO/VV : 1,34-1,73 (1,54).

Le prépharynx est absent, le pharynx ovoïde : 12-14 (13)  $\times$  13-17 (15). Rapport de la longueur de la ventouse orale à celle du pharynx : VO/P = 2,35-2,69 (2,50).

La longueur de l'œsophage dépend du degré de contraction de la larve ; il conduit dans deux caecums digestifs divergents dont l'extrémité atteint la ventouse ventrale.

Les glandes céphaliques sont invariablement absentes.

L'appareil génital n'est pas ébauché.

Le système excréteur est composé de 16 protonéphridies disposées entre elles selon la formule :  $2[(2 + 2) + (2 + 2)] = 16$ . De chaque côté, les deux canaux collecteurs tombent dans un gros canal cilié qui décrit une boucle avant de se jeter à l'extrémité de la vessie. Celle-ci a la forme d'un V ; ses branches sont grêles et embrassent les caecums digestifs, tandis que le rachis est volumineux. La vessie contient des granulations dont le diamètre, assez variable, ne dépasse pas toutefois 5  $\mu$ .

LA QUEUE. La queue est revêtue de fines épines cuticulaires semblables à celles du corps. Elle est dépourvue de protonéphridies ; elle est parcourue par le canal excréteur qui, après s'être divisé, s'abouche un peu en avant de l'extrémité caudale.

*Dimensions* : branche impaire : 37-53 (46)  $\times$  14-17 (15),

fourchons : 28-40 (35)  $\times$  10-11 (10).

#### LA MÉTACERCAIRE.

##### *Les hôtes naturels.*

Dans la nature, les divers Lamellibranches parasités par les métacercaires de *G. fossarum* sont :

*Cardium glaucum* Bruguière ;

*Tapes decussatus* L. ;

*Tapes aureus* Gmelin ;

*Tapes rhomboïdes* (Pen.) ;

*Spisula subtruncata* (Da Costa) ;

*Solen marginatus* Pennant ;

*Ensis ensis* (L.) ;

*Cardium tuberculatum* L. ;

Parmi ces hôtes, *C. glaucum*, *Tapes decussatus* et *T. aureus* sont les plus fréquemment et les plus abondamment parasités.

##### *Recherche d'hôtes vecteurs éventuels.*

En dehors des Bivalves énumérés ci-dessus, aucun autre de ceux présents en plus ou moins grand nombre dans la lagune, ne s'avère être un hôte intermédiaire

pour *G. fossarum*. L'expérimentation l'a d'ailleurs vérifié : toutes les infestations artificielles ont toujours échoué.

Les contaminations expérimentales de *Nereis diversicolor* sont positives tout à fait au début, ce qui montre l'aptitude des larves à pénétrer dans l'Annélide et cela, malgré l'absence de glandes céphaliques. Cependant, une fois parvenues dans les parapodes, les larves n'évoluent pas et sont rapidement détruites ; on n'y verra bientôt plus que la trace des réactions tissulaires de l'hôte, sous la forme d'amas pigmentés. D'ailleurs, au contact des acicules parapodiques des *N. diversicolor* capturés dans les aires où abonde *Scrobicularia plana*, on constate souvent la présence de tels amas, témoignages de l'installation sans lendemain des métacercaires de *G. fossarum*. *Nereis diversicolor* n'est donc pas un hôte intermédiaire pour *G. fossarum*.

#### *Localisation dans les hôtes vecteurs.*

Souvent, les métacercaires occupent l'espace compris entre la coquille et le manteau, près de la ligne d'attache du pallium. Chez *Tapes decussatus*, les métacercaires sont enveloppées à l'intérieur de logettes épithéliales édifiées par le manteau ; on les observe souvent à la périphérie du muscle siphonal. Chez *C. glaucum*, les larves sont libres, disposées sous la charnière et le long des lobes palléaux.

#### *La croissance de la métacercaire (fig. 13-16).*

Les diverses étapes de la croissance ont pu être suivies en ayant recours à l'infestation expérimentale de Lamellibranches non contaminés. Un grand nombre de *Tapes decussatus*, *T. aureus* et *Cardium glaucum* ont été parasités puis examinés à intervalles réguliers.

Jusque vers un mois environ, la métacercaire ressemble au corps de la cercaire. Les granulations sont rares dans la vessie. Les branches vésicales, toujours disposées à la périphérie des caecums digestifs, s'accroissent en direction antérieure de telle sorte que leur canal collecteur cilié ne s'abouchera bientôt plus à leur extrémité ; des boursoflures apparaissent, principalement au niveau du tronc impair. Dans son ensemble, la métacercaire est extrêmement claire et transparente.

Vers deux mois, la taille des individus s'est accrue. La vessie se développe toujours, ses extrémités antérieures s'arrondissent, les expansions s'accusent. Le nombre des granulations excrétrices augmente très sensiblement, cela donnant à l'ensemble une couleur grisâtre. Quelques glandes céphaliques apparaissent ; les testicules et l'ovaire commencent à se différencier.

