

# Démonstration expérimentale d'un cycle biologique à quatre hôtes obligatoires chez les Trématodes Hémiurides

par N. KECHEMIR

Département de Biologie animale (Directeur : C. COMBES), Centre Universitaire,  
F 66025 Perpignan Cedex.

## Résumé.

Des recherches sur la transmission du Trématode Hémiuride *Halipegus ovocaudatus* en conditions expérimentales et naturelles montrent que :

— le miracidium évolue en sporocyste produisant des rédies chez le Mollusque *Planorbis planorbis* ;

— les cercaires cystophores évoluent en mésocercaires dans l'hémocœle de Crustacés Copépodes ou éventuellement Ostracodes lorsqu'elles sont consommées par ceux-ci ;

— les mésocercaires évoluent en métacercaires dans le mésentéron de larves d'Odonates, Zygoptères et Anisoptères, lorsque ces dernières consomment les Copépodes ;

— les métacercaires deviennent adultes chez l'Amphibien *Rana ridibunda perezi*, après consommation des imagos d'Odonates.

Les quatre hôtes (Mollusque — Crustacé — Odonate — Amphibien) sont obligatoires dans le cycle car il est impossible d'infester directement l'Odonate à partir du Mollusque ou l'Amphibien (qu'il s'agisse du têtard ou de l'adulte) à partir des Copépodes.

Les divers stades du cycle biologique d'*H. ovocaudatus* sont décrits et les modalités de cette transmission à 4 hôtes obligatoires sont comparées à celles des autres espèces d'*Halipegus* et à celles des Trématodes en général. La valeur adaptative de l'allongement du cycle est discutée dans le cadre de la conquête des hôtes terrestres par les Trématodes Hémiurides.

---

Reçu le 18 juillet 1977.

### Summary.

#### Experimental demonstration of a life cycle with four obligatory hosts among the Hemiurid Trematodes.

Research on the transmission of the Hemiurid Trematode *Halipegus ovocaudatus* in experimental and natural conditions demonstrates the following:

— the miracidium grows into a sporocyst producing rediae in the Mollusc *Planorbis planorbis*;

— the cystophorous cercariae become mesocercariae in the hemocœle of Copepods or finally Ostracodes when swallowed;

— the mesocercariae become metacercariae in the mesenteron of larval Odonates (Zygoptera and Anisoptera) when these larvae swallow the Crustacea;

— the metacercariae become adults in the Amphibian *Rana ridibunda perezii* which feeds on dragonflies.

The four hosts (Mollusc — Crustacean — Odonat — Amphibian) are obligatory in the life cycle for it is impossible to infect the Insects directly with the cercariae or the frog (tadpoles as well as adults) with the mesocercariae.

The different stages of the life cycle of *H. ovocaudatus* are described and the mode of the transmission is compared with the other species of *Halipegus* and with the Trematodes in general. The adaptative value of the lengthening of the cycle is discussed from the point of view of the conquest of terrestrial hosts by the Hemiurid Trematodes.

## I. - Introduction

On peut distinguer les étapes suivantes dans la connaissance du cycle des *Halipegus* (Trematoda, Hemiuroidea):

En Europe, Leuckart (1896) considère que *Cercaria cystophora* Wagener, 1866 est la cercaire de *Distomum ovocaudatum* Vulpian, 1860 (= *Halipegus ovocaudatus*). Sinitzin (1905) découvre dans l'hémocœle de *Calopteryx virgo* L. (Odonate) une métacercaire qu'il identifie à *H. ovocaudatus* et formule l'hypothèse d'un cycle Planorbe — Odonate — Amphibien. Pavlyuk (1973) assimile à *H. ovocaudatus* une métacercaire récoltée dans le mésentéron de larves et imagos de plusieurs espèces d'Odonates.

