Chétotaxie de quatre cercaires d'*Allocreadioidea*

par Ch. BAYSSADE-DUFOUR et C. MAILLARD

Laboratoire de Zoologie (Vers) associé au C.N.R.S. (P^r A.-G. CHABAUD)
Muséum national d'Histoire naturelle, 43, rue Cuvier, F 75231 Paris Cedex 05
et Laboratoire de Parasitologie comparée (P^r L. EUZET)
U.S.T.L., place Eugène-Bataillon, F 34060 Montpellier Cedex

Résumé.

Des ressemblances chétotaxiques rapprochent *Deropristis* sp. (*Acanthocolpidae*) *Lepocreadium album* (*Lepocreadiidae*) *Cainocreadium labracis* (*Opecoelidae*) et *Diphterostomum brusinae* (*Zoogonidae*) que nous décrivons.

Les mêmes traits se retrouvent chez onze autres cercaires précédemment décrites, c'est-à-dire chez *Allocreadium ictaluri* décrite par Seitner en 1951, chez huit cercaires d'*Allocreadiidae*, *Opecoelidae* et *Zoogonidae* décrites par J. Richard en 1971, chez *Cercaria micrura* décrite par M. Lambert en 1972 et chez *Cercaria doricha pigmentata* (cercaire rhodométope) décrite par Ch. Bayssade-Dufour en 1973.

La comparaison de ces quinze cercaires permet donc de les attribuer à une même superfamille : les *Allocreadioidea* et de définir les caractères chétotaxiques de cette superfamille ; ce sont C₁D = une papille ; A₁D médiodorsal = 0 ou 1 papille ; S = 3 ou 4 cycles ; C₁₁O présent ; et chez les cercaires urodèles, U = 6 ou plus de 6 papilles, réparties selon 4 axes chez les *Allocreadiidae*, *Acanthocolpidae* et les cercaires rhodométopes, selon 2 axes chez les *Lepocreadiidae* et en cercle sur le moignon caudal chez les *Opecoelidae*.

A ces traits communs se superposent des traits différentiels ; quelques familles ont une chétotaxie de type primitif à symétrie dorso-ventrale très nette, d'autres ont une chétotaxie de type évolué sans symétrie dorso-ventrale. La corrélation qui existe entre le type de chétotaxie (primitif ou évolué), le mode de formation des cercaires (dans des sporocystes ou dans des rédies) et l'existence ou l'absence, parmi les caractères allocreadioïdes, d'un petit reliquat de caractères chétotaxiques plagiorchioïdes, permet de formuler une hypothèse sur l'origine et l'évolution des *Allocreadioidea*.

Ceux dont la chétotaxie est de type primitif présentent un reliquat de caractères plagiorchioïdes (S = 2 cycles par exemple) et naissent dans des sporocystes ; ils seraient peu éloignés du branchement plagiorchioïde-allocreadioïde : ce sont les *Zoogonidae* et les cercaires rhodométopes.

Des familles à symétrie chétotaxique dorso-ventrale moins accusée, naissent soit dans des sporocystes, soit dans des rédies et ont une chétotaxie strictement allocreadioïde. Elles sont plus éloignées du branchement plagiorchioïde-allocreadioïde. Ce sont les *Opecoelidae* et les *Allocreadiidae*.

Des familles sans symétrie chétotaxique dorso-ventrale, possédant une chétotaxie strictement allocreadioïde ($S = 3$ ou 4 cycles) et naissant dans des rédies, n'ont plus aucun point commun avec les *Plagiorchioidea*. Ce sont les *Allocreadiidae* les plus évolués. Ils sont représentés ici par les *Acanthocolpidae* et les *Lepocreadiidae*.

Summary.

Chaetotaxy of four cercariae of Allocreadioidae.

The species hereby described: *Deropristis* sp. (*Acanthocolpidae*), *Lepocreadium album* (*Lepocreadiidae*), *Cainocreadium labracis* (*Opecoelidae*) and *Diptherostomum brusinae* (*Zoogonidae*) are related by their chaetotaxic similarities. The same features are found among eleven previously described cercariae i.e. in *Allocreadium ictaluri* described by Seitner in 1951, in eight cercariae from *Allocreadiidae*, *Opecoelidae* and *Zoogonidae* described by J. Richard in 1971, in *Cercaria micrura* described by M. Lambert, 1972, and in *Cercaria doricha pigmentata* (rhodometopa cercaria) described by Ch. Bayssade-Dufour in 1973.

A comparison established between these fifteen cercariae enabled the authors to include them in one superfamily: *Allocreadioidae* and to state its chaetotaxic characters which are the following ones: $C_1D = I$ papilla, mediodorsal $A_1D = O$ or I papilla, $S = 3$ or 4 circles; presence of $C_{11}O$, $U \geq 6$ papillae in urodel cercariae distributed along four axis in *Allocreadiidae*, *Acanthocolpidae* and *rhodometopa* cercariae, along two axis in *Lepocreadiidae* and on one circle on the reduced tail of *Opecoelidae*.

Some differentiating features are added to the common ones; some families have a primitive-type chaetotaxy with conspicuous dorso-ventral symmetry, while other families display a highly-evolved type of chaetotaxy without a dorso-ventral symmetry.

The correlation found between the type of chaetotaxy (primitive or evolved), the pattern of cercariae formation (arising from sporocysts or rediae), the presence or lack among the allocreadioid characters of a small residuary lot of plagiorchioïd chaetotaxic characters have enabled the authors to put forward an hypothesis of the origin and the evolution of the *Allocreadioidae*. Those which retain a primitive type of chaetotaxy, display some residuary plagiorchioïd characters ($S = 2$ circles for instance) and arise from sporocysts; they might not be so far removed from the branching of *Plagiorchioidea* from the *Allocreadioidae*: they include the *Zoogonidae* and the *rhodometopa* cercariae. Some families showing a less pronounced dorso-ventral chaetotaxic symmetry arise either from sporocysts or from rediae and have a strictly allocreadioid chaetotaxy. They are more distant from the plagiorchioïd-allocreadioid branching. They include the *Opecoelidae* and *Allocreadiidae*. The other families which have no dorso-ventral chaetotaxic symmetry, but showing a strictly allocreadioid chaetotaxy ($S = 3$ or 4 circles) and arising from rediae, have not any more common features with the *Plagiorchioidea*. They include the most highly evolved *Allocreadioidae*. They are recorded here as the *Acanthocolpidae* and the *Lepocreadiidae*.