Vers trois à quatre mois, la vessie est largement développée, multilobulée, pleine de granulations déjà serrées. Les glandes céphaliques et leurs tubules excréteurs, parallèles entre eux, couvrent la région dorsale de la ventouse orale. L'appareil génital est maintenant bien différencié, en particulier sa région distale.

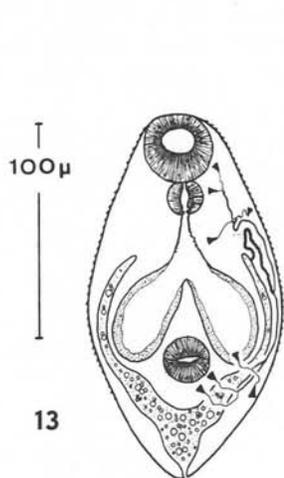


FIG. 13. — Métacercaire âgée de un mois (vue ventrale).

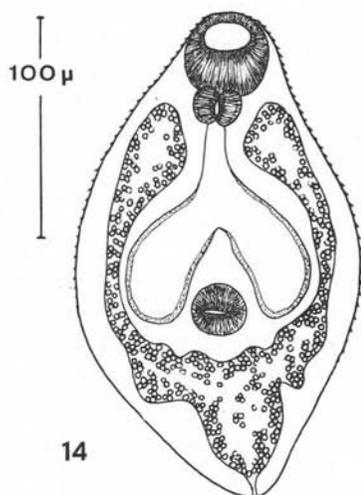


FIG. 14. — Métacercaire âgée de deux mois et demi (vue dorsale).

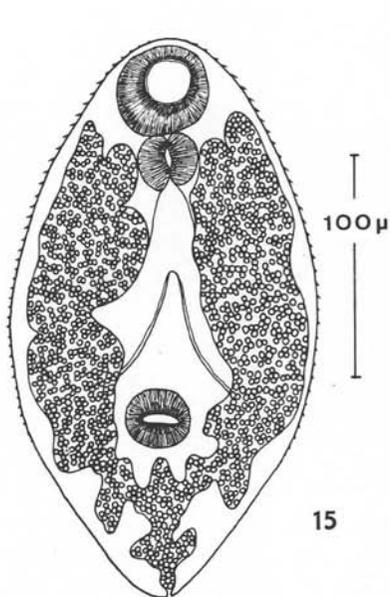


FIG. 15. — Métacercaire âgée de quatre mois et demi (vue ventrale)

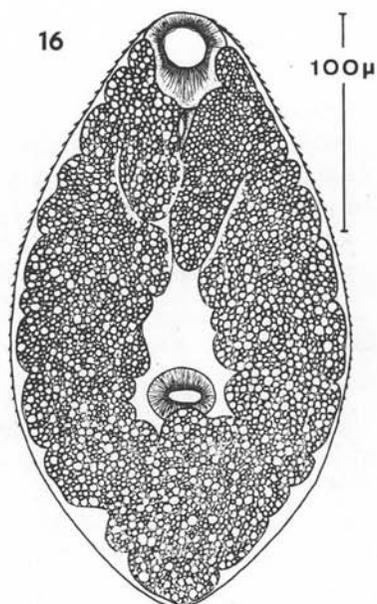


FIG. 16. — Métacercaire âgée de six mois (vue dorsale).

FIG. 13 à 16. — *Gymnophallus fossarum*. Métacercaires d'origine expérimentale développées chez *Tapes decussatus*

A partir de cinq à six mois, la taille de la métacercaire ne s'accroît plus. La vessie est énorme, extrêmement lobulée, occupant presque tout le volume du corps. La grande abondance des granulations excrétrices donne à l'animal une couleur noire.

Il est à remarquer que vers l'âge de six mois ou davantage même, les métacercaires ne sont pas toutes enveloppées par des replis du manteau; plusieurs restent encore libres dans l'espace *inter pallium et conchas* et dans ce cas aussi, la vessie est énorme.

*A quel âge la métacercaire devient-elle infestante ?*

En réalisant des infestations expérimentales avec des métacercaires d'âge connu, il s'avère que seules les larves installées dans le Lamellibranche depuis au moins quatre mois sont susceptibles d'évoluer en adulte chez le Goéland argenté

*Dimensions de la métacercaire infestante :*

Elles sont basées sur l'examen de 50 individus âgés de 4 mois, développés expérimentalement chez *C. glaucum*.

Longueur .....	186-248 (216)
Largeur .....	105-136 (117)
Ventouse orale .....	34- 43 ( 38) × 35-43 (39)
Ventouse ventrale .....	24- 31 ( 27) × 25-31 (27)
Pharynx .....	19- 22 ( 20) × 21-25 (23)

Distance de l'extrémité antérieure du corps à la ventouse ventrale : 112-149 (124).

Distance de la ventouse ventrale à l'extrémité postérieure du corps : 43-80 (64).