En Amérique, Krull (1933, 1935) signale la présence dans le cycle d'*H. occidualis* Stafford, 1905, d'un Crustacé Copépode et suppose sans le démontrer expérimentalement que le cycle se déroule chez ces hôtes: Mollusque — Copépode — Odonate — Amphibien. Macy, Cook et Demott (1960), signalent chez la même espèce l'intervention d'un Ostracode à la place du Copépode et assimilent l'Odonate à un hôte paraténique. Thomas (1937, 1939) démontre que *H. eccentricus* Thomas, 1937, est transmis directement par les Copépodes parasités aux têtards de l'hôte définitif; l'Odonate interviendrait accidentellement à la place du Copépode. Rankin, (1944) donne pour *H. amherstensis* Rankin, 1944, un schéma comparable au précédent.

En Asie, Nath et Pande (1971) découvrent chez les Libellules des métacercaires progénétiques qu'ils qualifient d'adulte d'*H. mehransis* Srivastava, 1933, mais ne formulent aucune hypothèse sur le mode de transmission.

Si on résume ces données, on peut considérer que les seuls éléments précis concernent les *Halipegus* américains pour lesquels un cycle à trois hôtes (Mollusque — Copépode — Amphibien) est clairement démontré, l'Odonate paraissant intervenir soit pour remplacer le Copépode (?) soit comme un hôte paraténique. Pour l'espèce européenne *H. ovocaudatus*, on se rend compte qu'aucune étude cohérente n'a été faite ; de nombreux auteurs parmi lesquels Dollfus (1933), Dawes (1956), Reichenback-Klinke (1961) considèrent qu'il s'agit d'un cycle à trois hôtes. Szidat (1956) le considère à quatre hôtes. Plus prudents, Skrjabin et Gouchanskaia (1959) supposent un cycle à 2 possibilités, soit à quatre hôtes (Mollusque — Copépode — Odonate — Amphibien), soit à trois hôtes du type américain.

Nous avons entrepris l'étude de la transmission d'*H. ovocaudatus* expérimentalement et dans les conditions naturelles.

## II. - Description des stades du cycle de *H. ovocaudatus*

### Adulte (fig. 1 F) :

Les caractères morphologiques et anatomiques de nos exemplaires correspondent à ceux de l'espèce *H. ovocaudatus* tels qu'ils sont rapportés par Yamaguti (1971) et divers auteurs.

Les mensurations de 13 exemplaires adultes récoltés chez des Grenouilles (*Rana ridibunda perezi* Seoane, 1885) des environs de Perpignan sont les suivantes :

Longueur du corps : 4,4 à 7,6 mm (5,92) ; largeur du corps : 1,3 à 1,9 mm (1,53) ; ventouse orale : 320 à 686  $\mu\text{m}$  (562) ; ventouse ventrale : 834 à 1029  $\mu\text{m}$  (926) ; rapport ventousaire moyen : 0,57 ; diamètre du pharynx : 171 à 217  $\mu\text{m}$  (187) ; testicules : 537 à 1 000  $\mu\text{m}$  (821) ; ovaire : 343 à 800  $\mu\text{m}$  (545).

### Œuf (fig. 2 A) :

L'œuf est de couleur ocre ; la coque operculée se termine par un long filament rectiligne. Les mensurations sont les suivantes :

Longueur : 57 à 71  $\mu\text{m}$  (62) ; largeur : 22 à 31  $\mu\text{m}$  (27) ; filament : 40 à 111  $\mu\text{m}$  (72).