Introduction

La classification des *Allocreadioidea* a été abordée selon des critères biologiques, morphologiques ou embryogéniques. Et, le plus souvent, les systématiques proposées ont redistribué les familles sans mettre en évidence le lien ou les termes de passage qui pouvaient les réunir. La chétotaxie dont la valeur systématique et phylogénique a été démontrée par J. Richard (1971) trouve son utilisation dans la classification de genres et familles pouvant être attribués à une superfamille aussi controversée que celle des *Allocreadioidea*.

Trois des quatre cercaires que nous décrivons ici sont déterminées et leur cycle connu. Ce sont *Lepocreadium album*, *Cainocreadium labracis* et *Diptherostomum brusinae*. La détermination spécifique de la quatrième est en cours. Elle ressemble beaucoup à *Deropristis inflata*. Nous nous bornons à la désigner ici sous le nom de *Deropristis* sp.

La chétotaxie de ces quatre cercaires est décrite puis comparée à celle d'*Allocreadium ictaluri* (cf. Seitner, 1951), à celle de huit cercaires décrites par J. Richard, 1971, à celle de *Cercaria micrura* (cf. M. Lambert, 1972) et à celle d'une cercaire rhodométope : *Cercaria doricha pigmentata* (cf. Ch. Baysade-Dufour, 1973).

La comparaison n'inclut pas deux cercaires de *Gorgoderidae* et une métacercaire de *Monorchidae* décrites également par J. Richard, parmi les *Allocreadioidea*, mais qui constituent des adaptations particulières et sont difficilement comparables aux autres.

Dans la nomenclature, nous évitons d'appeler « *Renicolidae* » la famille correspondant aux cercaires rhodométopes ; en effet, il n'a jamais été expérimentalement démontré que les *Renicolidae* aient pour forme larvaire les cercaires rhodométopes. Par contre, Stunkard en 1964 et Werdning en 1969 ont obtenu des *Renicolidae* adultes à partir de xiphidiocercaires sans parenté avec les rhodométopes.

La position systématique que Seitner accorde à la cercaire qu'il décrit (*Allocreadium ictaluri*, *Allocreadiidae*) ne paraît pas exacte. Cable en 1956 écrit, à son sujet, qu'il s'agit d'une cercaire proche de *Deropristis inflata*, donc appartenant à la même famille. Et, de fait, bien que les papilles céphaliques ne soient pas toutes visibles et que les dessins soient très petits, il est évident que la chétotaxie de cette cercaire ressemble davantage à celle de *Deropristis* sp. qu'à celle des deux *Allocreadiidae* décrits par J. Richard en 1971. Il s'agirait donc bien d'une cercaire d'*Acanthocolpidae*. Toutefois, faute de pouvoir la nommer correctement, nous l'appellerons dans les discussions « *Allocreadium ictaluri* », mais nous parlerons d'elle comme d'un *Acanthocolpidae*.

I. - Cercaire de *Deropristis* sp.

A) Morphologie (fig. 1, B).

Dans les étangs du littoral languedocien, cette cercaire se forme chez deux Mollusques prosobranches, *Bittium reticulatum* Da Costa, 1779 et *Hydrobia acuta*, Draparnaud, 1805.

Les rédies, dans lesquelles elles prennent naissance, ont un tube digestif réduit (70 μ de longueur).

C'est une cercaire globuleuse, remplie de grosses gouttelettes réfringentes. Elle mesure 200 μ de longueur et 100 μ de largeur. Sa queue (200 μ), d'aspect annelé, montre un petit voile, de 80 μ de longueur, placé ventralement à 30 μ de l'extrémité proximale. De part et d'autre de ce voile se trouvent 6 paires d'expansions épidermiques latérales portant chacune une grosse sensille nettement apparente. Les téguments de la cercaire ne sont recouverts d'épines que dans la région antérieure, en avant des taches oculaires. Celles-ci, dorsales, sont situées à 50 μ de l'apex.

Les ventouses orales et ventrales sont de taille égale (50 μ).

Les glandes de pénétration, placées entre ces deux ventouses, sont au nombre de 7 à 8 paires. Leurs canaux, réunis en faisceaux, longent, dorsalement, la ventouse orale et débouchent au niveau de la lèvre dorsale de cette ventouse.

L'appareil digestif comprend un pharynx ovoïde, de 20 μ de longueur sur 15 de largeur, situé à égale distance entre la bouche et la bifurcation intestinale. Les deux branches digestives atteignent l'extrémité postérieure du corps en longeant les bords latéraux.

Le système excréteur est difficilement observable, d'une part, parce qu'il est caché par les gouttelettes incluses dans le parenchyme et, d'autre part, à cause de sa complexité. Il peut être résumé par la formule :

$$2 [3 + 6 + 6] + (5 + 5 + 5) = 60].$$

Les troncs collecteurs communs débutent au niveau de l'acétabulum et débouchent dans la vessie postérieure, à paroi épithéliale épaisse.

Après être sortie du Mollusque, cette cercaire nage en présentant un phototropisme négatif et un géotropisme positif. Elle pénètre et s'enkyste dans *Nereis diversicolor*.

DISCUSSION :

Cette cercaire correspond en majeure partie à la description qu'ont donné, en 1942, Cable et Hunninen, de la cercaire de *Deropristis inflata*. Toutefois, il convient de souligner certaines différences anatomiques.