Rapport ventousaire VO/VV = 1,26-1,70 (1,48).

Rapport de la longueur de la ventouse orale à celle du pharynx : 1,72-2,26 (1,96).

Rapport de la longueur du corps à celle de la ventouse orale : 4,6-6,5 (5,3).

L'ADULTE.

*Hôte expérimental : Larus argentatus michaellis.*

*Localisation dans l'hôte : Intestin.*

*Matériel infestant.*

Les contaminations expérimentales de *L. argentatus* par les métacercaires de *Gymnophallus fossarum* ont été invariablement couronnées de succès. Elles ont été réalisées à diverses reprises à l'aide de larves provenant de *Tapes decussatus*, *T. aureus* et *Cardium glaucum* infestés naturellement. Les adultes ainsi obtenus sont tous identiques entre eux.

Nous avons aussi utilisé comme matériel d'infestation, les métacercaires développées expérimentalement chez des *T. decussatus* et des *C. glaucum* initialement indem-

nes. Ces métacercaires résultent de la transformation des cercaires essaimées par *Scrobicularia plana*. Les distomes recueillis sont semblables entre eux et à ceux obtenus à partir de métacercaires récoltées dans la nature.

*Description de l'adulte expérimental* (fig. 17-20).

Elle repose sur l'examen de très nombreux exemplaires, vivants et fixés ; les mensurations sont celles de 50 individus :

Longueur : 161-285 (224),

Largeur : 112-155 (136) ; la plus grande valeur est atteinte au niveau de la ventouse ventrale.

Ventouse orale circulaire, toujours terminale : 32-43 (37)  $\times$  33-46 (40).

Rapport de la longueur du corps, à celle de la ventouse orale : 4,6-8,4 (6).

Ventouse ventrale circulaire : 24-32 (29)  $\times$  25-35 (30), située à peu près à la limite des tiers moyen et postérieur.

Distance de l'extrémité antérieure du corps à la ventouse ventrale : 87-167 (128).

Distance de la ventouse ventrale à l'extrémité postérieure du corps : 37-99 (66).

Rapport ventousaire, VO/VV : 1,03-1,53 (1,27).

Pharynx globuleux : 17-25 (20)  $\times$  16-27 (20).

Rapport de la longueur de la ventouse orale à celle du pharynx, VO/P : 1,56-2,05 (1,82).

Caecums digestifs divergents dont l'extrémité postérieure atteint la ventouse ventrale.

Les testicules sont ovoïdes : 43-62 (53)  $\times$  16-31 (23) ; ils sont disposés près de la paroi du corps, au niveau de la région postérieure de la ventouse ventrale. La vésicule séminale est volumineuse : 30-50 (40)  $\times$  15-30 (23), très nettement divisée. *Pars prostatica* généralement réniforme, de grandes dimensions : 28-53 (38)  $\times$  19-33 (23), entourée de cellules prostatiques allongées, distinctes seulement sur les individus vivants.

L'ovaire est ovale, parfois sphérique : 37-62 (49)  $\times$  22-40 (27), disposé au contact de la région antérieure de l'un des deux testicules, tantôt à droite, tantôt à gauche. L'oviducte est cilié dans sa partie distale ; il conduit vers le carrefour où vont se jeter successivement le réceptacle séminal et le vitelloducte. Le réceptacle séminal est de petite taille. Les vitellogènes, au nombre d'une paire, disposés de part et d'autre de la ventouse ventrale, sont composés de follicules peu distincts ; ces deux masses sont largement confluentes et le vitelloducte impair est souvent énorme de telle sorte que l'ensemble offre fréquemment l'aspect d'un V ou d'un Y. L'utérus remonte dans l'espace précécabulaire, y décrit plusieurs boucles puis débouche dans l'atrium génital. Les œufs sont ovales : 17-22 (19)  $\times$  11-14 (12) ; ils ne sont pas operculés. Le nombre maximum observé est de 49 (nombre moyen, une vingtaine).

L'atrium génital est sphérique ou tubulaire, invariablement de petite taille ; il est en rapport avec le milieu extérieur par un pore génital discret, disposé immédiatement au contact de la bordure antérieure de la ventouse ventrale.

La vessie excrétrice ne conserve sa forme, sa taille et ses granulations qu'au début du stade ovigère ; elle se réduit ensuite quelque peu mais demeure souvent cachée par les œufs en grand nombre. La partie antérieure de chaque branche vésicale arrive fréquemment au contact de la ventouse orale, la surmontant parfois. La formule excrétrice, soigneusement vérifiée, demeure la même que chez les formes larvaires et la disposition des flammes vibratiles ne change pas.