### Miracidium (fig. 2 B) :

Dans le déroulement naturel du cycle, le miracidium n'éclôt que lorsque l'œuf est mangé par le Mollusque. Le miracidium sorti expérimentalement de sa coque est de forme allongée et recouvert dans sa totalité d'une enveloppe portant une fine spinu-

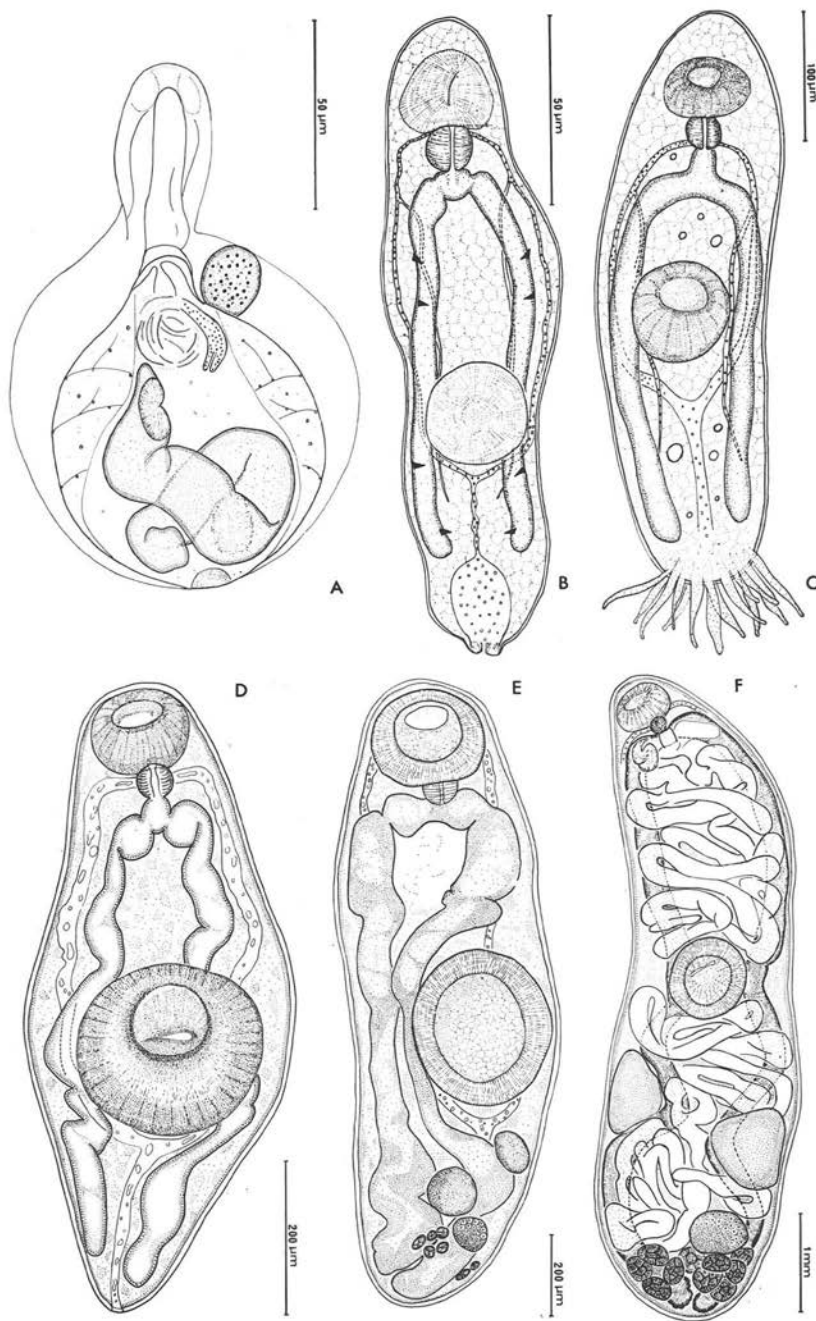


FIG. 1. — *Halipegus ovocaudatus*.

A : cercaire dans son cyste ; B : cercaire éjectée du cyste ; C : mésocercaire (stade présent dans la cavité générale des Copépodes) ; D : métacercaire (stade présent dans le mésenteron des Odonates) ; E : juvénile expérimental, non ovigère, de 26 jours ; F : adulte.

lation. Cette enveloppe ne persiste pas ; quelques minutes après la sortie, elle se détache dans la région postérieure d'abord et se divise ensuite en deux suivant un axe longitudinal, observation déjà faite par Creutzburg (1890).