Tout d'abord, la cercaire, rencontrée dans les étangs méditerranéens, naît dans des rédies à tube digestif réduit alors que celle découverte par Cable et Hunninen

FIG. 1. — A) *Cercaire de Cainocreadium labracis* en vue ventrale.
B) *Cercaire de Deropristis sp.* en vue ventrale.

prend naissance dans des rédies dont le tube digestif occupe la moitié de la longueur totale de celles-ci.

De plus, si la disposition générale de l'appareil excréteur est semblable, le nombre de protonéphridies n'est pas identique dans certains groupes.

FIG. 2. — *Deropristis* sp. A) Papilles céphaliques en vue ventrale. B) Papilles céphaliques et corporelles en vue ventrale.

Il s'agirait donc de deux espèces différentes. A ce sujet, nous constatons que la cercaire décrite par Cable et Hunninen, dont le cycle se déroule dans des hôtes vivant sur la côte américaine, ne correspond vraisemblablement pas à *Deropristis inflata* que Molin, 1859, a décrit à Trieste ; par contre, notre cercaire pourrait correspondre

à l'espèce décrite par Molin. Toutefois, nous attendons la réalisation du cycle évolutif pour le préciser et nous désignons provisoirement notre cercaire sous le nom de *Deropristis* sp.

FIG. 3. — *Deropristis* sp. A) Papilles céphaliques dorsales.
B) Papilles corporelles et céphaliques dorsales.

L'imprégnation argentique a montré que les formations latérales de sa queue correspondent à des sensilles et non à des soies natatoires. La cercaire de *Deropristis* ne serait donc pas une cercaire trichocerque, par contre elle correspond à la définition que S. H. Hopkins, 1937, donne pour les « cercaires anallocreadines »

FIG. 4. — *Deropristis* sp. A) Papilles céphaliques et antécétabulaires d'une cercaire vue de 3/4.

B) Papilles caudales. C) Papilles acétabulaires

B) Chétotaxie.

1) RÉGION CÉPHALIQUE (fig. 2, A, B; fig. 3, A, B; fig. 4 A; fig. 5).

a) Papilles de la bouche :

$C_I = 2 C_{IV}, 8 C_{IL}, 1 C_{ID}$;
 $C_{II} = C_{IIO}, C_{IIL}, C_{II2}, 2 C_{II3}$;
 $C_{III} = 3 C_{IIIL}, 2 C_{III2}, 4 C_{III3}, 1 C_{III4}, 3 C_{III5}, 3 C_{III6}$;
 $C_{IV} = 1 C_{IV}$.

b) Papilles du stylet :

St = 20 à 23 St₁, 7 à 8 St₂, 8 St DL, 4 à 5 StD.

2) CORPS (fig. 2, B ; fig. 3, B ; fig. 5).

Les papilles sont disposées selon 12 alignements : 4 ventraux V et V', 4 dorsaux D et D', 4 latéraux VL et DL :

$$\begin{aligned}
 A_I &= 1 A_I V, 3 A_I V', 1 A_I D, 3 A_I D', 3 A_I DL, 3 A_I VL ; \\
 A_{II} &= 1 A_{II} V, 2 A_{II} V', 1 A_{II} D', 1 \text{ à } 3 A_{II} DL, 1 A_{II} VL ; \\
 A_{III} &= 2 \text{ ou } 3 A_{III} V', 1 A_{III} D, 2 A_{III} D', 1 A_{III} DL ; \\
 A_{IV} &= 2 \text{ ou } 3 A_{IV} V', 1 A_{IV} D' ; \\
 M &= 1 MV', 1 MD', 2 \text{ à } 3 MVL ; \\
 P_I &= 1 P_I V', 1 P_I DL ; \\
 P_{II} &= 2 P_{II} V, 1 P_{II} V', 1 P_{II} DL ; \\
 P_{III} &= 1 P_{III} V', 1 P_{III} D, 2 P_{III} DL .
 \end{aligned}$$

La papille $A_I D$ se trouve près du bord interne de l'ocelle mais elle n'est pas médio-dorsale.

3) ACETABULUM (fig. 2, B ; fig. 4, C).

$S = 8 S_I, 6 S_{II}, 6$ papilles ou 6 groupes de papilles S_{III} .

4) QUEUE (fig. 4, B ; fig. 6, A, B).

La queue porte dix paires de papilles disposées selon 4 axes : 2 axes dorsolatéraux et 2 axes dorsaux ; les axes dorsolatéraux portent six paires de papilles dans la moitié antérieure de la queue et une paire à l'extrémité postérieure ; les axes dorsaux portent trois paires de papilles dans la moitié postérieure de la queue.

$U = 6 UDL, 3 UD, 1 UDL$.

C) Comparaison avec des cercaires proches (fig. 36).

1) Avec « *Allocreadium ictaluri* ».

Deropristis sp. possède plusieurs traits communs avec la cercaire décrite par Seitner : $C_I D = I, C_{II} = C_{II} O, I C_{II} I, I C_{II} 2, 2 C_{II} 3, C_{IV} = I, A_I D = I$.

U disposées selon quatre axes : deux dorsolatéraux et deux dorsaux, mais la disposition et le nombre de ces papilles sont différents.

2) Avec *Crepidostomum* 1 et 2, Richard, 1971.

Identité numérique pour la papille $C_I V, C_I D, C_{II}$.

3) Avec *Cercaria doricha pigmentata*.

Identité numérique pour $C_{II} 2$ et 3. Papilles corporelles disposées selon douze alignements.

4) Avec *Lepocreadium album*.

Papilles corporelles disposées selon douze alignements, petits amas papillaires en $A_I V', A_{II} V', A_{III} V'$.

Deropristis sp. diffère de toutes les cercaires par le nombre de ses papilles S.

FIG. 5. — *Deropristis* sp. Papilles céphaliques et corporelles d'une cercaire vue de profil.