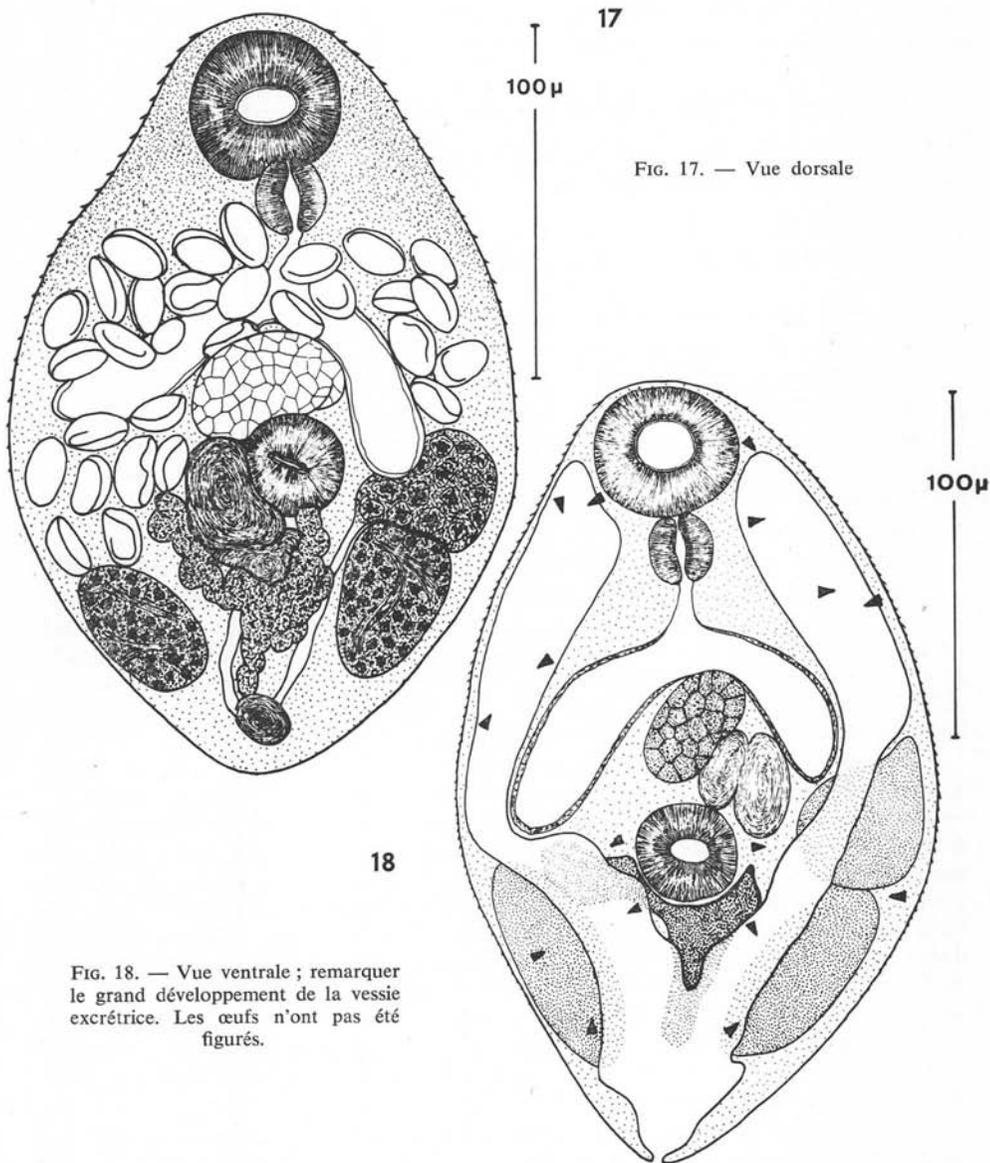


FIG. 18. — Vue ventrale ; remarquer le grand développement de la vessie excrétrice. Les œufs n'ont pas été figurés.

FIG. 17 et 18. — *Gymnophallus fossarum*. Adultes expérimentaux recueillis dans l'intestin moyen de *Larus argentatus michaellis*, trois jours après la contamination. Les métacercaires infestantes sont d'origine expérimentale, âgées de cinq mois, parasitant *Tapes decussatus*