A l'extrémité antérieure, le miracidium possède une couronne de quatre rangées d'épines disposées en quinconce ; leur longueur diminue de la rangée la plus antérieure à la plus extérieure ; les épines centrales sont au nombre de 12. L'extrémité antérieure du miracidium subit des invaginations et évaginations qui semblent le faire progresser.

Les canaux de quatorze glandes unicellulaires (réparties en deux groupes de sept) débouchent dans le terebratorium. Au centre de ces orifices s'ouvre une grosse glande, opaque, d'apparence granuleuse, qui occupe le tiers antérieur du miracidium. Pour Leuckart (1886), cette glande est l'équivalent d'un tube digestif. Manter (1926) a remis en question cette interprétation et Thomas (1939) pense que les sécrétions de cette glande ont une action dissolvante sur les tissus du Mollusque.

Deux cellules flammes sont visibles dans la région postérieure.

#### Sporocyste (fig. 2 D) :

Le sporocyste immobile se présente sous la forme d'un sac allongé. La longueur de l'unique sporocyste, à maturité, que nous avons observé est de 250  $\mu$ m. Le sporocyste produit de 70 à 140 rédies.

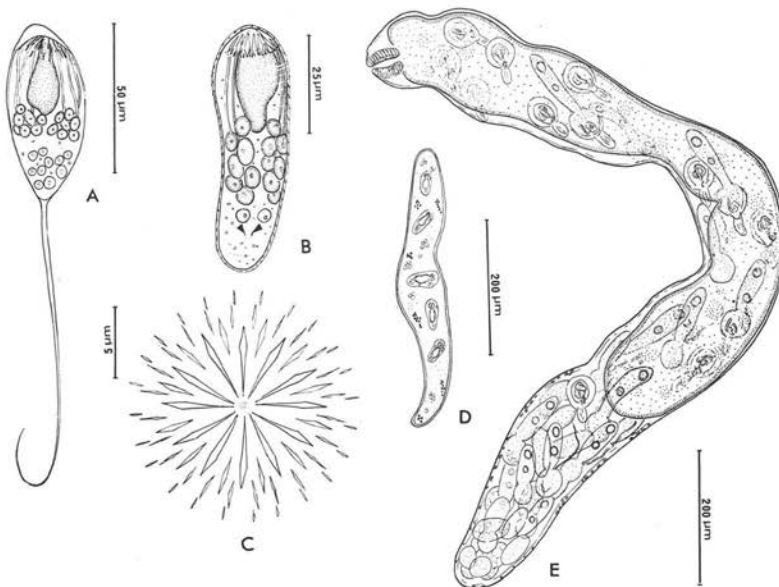


FIG. 2. — *Halipegus ovocaudatus*.

A : œuf ; B : miracidium ; C : épines antérieures du miracidium en vue apicale ; D : sporocyste ; E : rédie mûre.

**Rédie (fig. 2 E) :**

Les rédies envahissent la glande digestive du Gastéropode.

Elles sont de forme allongée, dépourvues de tout appendice, effilées vers l'arrière et peu mobiles.

Au pharynx légèrement ovale fait suite un cæcum digestif coloré en ocre qui occupe les 2/3 de la longueur de la rédie. Dans l'espace laissé libre par le cæcum digestif, on observe des cercaires à différents stades de développement, depuis le stade embryonnaire représenté par une masse cellulaire jusqu'à la cercaire, ayant terminé son évolution et incluse dans le cyste formé par la région caudale.