FIG. 6. — *Deropristis* sp. A) Queue vue de profil.
B) Queue vue de 3/4.

FIG. 7. — Morphologie de la cercaire de *Lepocreadium album*.

II. - Description de *Cercaria setifera* c'est-à-dire *Lepocreadium album* (Lepocreadiidae)

A) Morphologie (fig. 7).

La morphologie de cette cercaire nous la fait identifier à *Cercaria setifera*, Monticelli, 1914, attribuée par Palombi, 1931, à *Lepocreadium album*. Elle provient d'un lot de *Nassa mutabilis* envoyé de Banyuls (Pyrénées-Orientales) par M. Amouroux à qui nous adressons nos remerciements.

B) Chétotaxie.

1) RÉGION CÉPHALIQUE fig. 8 ; fig. 9 ; fig. 10 ; fig. 11 ; fig. 12.

a) Papilles de la bouche :

$C_I = 2 + 1 C_{IV}$, 4 à 5 C_{IL} , 1 C_{ID} ;

$C_{II} = 1 C_{IIO}$, 1 + 4 à 6 C_{II1} , 1 C_{II2} , 1 + 25 à 30 C_{II3} ;

$C_{III} = 18$ à 21 C_{III1} , 3 à 4 C_{III2} , 2 + 1 C_{III3} .

b) Papilles du stylet :

St = 35 à 43 St_1 , 6 à 8 St_2 , 18 St D et DL.

FIG. 8. *Lepocreadium album*. — Papilles céphaliques et antécétabulaires d'une cercaire en vue ventrale.

FIG. 9 et 10. — *Lepocreadium album*. Papilles céphaliques et antécétabulaires d'une cercaire en vue ventrale.

FIG. 11. — *Lepocreadium album*. Papilles céphaliques et antécétabulaires dorsales.

2) CORPS (fig. 13 ; fig. 14 ; fig. 15 ; fig. 16).

Les papilles corporelles sont approximativement disposées selon douze alignements ; elles sont très nombreuses ; ventralement, elles sont groupées en petits amas aux niveaux A, M, P et on compte 4 à 6 A_1V' , 4 $A_{11}V'$, 2 $A_{111}V'$, 2 MV' , 4 P_1V , 2 $P_{11}V$, 3 $P_{111}V$, 3 $P_{111}V$. Latéralement et dorsalement, elles sont éparses. Il est toutefois possible de distinguer une papille double A_1D non médiodorsale sur le bord interne de l'ocelle, une papille $A_{11}D$ et un groupe de 4 à 6 papilles MD à l'aplomb de l'acétabulum.

FIG. 12. — *Lepocreadium album*. Papilles céphaliques et antécétabulaires dorsales.

FIG. 13.

FIG. 14.

FIG. 13 et 14. — *Lepocreadium album*. Papilles corporelles ventrales.

FIG. 15 et 16. — *Lepocreadium album*.
Papilles corporelles dorsales.

FIG. 17. — *Lepocreadium album*. A-B-C) *Papilles acétabulaires.*

3) ACÉTABULUM (fig. 13 ; fig. 14 ; fig. 17, A, B, C).

S = 6 S_I, 6 S_{II}, 12 S_{III}, 6 S_{IV}.

4) QUEUE (fig. 18, A, B ; fig. 19 A, B).

UV = 19 à 24 papilles médioventrales.

UD = 13 à 15 papilles médiodorsales.

FIG. 18. — *Lepocreadium album*. A) Queue en vue ventrale.
B) Queue en vue dorsale.

C) Comparaison avec des cercaires de familles proches (fig. 36).

Les amas papillaires de *Lepocreadium album* rappellent les papilles doubles de *Cercaria doricha pigmentata* et les papilles triples de *Deropristis* sp. Chez ces trois cercaires, les papilles sont disposées selon douze alignements au lieu des six alignements classiques décrits par J. Richard et observés chez la plupart des cercaires.

FIG. 19. — *Lepocreadium album*. A-B) *Queues vues de profil*.

Lepocreadium album possède comme les quatorze cercaires que nous comparons une papille C_1D , comme treize cercaires une papille impaire $C_{11}O$ et comme douze cercaires, elle est dépourvue de papille A_1D médiodorsale. Elle diffère de toutes les autres cercaires par un cycle C_{11} complexe, par un acétabulum à quatre cycles et par des papilles caudales médiodorsales et médioventrales.

III. - Cercaire de *Cainocreadium labracis*

(Dujardin, 1845 ; Nicoll, 1909).

A) Morphologie (fig. 1, A).

Les cercaires se forment dans des sporocystes oranges, parasites de la gonade de *Gibbula adamsoni* Payraudeau, 1826.

Cette cercaire, de type cotylicerque, est de grande taille. Ses dimensions, selon l'état de contraction, sont de 450 à 500 μ de longueur et 100 à 200 μ de largeur. La ventouse orale (50 μ de diamètre) est légèrement plus petite que l'acétabulum (60 μ).

L'appendice caudal, en forme de ventouse, mesure de 50 à 60 μ .

Cette cercaire possède un petit stylet apical (5 μ) à une seule pointe, à la base duquel débouchent les canaux des glandes de pénétration, disposés en 4 faisceaux dorsaux. Les glandes de pénétration, au nombre de 10 à 14 paires, sont réparties entre la ventouse orale et la ventouse ventrale.

FIG. 20. — *Cainocreadium labracis*. A-B) *Papilles céphaliques ventrales*; —

FIG. 21. — *Cainocreadium labracis*. A) *Papilles céphaliques ventrales*.
B) *Papilles acétabulaires*.

Le système excréteur, qui comprend de chaque côté 4 groupes de deux proto-néphridies, peut être représenté par la formule :

$$2 [(2) + (2 + 2 + 2)] = 16.$$

Les troncs collecteurs communs aboutissent au sommet d'une grande vessie postérieure à paroi épaisse qui s'ouvre à l'extérieur par un pore excréteur terminal. Celui-ci est placé entre la ventouse caudale et le corps cercarien.