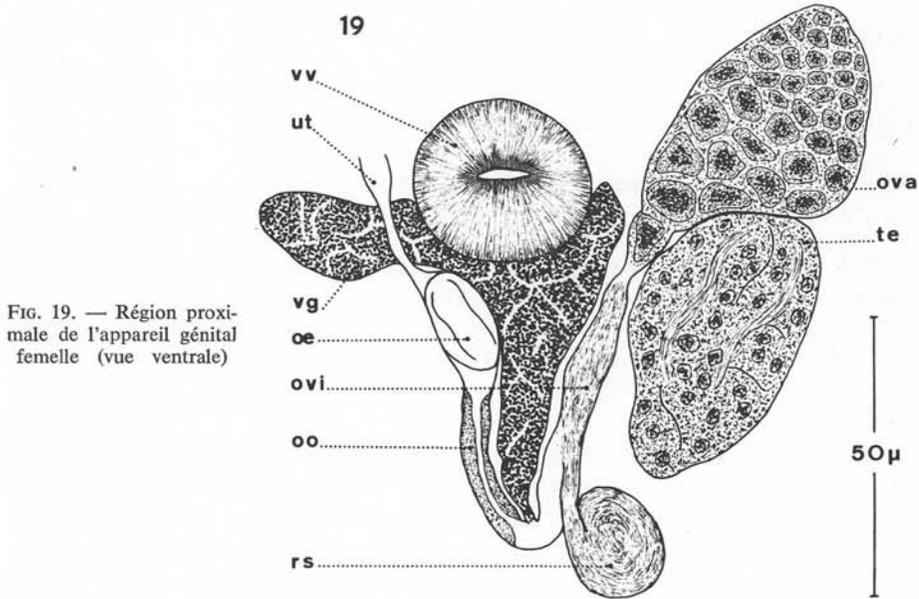


FIG. 19. — Région proximale de l'appareil génital femelle (vue ventrale)

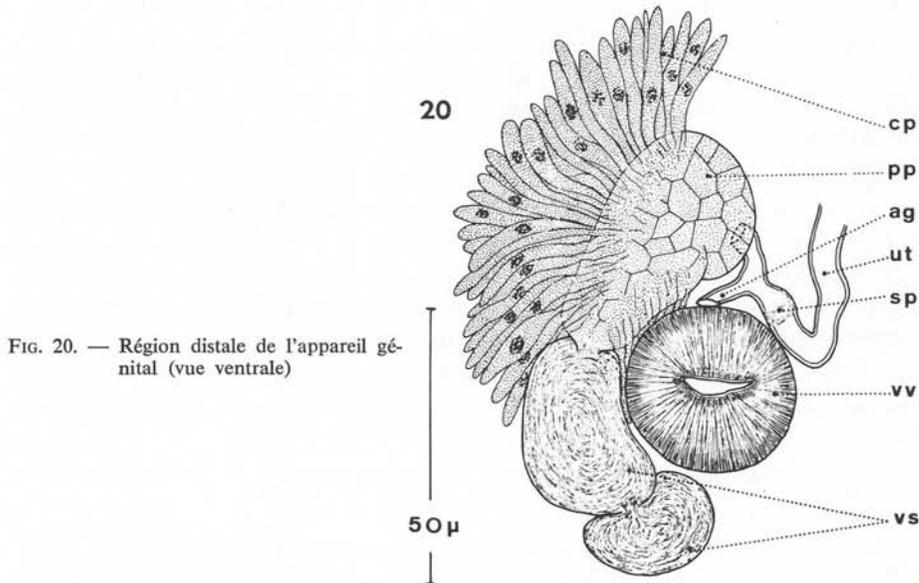


FIG. 20. — Région distale de l'appareil génital (vue ventrale)

FIG. 19 et 20. — *Gymnophallus fossarum*. Adultes expérimentaux recueillis dans l'intestin moyen de *Larus argentatus michaellis*, trois jours après la contamination. Les métacercaires infestantes sont d'origine expérimentale, âgées de cinq mois, parasitant *Tapes decussatus*  
 ag : atrium génital ; cp : cellules prostatiques ;  $\alpha$  : œuf ; oo : ootype ; ova : ovaire ; ovi : oviducte ; pp : pars prostatica ; rs : réceptacle séminal ; sp : sphincter ; te : testicule ; ut : utérus ; vg : vitello-gène ; vs : vésicule séminale ; vv : ventouse ventrale

## DISCUSSION SYSTÉMATIQUE.

Je renvoie à mon travail de 1965 pour l'essentiel de la discussion systématique de cette espèce. Deux points restent à préciser.

1. *Comparaison de deux espèces très semblables : G. fossarum et Meiogymnophallus minutus* (T. S. Cobbold, 1859).

E. A. Bowers et B. L. James (1967) ont montré l'identité spécifique existant entre la métacercaire infestant *Cardium edule* L. en Grande-Bretagne (= « *Cercaria* » *margaritae* M. V. Lebour, 1907 = « *Cercaria* » *cambrensis* H. A. Cole, 1938) et la forme adulte, *Meiogymnophallus minutus* (T. S. Cobbold, 1859) [= *Meiogymnophallus oedemiae* (H. L. Jameson et W. Nicoll, 1913)] parasite de *Haematopus ostralegus occidentalis*.

Or, lorsqu'on considère en détail les différentes diagnoses de cette métacercaire de *C. edule* (in : M. V. Lebour, 1911 ; H. A. Cole, 1938 ; E. A. Bowers et B. L. James, 1967), on est frappé par l'extrême ressemblance qu'elle offre avec la métacercaire de *G. fossarum*. La similitude est telle qu'à ce stade, une distinction paraît impossible ; la ressemblance, outre celle concernant la nature de l'hôte (\*), porte sur la plupart des caractères morphologiques et anatomiques, notamment les dimensions et les rapports dans les tailles.