Les mensurations d'une quinzaine de rédies sont les suivantes :

Longueur : 1,08 à 2,25 mm (1,60) ; largeur : 190 à 630  $\mu\text{m}$  (360) ; cæcum digestif : 820 à 1 500  $\mu\text{m}$  (1 110) ; rapport moyen cæcum digestif/longueur : 0,69 ; pharynx : diamètre antéro-postérieur : 40 à 62  $\mu\text{m}$  (53), diamètre transversal : 38 à 50  $\mu\text{m}$  (49).

**Cercaire dans son cyste (fig. 1 A) :**

Lorsqu'elle est émise par le Planorbe, la cercaire est incluse dans un cyste (ou chambre caudale ou encore « cercariocyst » selon Macy, Cook et Demott, 1960) globuleux, transparent, pourvu d'un manchon ou poignée terminale.

Dès leur émission, les cystes tombent au fond de l'eau et restent immobiles, manchon toujours dirigé vers la surface de l'eau.

Les mensurations du cyste, prises sur quinze individus vivants sont les suivantes : diamètre du cyste : 71 à 102  $\mu\text{m}$  (95) ; longueur du manchon : 42 à 71  $\mu\text{m}$  (57).

Le corps cercarien se replie, en formant une boucle, dans une petite cavité isolée de l'enveloppe externe du cyste par un espace délimité par deux parois. Cet espace rempli de granulations est maintenu par de fines cloisons transversales ; contre l'enveloppe externe du cyste, à proximité du manchon apparaît un corps granuleux sphérique. Entre le corps cercarien et le manchon, un tube enroulé sur lui-même correspond au tube éjecteur. Des coupes sériées réalisées sur des cercaires naturellement émises nous ont montré que la partie basale du tube éjecteur est en continuité avec le manchon. Lorsqu'il s'évagine à travers le manchon, il atteint une longueur allant de 200 à 371  $\mu\text{m}$  (310). Son extrémité présente (sur une longueur de 54  $\mu\text{m}$  environ) une zone très granuleuse ; la base légèrement renflée de ce tube est elle aussi granuleuse, mais beaucoup plus faiblement. Lors de l'éjection, les cercaires sont filiformes et présentent d'abord l'extrémité antérieure.

**Cercaire éjectée du cyste (fig. 1 B) :**

Il est aisé d'obtenir l'éjection de la cercaire par de légères pressions exercées sur le cyste.

La cercaire éjectée a un corps très déformable et présente un tégument qui est entièrement lisse. La ventouse orale, légèrement triangulaire, est subterminale. La ventouse ventrale se situe dans la moitié postérieure du corps. Les cæcums digestifs qui font suite au pharynx longent les côtés du corps et n'atteignent pas l'extrémité postérieure.

L'appareil excréteur comprend deux canaux collecteurs débutant dans la région post-acétabulaire, remontant latéralement jusqu'au niveau de la bifurcation des cæcums digestifs puis redescendant pour se rejoindre à un point situé en arrière de l'acétabulum ; de cette jonction part un court canal qui aboutit à la vessie excrétrice. Les deux anses antérieures sont réunies par une commissure qui passe derrière le pharynx ; l'orifice excréteur est entouré de grandes cellules qui lui donnent un aspect de rosette lorsqu'il est vu de face. Quatre paires de cellules flammes ont été observées.

Les mensurations prises sur 15 individus vivants sont les suivantes :

Longueur du corps : 114 à 228  $\mu\text{m}$  (175) ; largeur du corps : 25 à 45  $\mu\text{m}$  (33) ; ventouse orale : 18 à 30  $\mu\text{m}$  (22) ; ventouse ventrale : 18 à 40  $\mu\text{m}$  (23) ; rapport ventousaire moyen : 0,95 ; diamètre du pharynx : 10 à 17  $\mu\text{m}$  (13).

MÉSOCERCAIRE (stade présent dans la cavité générale des Copépodes) (1) (*fig. 1 C*) :

La mésocercaire, libre dans la cavité générale du Copépode, présente un corps allongé. Le tégument est dépourvu de toute spinulation. La ventouse orale circulaire est subterminale ; l'acétabulum circulaire également se trouve au milieu du corps.