L'appareil digestif comprend un prépharynx, un pharynx ovoïde de 20 à 30 μ de longueur et un court œsophage suivi des deux branches digestives latérales.

DISCUSSION.

Cette cercaire a été décrite pour la première fois en 1862 par Pagenstecher, sous le nom de *Cercaria cotylura*, puis retrouvée par Dollfus et Euzet en 1964. Maillard

(1971) a réalisé le cycle expérimental et a montré que cette cercaire correspondait à un stade larvaire de *Cainocreadium labracis* (Dujardin, 1845) Nicoll, 1909, parasite intestinal de *Dicentrarchus labrax* (L., 1758).

B) Chétotaxie.

1) RÉGION CÉPHALIQUE (fig. 20-A, B ; fig. 21-A ; fig. 22 ; fig. 23).

FIG. 22 et 23. — *Cainocreadium labracis*. Papilles corporelles dorsales.

a) Papilles de la bouche :

$C_I = 1 C_{IV}, 4 C_{IL}, 1 C_{ID}$;
 $C_{II} = 1 C_{II0}, 1 C_{II1}, 1 C_{II2}, 1 C_{II3}, 1 C_{II4}$;
 $C_{III} = 2 + 1 C_{III1}, 5 C_{III3}, 2 C_{III3}, 3 C_{III4}$;
 $C_{IV} = 1 C_{IV1}, 3 \text{ ou } 4 C_{IV2}, 1 \text{ ou } 2 C_{IV3}$.

b) Papilles du stylet :

St = 2 StV, 8 à 11 St_I, 7 StD et DL.

2) CORPS (fig. 22 ; fig. 23 ; fig. 24 ; fig. 25 ; fig. 26).

$A_I = 2 A_{IV}$	, 1 ou 2 A_{IL}	, 2 A_{ID} ;
$A_{II} = 2 A_{IIV}$	, 1 A_{IIL}	, 3 A_{IID} ;
$A_{III} = 2 A_{IIIV}$	, 1 A_{IIIL}	, 1 A_{IIID} ;
$M = 1 MV$	, 2 ou 3 ML	, 2 MD ;
$P_I = 1 P_{IV}$		
$P_{II} = 1 P_{IIV}$	, 1 P_{IIL}	, 1 P_{IID} ;
$P_{III} = 1 \text{ ou } 2 P_{IIIV}$	, 2 à 5 P_{IIIL}	, 1 P_{IIID} .

FIG. 24. — *Cainocreadium labracis*. Papilles corporelles ventrales.

3) ACETABULUM (fig. 21-B ; fig. 24 ; fig. 25).

$S = 3 S_I, 6 S_{II}, 6 S_{III}$, ou $S = 4 S_I, 5 S_{II}, 6 S_{III}$.

4) QUEUE (fig. 26 ; fig. 27-A, B, C).

Généralement six papilles ventrales disposées deux par deux sur le moignon caudal, parfois sept papilles, une fois nous avons observé huit papilles. Les papilles n° 7 et n° 8 étaient dorsales.

FIG. 25. — *Cainocreadium labracis*. Papilles corporelles ventrales.

C) Comparaison avec la chétotaxie d'autres Opecoelidae et de familles proches (fig. 36).

Cainocreadium labracis appartient comme *Sphaerostoma bramae* à la famille des *Opecoelidae* et à la sous-famille des *Plagioporinae* ; ces deux cercaires sont donc très proches et leur chétotaxie en rend compte ; leur cycle C_I est très peu différent ; leur cycle C_{II} , leurs papilles AV-MV, S et U sont identiques.

Ces mêmes caractères se retrouvent chez les cercaires cotylicerques *Cercaria 10*, *11* et *12*, Richard, 1971, et *Cercaria micrura* décrite par M. Lambert, 1972.

Quelques caractères sont communs aux *Opecoelidae* et *Zoogonidae* ; c'est la présence d'une papille en C_{IV} et en $C_{II}4$. Par contre, l'acétabulum des *Opecoelidae* dont le dernier cycle porte six papilles, rappelle celui des *Allocreadiidae* et des *Lepocreadiidae*.

IV. - Description de *Diphterostomum brusinae* Zoogonidae

Cette cercaire provient d'un lot de *Nassa mutabilis* envoyé de Banyuls (Pyrénées-Orientales) par M. Amouroux que nous remercions vivement.

FIG. 28. — A) Morphologie générale de *Diphterostomum brusinae*. B) Détail de l'acetabulum, vue de profil ; — FIG. 29. — Flammes vibratiles imprégnées au protéinate d'argent.

A) Morphologie (fig. 28 A-B ; fig. 29).

Sa morphologie nous la fait identifier à *Diptherostomum brusinae* (Stossich, 1889), Stafford, 1905, dont Palombi, 1931, a décrit le cycle biologique. Ses flammes vibratiles ont été imprégnées au protéinate d'argent par J.-L. Albaret (cf. Albaret, 1973).

B) Chétotaxie.

1) RÉGION CÉPHALIQUE (fig. 30 ; fig. 31 ; fig. 32 ; fig. 33 ; fig. 34 ; fig. 35).

a) Papilles de la bouche :

$C_I = 1 C_{IV}, 2 \text{ ou } 3 C_{IL}, 1 C_{ID} ;$

$C_{II} = C_{II0}, 1 C_{II1}, 1 C_{II2}, 2 C_{II3} ;$

$C_{III} = 2 + 1 C_{III1}, 1 C_{III2}, 1 C_{III3}, 2 C_{III4}.$

$C_{IV} = 1 C_{IV1}, 2 C_{IV2}, 1 C_{IV3}.$

FIG. 30. — *Diptherostomum brusinae*. Papilles céphaliques et antécétabulaires d'une cercaire en vue ventrale.

b) Papilles du stylet :

$St = 2 + 3 StV, 27 St1, 4 + 4 StD \text{ et } DL.$

2) CORPS (fig. 32 ; fig. 33 ; fig. 34 ; fig. 35).