Les distomes adultes sont encore très ressemblants, en particulier pour ce qui a trait aux dimensions de la plupart des organes. Cependant, c'est seulement à ce stade que nous voyons apparaître quelques caractères divergents entre ces deux espèces ; elles s'éloignent l'une de l'autre par un ensemble de points dont je soulignerai les plus importants :

— la structure de la vésicule séminale : simple chez *M. minutus*, bipartite chez *G. fossarum* ; c'est là le caractère le plus saillant ;

— la forme et les dimensions de la *pars prostatica* : tubulaire et de taille nettement inférieure au diamètre acétabulaire chez l'espèce britannique, ovoïde et largement supérieure à ce diamètre chez l'espèce méditerranéenne ;

— les vitellogènes sont ramassés, presque sphériques, de taille réduite chez *M. minutus* ; ici, ce sont deux masses très volumineuses, largement en contact entre elles ;

— les glandes génitales ont des dimensions très différentes.

(\*) E. A. Bowers et B. L. James ne précisent pas si les métacercaires de *Meiogymnophallus minutus* parasitent aussi *Tapes decussatus*. H. L. Jameson (1902) signale des formes larvaires de *Gymnophallides* chez ce Lamellibranche à Billers (Morbihan, France) ; mais du fait de l'extrême ressemblance des métacercaires, chez *M. minutus* et *G. fossarum*, il nous est difficile de les rattacher à l'une de ces espèces plutôt qu'à l'autre. Par contre, il est probable, étant donnée la proximité géographique (Golfe de Naples, Italie) que la métacercaire signalée dans *T. decussatus* par A. Palombi (1934, pages 53 et 57) et qu'il identifie à tort comme *G. strigatus*, M. V. Lebour, 1908, soit la larve de *Gymnophallus fossarum*.

Il est regrettable d'ignorer le stade cercarien et le premier hôte de *M. minutus* ; il eût été intéressant de les comparer avec ce que j'ai observé chez *G. fossarum*.

## 2. Comparaison de *G. fossarum* et *G. bursicola*, T. Odhner, 1900.

E. A. Bowers et B. L. James (1967) pensent identifier *G. fossarum* à *G. bursicola* T. Odhner, 1900, parasite de la bourse de Fabricius de l'Eider, *Somateria mollissima*. Faut-il considérer ces deux espèces comme synonymes ? Je ne le pense pas pour plusieurs raisons.

Parmi les différences d'ordre morphologique et anatomique les plus importantes, on peut retenir pour *G. bursicola* :

— des dimensions très importantes : 900-1 500 × 500-880 (selon T. Odhner, 1900) ; 470-1 000 × 300-500 (d'après H. W. Stunkard et J. R. Uzmann, 1958) ;

— une petite taille du pharynx par rapport à la ventouse orale ; rapport de leur taille : 2-2,8 ;

— des caecums digestifs s'achevant très en avant du bord antérieur de la ventouse ventrale ;

— une formule excrétrice différente :  $2 [(2 + 2 + 2) + (2 + 2 + 2)] = 24$  (d'après H. W. Stunkard et J. R. Uzmann, 1958) ;

Parmi les différences d'ordre biologique et écologique, je ferai observer que pour *G. bursicola* :

— la métacercaire serait mytilicole d'après H. W. Stunkard et J. R. Uzmann, 1958. Or, dans le biotope où abondent les *Cardium glaucum*, *Tapes decussatus* et *T. aureus* infestés, les Moules (*Mytilus galloprovincialis* Lmck) sont toujours dépourvues de larves de Gymnophallides ;

— l'hôte définitif est *Somateria mollissima*. L'Eider est rarissime en Camargue, cantonné dans une aire bien délimitée, dans le milieu franchement marin ; il ne fréquente nullement la zone lagunaire dans laquelle se déroule le cycle de *G. fossarum*. La grande abondance des larves de *G. fossarum* laisse supposer que l'hôte définitif naturel est très fréquent ;

— l'organe parasité est la bourse de Fabricius. Je rappelle que *G. fossarum* n'a jamais été récolté ailleurs que dans l'intestin de l'hôte définitif.

Toutes ces divergences rendent suspecte une éventuelle synonymie entre *G. bursicola* et *G. fossarum*. Cependant, plusieurs d'entre elles, comme par exemple les dimensions et le lieu d'implantation du parasite dans le tube digestif de l'hôte définitif, ont été interprétées par E. A. Bowers et B. L. James, comme résultant du caractère expérimental de l'hôte. Effectivement, *Larus argentatus* ne représente pour *G. fossarum* qu'un hôte expérimental ; les recherches chez ces Oiseaux de *G. fossarum* naturels n'ont jamais abouti, mais est-ce là une raison suffisante pour affirmer que le Goéland ne peut être pour eux un hôte naturel ? Je pense que tout en étant un hôte

expérimental, il peut parfaitement devenir un hôte naturel pour ce distome. En effet, il est fréquent de surprendre ces Oiseaux en train de dévorer des Pélécy-podes rejetés lors des grandes tempêtes ; il n'est pas rare non plus de les voir s'attaquer aux Solénidés sortis de leur terrier après que les eaux se soient retirées sous l'effet de vents importants. Or, nous savons que ces derniers Lamellibranches en particulier, abritent en quantités plus ou moins importantes, les métacercaires de *G. fossarum*. Si ces larves se développent chez *L. argentatus* en captivité, il est possible qu'il en soit de même dans les conditions naturelles. Placé dans certain biotope et dans certaines conditions, *L. argentatus* pourrait parfaitement devenir pour *G. fossarum* un hôte naturel, mais de caractère occasionnel. De là à dire que le Goéland permet le bouclage du cycle, il y a un pas que nous ne pouvons pas franchir.