$A_I = 1 \text{ ou } 2 A_{IV}$

, 2 A_{IL}

, 1 $A_{ID} ;$

$A_{II} = 1 A_{IV}$

, 2 A_{IL}

, 1 $A_{ID} ;$

$A_{III} = 1 A_{IV}$

, 2 A_{IL}

, 1 $A_{ID} ;$

$M = 1 MV$

, 5 ML

, 1 $MD ;$

$P_I = 3 \text{ à } 4 P_{IV}$

, 3 à 4 P_{IL}

, 0 ou 1 $P_{ID} ;$

$P_{II} = 1 P_{IV}$

, 1 P_{IL}

, 1 $P_{ID} ;$

$P_{III} =$

, 8 à 9 $P_{III L}.$

FIG. 31. — *Diptherostomum brusinae*. Papilles céphaliques et antécétabulaires d'une cercaire en vue ventrale.

FIG. 32. — *Diptherostomum brusinae*. Papilles céphaliques et corporelles d'une cercaire en vue ventrale.

3) ACÉTABULUM (fig. 32 ; fig. 33).

La disposition observée sur nos préparations est :

$$S = 9 S_I + 2 S_{II}$$

Le cycle S_I porte une papille impaire médiane au pôle antérieur de l'acétabulum, flanqué à droite et à gauche de quatre papilles paires. J. Richard signale pour *Diptherostomum* sp., deux autres dispositions :

$$S = 2 \text{ ou } 4 S_I, 7 \text{ ou } 5 S_{II}, 2 S_{III}$$

FIG. 33. — *Diptherostomum brusinae*. Papilles céphaliques et corporelles d'une cercaire en vue de 3/4.

C) Comparaison avec les autres *Zoogonidae* et les cercaires de familles proches (fig. 36).

La comparaison de *Diptherostomum brusinae* et *Diptherostomum* sp., Richard, 1971, révèle quelques différences aux niveaux $A_{II}D$, $P_I V$, et S , mais l'identité qui existe entre leurs papilles C_I , C_{II} et $AV-MV$ laisse penser que ces deux cercaires appartiennent au même genre. Par contre, les deux *Diptherostomum* diffèrent de *Zoogonus* sp., Richard, 1971, par le nombre de papilles $C_I L$ et $C_{II} 3$; ceci rend compte d'une différence au niveau générique, mais l'identité des papilles $AV-MV$ indique que les trois cercaires appartiennent à la même famille.

FIG. 34 et 35. — *Diptherostomum brusinae*. Papilles dorsales du corps.

Conclusion.

La figure 36 récapitule la somme des caractères chétotaxiques que possèdent les cercaires que nous comparons ; ils s'opposent de façon précise à ceux des cercaires de Plagiorchioidea.

I. — Caractères chétotaxiques allocreadioides.

D'après quinze cercaires appartenant à six familles différentes : les Zoogonidae, les Opcoelidae, les cercaires rhodométopes, les Allocreadiidae, les Acanthocolpidae et les Lepocreadiidae.

— Nombre de papilles C_1D : 1.

- Nombre de papilles A₁D médio-dorsales : 0 chez les *Zoogonidae*, les *Opecoelidae*, les *Acanthocolpidae*, les *Lepocreadiidae* et les cercaires rhodométopes ;
1 chez les *Allocreadiidae*.
- Nombre de papilles U : ≥ 6 chez les cercaires urodèles.
- Papille impaire C₁₁0 : présente chez 13 cercaires.
— Absente chez *Cercaria doricha pigmentata*.
- Nombre de cycles S : 3 ou 4 chez douze cercaires ;
2 ou 3 chez les *Zoogonidae* ;
2 chez *Cercaria doricha pigmentata*, mais le 2^e cycle est composé de papilles doubles.

La disposition des papilles U permet de séparer les douze cercaires urodèles en cinq groupes correspondant à cinq familles :

- les *Opecoelidae* avec 6, 7 ou 8 papilles en cercle sur le moignon caudal ;
- les *Allocreadiidae* avec 8 papilles disposées à intervalles réguliers dans la moitié postérieure de la queue ;
- les rhodométopes avec 8 papilles disposées en deux groupes de 4 ;
- les *Acanthocolpidae* avec 6 ou 8 papilles dorsales et 14 papilles latérales ;
- les *Lepocreadiidae* avec 19 à 24 papilles médio-ventrales et 13 à 15 médio-dorsales.

II. — Caractères chétotaxiques plagiorchioïdes.

D'après vingt cercaires. Treize sont rattachées par J. Richard, 1971, à six familles différentes : les *Brachycoelidae*, les *Cephalogonimidae*, les *Dicrocoeliidae*, les *Lecithodendriidae*, les *Microphallidae*, et les *Plagiorchidae*. Trois, indéterminées par J. Richard, ont été rattachées par Ch. Bayssade-Dufour et C. Lang, 1973, à la famille des *Renicolidae* ; il s'agit de *Cercaria* 7, 8, 9, Richard, 1971 ; quatre demeurent indéterminées ; la comparaison porte donc au moins sur sept familles.

- Nombre de papilles C₁D : 2 à 3, excepté les *Microphallidae*, les *Lecithodendriidae*, les *Dicrocoeliidae*, les *Cephalogonimidae* et *Cercaria* 4.
- Nombre de papilles A₁D médio-dorsales : 2, excepté les *Lecithodendriidae* et les *Dicrocoeliidae*.
- Nombre de papilles U : 2 chez 19 cercaires ;
0 chez *Dicrocoelium dentriticum*.
- Papille impaire C₁₁0 : absente chez 18 cercaires ;
présente chez 2 *Plagiorchidae*.
- Nombre de cycles S : 0, 1 ou 2.