#### IV. Comparaison de *G. nereicola* et *G. fossarum*

##### STADE CERCARIEN.

En dehors du caractère distinctif relatif à la nature du premier hôte intermédiaire, un trait morphologique assez saillant permet la séparation de ces deux espèces. La cercaire de *Gymnophallus nereicola* possède deux paires de volumineuses glandes céphaliques, celle de *G. fossarum* en est dépourvue. Tous les autres caractères sont semblables.

##### STADE MÉTACERCARIEN.

Si l'on met à part la nature des hôtes vecteurs, les métacercaires de ces deux espèces sont semblables ; seule la forme de leur vessie excrétrice permet de les distinguer. Celle-ci remplit la presque totalité du corps de *G. fossarum* ; elle est plus discrète chez *G. nereicola*, rarement diverticulée.

##### STADE ADULTE.

C'est à ce niveau que les distomes se ressemblent le plus. Cependant, chez les individus vivants, quand la vessie est visible, elle est invariablement plus volumineuse chez *G. fossarum* que chez *G. nereicola*. Malheureusement, ce caractère disparaît souvent chez l'animal fixé. C'est pourquoi j'ai passé en revue un nombre considérable d'exemplaires des deux espèces, fixés et montés en préparation, à la recherche d'un trait distinctif. Je n'en ai trouvé aucun sur lequel on puisse se reposer sûrement. Seuls des caractères assez lâches peuvent être retenus, par exemple les dimensions

du pharynx, plus réduites chez *G. nereicola* que chez *G. fossarum* (fig. 21) ; de même, la *pars prostatica*, la vésicule séminale et les gonades sont souvent, mais non toujours, de taille plus réduite chez *G. nereicola* que chez *G. fossarum*.

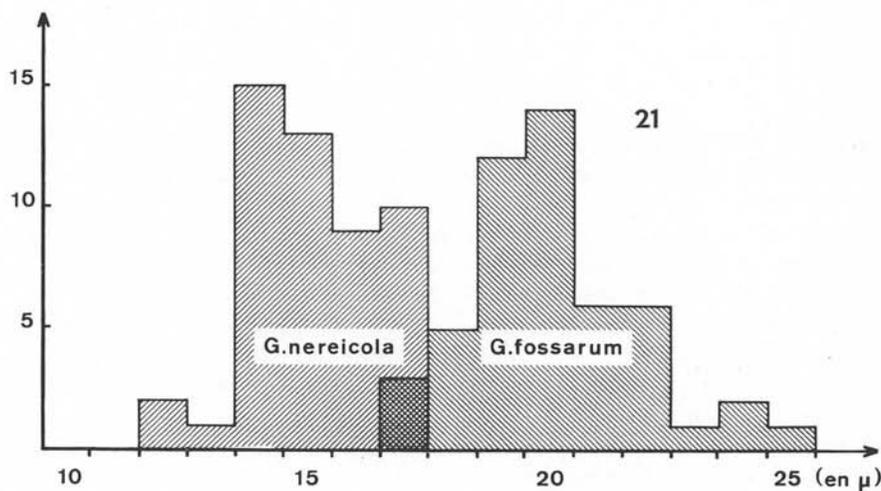


FIG. 21. — Variation de la longueur du pharynx dans deux lots de 50 individus chacun, de *Gymnophallus nereicola* et *G. fossarum*. Dans les deux cas, il s'agit d'adultes expérimentaux développés chez *Larus argentatus*. En ordonnées, le nombre d'individus, en abscisses la taille du pharynx

### Conclusion

*Gymnophallus nereicola* et *G. fossarum* représentent deux espèces très nettement séparées, différant l'une de l'autre par leur cycle biologique. Il reste encore à élucider la partie du cycle Miracidium-Mollusque et voir si des divergences apparaissent dans la morphologie et le comportement du miracidium de ces deux espèces.

La mise en évidence de ces deux espèces jumelles, bien distinctes dans leurs premiers stades, mais dont les adultes sont si difficiles à distinguer, pose le problème de la systématique des *Gymnophallidae*. Est-il sage de la faire reposer sur des caractères morphologiques et anatomiques ? Je ne le pense pas car si nous nous étions appuyés sur de tels critères, comment serait-on parvenu à distinguer deux espèces là où il ne semblait y en avoir qu'une ? N'aurait-on pas été tentés de les faire tomber en synonymie ? Peut-être même de telles espèces jumelles sont plus fréquentes chez les Trématodes qu'on ne peut le croire. Lorsqu'un grand nombre de cycles biologiques de *Gymnophallides* auront été élucidés, il est vraisemblable que des espèces considérées aujourd'hui comme distinctes tomberont en synonymie et, inversement, plusieurs

devront être reconnues dans ce que l'on croyait être autrefois une seule et même espèce. C'est pourquoi, dans l'étude des Trématodes et, en particulier au sein de la famille des *Gymnophallidae*, il serait souhaitable d'abandonner les conceptions purement morphologiques de l'espèce au profit des conceptions biologiques.

### Bibliographie

- BARTOLI (P.), 1965. — Développement expérimental d'une métacercaire nouvelle de la famille des *Gymnophallidae* Morozov, 1955 (*Trematoda*, *Digenea*), parasite de Lamelli-branches marins. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 90, 571-580.
- BOWERS (E. A.) et JAMES (B. L.), 1967. — Studies on the morphology, ecology and life cycle of *Meiogymnophallus minutus* (Cobbold, 1859) comb. nov. (*Trematoda*: *Gymnophallidae*). *Parasitology*, G.B., 57, 281-300.
- CHING (H. L.), 1965. — Life cycles of *Lacunovermis conspicuus* n. gen., n. sp. and *Meiogymnophallus multigemmulus* n. gen., n. sp. (*Gymnophallidae*: *Trematoda*) from *Macomma inconspicua* and Diving Ducks from Vancouver, Canada. *Proc. Helminthol. Soc. Washington*, 32, 53-63.
- COLE (H. A.), 1938. — On some larval trematode parasites of the mussel (*Mytilus edulis*) and the cockle (*Cardium edule*). Part II. A new larval *Gymnophallus* (*Cercaria cambrensis*) sp. nov. from the cockle (*Cardium edule*). *Parasitology*, G.B., 30, 40-43.
- DE LA VALETTE SAINT-GEORGES (A.), 1855. — *Symbolae ad Trematodum evolutionis historiam* (*Dissertatio inaug.*), Berolini, 38 pages.
- JAMES (B. L.), 1964. — The life cycle of *Parvatrema homoeotecnum* sp. nov. (*Trematoda*: *Digenea*) and a review of the family *Gymnophallidae* Morozov, 1955. *Parasitology*, G.B., 54, 1-41.
- JAMESON (H. L.), 1902. — On the origin of pearls. *Proc. zool. Soc. London*, 1, 140-166.
- LEBOUR (M. V.), 1908. — Trematodes of the Northumberland coast, n° II. *Trans. Nat. Hist. Soc. Northumberland*, 3, 28-45.
- , 1911. — A review of the British marine cercariae. *Parasitology*, G.B., 4, 416-456.
- ODHNER (T.), 1900. — *Gymnophallus*, eine neue Gattung von Vogeldistomen. *Centralb. Bakt., Abt. I*, 28, 12-23.
- PALOMBI (A.), 1934. — Gli stadi larvali dei Trematodi del Golfo di Napoli. I. Contributo allo studio della morfologia, biologia e sistematica delle cercarie marine. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, 14, 51-94.
- PELSENEER (P.), 1906. — Trématodes parasites de Mollusques marins. *Bull. Sci. France-Belgique*, 5, 161-186.
- REBECQ (J.), 1964. — Recherches systématiques, biologiques et écologiques sur les formes larvaires de quelques Trématodes de Camargue. *Thèse Marseille*, n° d'ordre 122, 223 p., pl. h-t.
- et PRÉVOT (G.), 1962. — Développement expérimental d'un *Gymnophallus* (*Trematoda*: *Digenea*). *C.R. Acad. Sci.*, 255, 3272-3274.

- SINITZIN (D. T.), 1911. — La génération parthénogénétique des Trématodes et sa descendance dans les Mollusques de la Mer Noire. *Mem. Acad. Sci. St-Petersbourg*, 30, 1-127 (en russe).
- STUNKARD (H. W.), 1962. — New intermediate host for *Parvatrema borealis* Stunkard and Uzman, 1958 (*Trematoda*). *J. Parasitol., U.S.A.*, 48, 157.
- STUNKARD (H. W.) et UZMANN (J. R.), 1958. — Studies on digenetic trematodes of the genera *Gymnophallus* and *Parvatrema*. *Biol. Bull.*, 115, 276-302.
- VILLOT (A.), 1879. — Organisation et développement de quelques espèces de Trématodes endoparasites marins. *Ann. Sci. nat. Zool.*, 49, 1-40.
- ZELIKMAN (E. A.), 1962. — Les larves des Trématodes de la famille des *Gymnophallidae* Morozov, 1955 (*Trematoda: Digenea*). *Trudy murmansk. morsk. Biol. Inst.*, 4, 186-201 (en russe).
-