L'ensemble des caractères C₁D, A₁D, U, C₁₁O et S sépare donc aisément *Allocreadioidea* et *Plagiorchioidea*. Cet ensemble s'observe chez des familles possédant des cercaires très diverses : acerques, cotylicerques, leptocerques, anallocreadines, trichocerques, rhodométopes, pouvant se former, soit dans des sporocystes, soit dans des rédies. J. Richard comparant *Plagiorchioidea* et *Allocreadioidea* écrivait en 1971 : « Les *Allocreadioidea* semblent correspondre à un stade différent de l'évolution et nous serions tentés de les placer avant les *Plagiorchioidea*. »

D'après les données que nous possédons, il semble qu'à la notion linéaire d'antériorité ou de postériorité, il faille substituer celle de divergence à partir d'un tronc commun.

La conclusion qui découle de l'homogénéité chétotaxique des *Allocreadioidea* implique l'unité phylétique de cette superfamille associée à une grande diversité morphologique et biologique.

En cela elle s'oppose à la systématique de Dollfus qui ne groupe en superfamilles que des familles très proches tant au point de vue morphologique qu'au point de vue biologique. Ainsi, selon Dollfus, 1949, 1960 (et communication personnelle), il existe plusieurs phylums distincts : l'un a des cercaires issues de rédies et une vessie en I, c'est celui des « *Allocreadioidea* vrais » ; l'autre a des cercaires cotylicerques issues de sporocystes et à vessie en I, c'est celui des *Podocotyloidea*, d'origine plagiorchioïde ; le troisième a des cercaires acerques issues de sporocystes et à vessie en ballonnet, c'est celui des *Zoogonoidea*. Or, l'étude de la chétotaxie nous fournit des intermédiaires, c'est-à-dire des cercaires qui ont 1 ou 2 caractères chétotaxiques plagiorchioïdes mêlés à 4 ou 3 caractères allocreadioïdes et ces caractères atypiques ($C_{II}O$ absent ou S à deux cycles) s'observent chez deux familles qui ont en commun d'avoir des cercaires issues de sporocystes, comme les *Plagiorchioidea*. Mais nous ne pouvons admettre une coupure des *Allocreadioidea* en plusieurs superfamilles pour deux raisons :

1) Aux caractères atypiques $C_{II}O$ absent ou S à deux cycles des *Zoogonidae* et des cercaires rhodométopes (que Dollfus exclut des *Allocreadioidea*) sont associés des caractères typiquement allocreadioïdes que possèdent ensemble les « vrais » et les « faux » *Allocreadioidea*, ($C_1D = I$, A_1D médiodorsal = O ou I, U chez les urodèles ≥ 6) et que ne possèdent pas les *Plagiorchioidea*.

2) L'absence de papille $C_{II}O$ et la présence de deux cycles acétabulaires n'est pas liée à la naissance de cercaires dans des sporocystes ; les *Opecoelidae* issus de sporocystes possèdent la totalité des caractères chétotaxiques allocreadioïdes et rien ne les oppose chétotaxiquement aux « vrais » *Allocreadioidea* issus de rédies, représentés par les *Allocreadiidae*, les *Acanthocolpidae* et les *Lepocreadiidae*.

L'hypothèse que nous formulons sur l'origine et l'évolution des *Allocreadioidea* est illustrée sur la figure 37.

Dans l'ordre des *Plagiorchiiida*, deux superfamilles : les *Allocreadioidea* et les *Plagiorchioidea* dériveraient d'un tronc commun inconnu. Très tôt, une série de caractères chétotaxiques seraient différentiels entre ces deux superfamilles (C_1D , A_1D , U, $C_{II}O$, S) alors que d'autres caractères chétotaxiques mais portant sur des niveaux différents ainsi que des caractères morphologiques et biologiques seraient beaucoup plus lents à apparaître et se fixer.

Ainsi, les *Allocreadioidea* les plus primitifs auraient un mode de formation de cercaires identique à celui qui s'observe dans le tronc commun et dans la totalité de l'autre superfamille : celle des *Plagiorchioidea*.

A l'appui de cette hypothèse, nous constatons qu'il existe la corrélation suivante : à une chétotaxie de type primitif, c'est-à-dire dans laquelle la symétrie dorso-ventrale est encore très nette, est liée une origine des cercaires dans des sporocystes et un reliquat de caractères chétotaxiques plagiiorchioides ($C_{11}O$ absent ou $S = 2$ cycles) parmi les caractères allocreadioides.

FIG. 37. — Evolution possible de la superfamille des Allocreadioidea.

Ceci s'observe chez les *Zoogonidae* et les cercaires rhodométopes ; ces deux familles seraient donc proches du branchement allocreadioide-plagiiorchioide. A l'opposé, on constate qu'à une chétotaxie de type évolué, c'est-à-dire dans laquelle la symétrie dorso-ventrale est très altérée ou a disparu, est associée une origine des cercaires dans des rédies et la totalité des caractères typiquement allocreadioides. Ceci s'observe chez les *Acanthocolpidae* et les *Lepocreadiidae* ; ces deux familles seraient donc extrêmement éloignées des *Plagiiorchioidea* et, effectivement, elles sont sans lien apparent avec eux.

Entre ces extrêmes se trouvent les *Opecoelidae* et les *Allocreadiidae*. Or, leur symétrie dorso-ventrale est moins nette que celle des *Zoogonidae* et des rhodométopes et, cependant, plus apparente que chez les *Acanthocolpidae* et les *Lepocreadiidae*. En même temps, les *Opecoelidae* et les *Allocreadiidae* ont tous les caractères allocreadioides, mais les uns naissent dans des sporocystes (les *Opecoelidae*) et les autres dans des rédies (les *Allocreadiidae*).

Ainsi, nous pensons qu'à partir de la bifurcation allocreadioïde se sont différenciés d'abord les *Zoogonidae* et les cercaires rhodométopes, ensuite les *Opecoelidae* et les *Allocreadiidae* et enfin les *Acanthocolpidae* et les *Lepocreadiidae*.

Les *Allocreadioidea* primitifs correspondent approximativement aux *Zoogonoidea* admis par Dollfus, les *Allocreadioidea* moyennement évolués aux « faux *Allocreadioidea* » de Dollfus et les *Allocreadioidea* très évolués aux « vrais *Allocreadioidea* » de Dollfus : il existe donc un parallélisme entre sa systématique et celle qui permet d'élaborer la chétotaxie, mais la chétotaxie fournit des arguments pour confirmer la conception unitaire de La Rue, 1957, sur les *Allocreadioidea* et non la conception pluraliste.

Bibliographie

- ALBARET (J.-L.), 1973. — Imprégnation des formations ciliaires de l'appareil excréteur des Cercaires par le protéinate d'argent. *C.R. Acad. Sci.* (Paris), 276, 1453-1454.
- BAYSSADE-DUFOUR (Ch.), 1973. — Chétotaxie de la cercaire rhodométopé : *Cercaria doricha pigmentata*, Wright, 1956. Hypothèse sur sa position systématique. *C.R. Acad. Sci.* (Paris), 276, 1189-1192.
- et LANG (C.), 1973. — Chétotaxie d'une cercaire de *Renicolidae* : *Cercaria roscovita*, Stunkard, 1932. *Bull. Mus. Hist. Nat.* (Paris), Zool. 98, 3^e sér., 713-718.
- CABLE (R. M.), 1956. — *Opistholebes diodontis* n. sp. its development in the final host, the affinities of some amphistomatous trematodes from marine fishes and the allocreadioid problem. *Parasitology*, 46, 1-13.
- et HUNNINEM (A. V.), 1942. — Studies on *Deropristis inflata* (Molin), its life history and affinities to trematodes of the family *Acanthocolpidae*. *Biol. Bull.*, 82 (2), 292-312.
- DOLLFUS (R.-Ph.), 1949. — Sur une cercaire ophtalmoxiphidiocerque *Cercaria isopori* A. loss, 1894, et sur la délimitation des *Allocreadioidea*. *Ann. Parasit. hum. comp.*, 24 (5-6), 424-435.
- , 1960. — Recherches expérimentales sur *Nicola gallica* (R.-Ph. Dollfus, 1941) R.-Ph. Dollfus, 1958, sa cercaire cotylicerque et sa métacercaire progénétique. Observations sur la famille des *Coitocaecidae*, Y. Ozaki, 1928, s.f. *Coitocaecinae*, F. Poche, 1926, *Trematoda Podocotyloidea* et sur les cercaires cotylicerques d'eau douce et marines. *Ann. Parasit. hum. comp.*, 35 (1-2), 65-117.
- et EUZET (L.), 1964. — Sur *Cercaria cotylura*, Alex Pagenstecher, 1862, cercaire cotylicerque du groupe de *Cercaria pachycerca*, Diesing, 1858. *Ann. Parasit. hum. comp.*, 39 (6), 775-782.
- DUJARDIN (F.), 1845. — Histoire naturelle des Helminthes ou vers intestinaux. Paris, 645 p.

- HOPKINS (S.H.), 1937. — A new type of *Allocreadiid* cercaria: the cercariae of *Anallocreadium* and *Microcreadium*. *J. Parasit.*, 23, 94-97.
- LAMBERT (M.), 1972. — Recherches sur la biologie des Trématodes dont *Bythinia tentaculata* (Mollusque prosobranche) représente le premier hôte intermédiaire dans la région de Montpellier. *Thèse médecine*, Montpellier, 198 p.
- MAILLARD (C.), 1971. — Cycle évolutif de *Cainocreadium labracis* (Dujardin, 1845) (Trematode *Allocreadiidae*). *C.R. Acad. Sci. (Paris)*, 272, 3303-3306.
- MOLIN (R.), 1859. — Prospectus helminthum, quae in parte secunda prodromi faunae helminthologicae Venetae continentur. *Sitz. ber. K. Akad. Wiss. Wien. Math-Naturw. Cl.*, 33 (26), 287-302.
- MONTICELLI (F.S.), 1914. — Ricerche sulla *Cercaria setifera* di Joh. Müller. *Atti della R. Accademia delle Scienze fisiche e matematiche di Napoli*, 15 (2), 48 p., 5 pl.
- ODHNER (T.), 1902. — Mitteilung zur kenntnis der Distomen. *Centralbl. Bakt.* 1, 31, 58-68.
- PALOMBI (A.), 1931. — Rapporti genetici tra *Lepocreadium album* Stossich e *Cercaria setifera* (non Hoh. Müller) Monticelli. *Boll. zoologia*, 2, 165-171.
- PAGENSTECHER (A.), 1862. — Vorläufige Mittheilungen über untersuchung einiger niedern seethiere aus cett. 3) Ueber *Cercaria cotylura*. *Verhandl. des Naturhistorisch-medizinischen Vereins in Heidelberg. Bd II. Heft.*, 6 (83), 210-211.
- RICHARD (J.), 1971. — La chétotaxie des cercaires. Valeur systématique et phylétique. *Mens. Mus. Nat. Hist. Nat. A. Zoologie*, 67, 179 p.
- SEITNER (P.G.), 1951. — The life history of *Allocreadium ictaluri*, Pearse, 1924 (*Trematoda: Digenea*). *J. Parasit.*, 37, 223-244.
- STUNKARD (H.W.), 1964. — Studies on the trematode genus *Renicola*: observations on the life history, specificity and systematic position. *Biol. Bull.*, 126 (3), 467-489.
- WERDING (B.), 1969. — Morphologie, Entwicklung und ökologie digener Trematoden-Larven der Strandschnecke *Littorina littorea*. *Mar. Biol.*, 3 (4), 306-333.
-