Les cæcums digestifs, colorés en orange vif, atteignent l'extrémité postérieure ; leur coloration est due à l'absorption de globules lipidiques orangés contenus dans l'hémocœle du Copépode.

L'appareil excréteur est semblable à celui de la cercaire, mais possède en plus des digitations en bouquet qui sortent du pore excréteur ; ces digitations sont granuleuses avec une extrémité parfois renflée en bouton ; leur nombre se limite à quatorze-quinze.

Les mensurations d'une quinzaine de spécimens âgés en moyenne de vingt jours sont les suivantes :

Longueur du corps : 257 à 457  $\mu\text{m}$  (345) ; largeur du corps : 65 à 111  $\mu\text{m}$  (86) ; ventouse orale : 40 à 65  $\mu\text{m}$  (47) ; ventouse ventrale : 54 à 90  $\mu\text{m}$  (68) ; rapport ventousaire moyen : 0,70 ; diamètre du pharynx : 17 à 28  $\mu\text{m}$  (23).

MÉTACERCAIRE (stade présent dans le mésenteron des Odonates) (*fig. 1 D*) :

Le corps est sublosangique aplati, donc nettement différent de celui de la mésocercaire. L'extrémité postérieure est moins arrondie que l'extrémité antérieure. Le tégument est épais, mais entièrement lisse. Les deux ventouses sont circulaires.

(1) Le terme de « mésocercaire » ne semble avoir été employé que chez les *Strigeoidea*, chez lesquels il désigne précisément un stade intermédiaire entre la cercaire libre et la métacercaire infestante ; nous pensons qu'il n'y a pas de raison de réserver ce terme à un ordre privilégié de Trématodes.

Les cæcums digestifs, beaucoup plus longs que ceux de la mésocercaire, sont sinueux et arrivent très près de l'extrémité postérieure. Ils perdent la coloration orangée qu'ils avaient au stade précédent.

L'appareil excréteur diffère de celui de la mésocercaire par l'absence de digitations en bouquet.

Nous donnons ci-après les mensurations de huit individus trouvés dans le mésenteron des larves d'Odonates puis celles de huit individus trouvés dans le mésenteron des imago, tous provenant d'infestations naturelles.

Métacercaires récoltées chez les Odonates — larves :

Longueur du corps : 457 à 800  $\mu\text{m}$  (620) ; largeur du corps : 194 à 343  $\mu\text{m}$  (274) ; ventouse orale : 80 à 125  $\mu\text{m}$  (109) ; ventouse ventrale : 171 à 257  $\mu\text{m}$  (200) ; rapport ventousaire : 0,54 ; diamètre du pharynx : 40 à 68  $\mu\text{m}$  (47).

Métacercaires récoltées chez les Odonates — imagos :

Longueur du corps : 531 à 999  $\mu\text{m}$  (802) ; largeur du corps : 257 à 411  $\mu\text{m}$  (359) ; ventouse orale : 85 à 171  $\mu\text{m}$  (123) ; ventouse ventrale : 177 à 314  $\mu\text{m}$  (240) ; rapport ventousaire : 0,51 ; diamètre du pharynx : 37 à 68  $\mu\text{m}$  (50).

On voit que la croissance de la métacercaire se poursuit après la métamorphose.

### III. - Données expérimentales

Le but de notre recherche était de déterminer si le cycle d'*Halipegus ovocaudatus* est un cycle à trois hôtes, un cycle à trois hôtes avec possibilité d'un hôte paratélique ou un cycle à quatre hôtes obligatoires.

Dans cette perspective, l'infestation du Mollusque, premier hôte intermédiaire, ne présentait que peu d'intérêt puisque c'est la seule partie du cycle qui ne posait aucun problème. Nous avons donc fait porter nos recherches sur :

- l'infestation du Copépode ;
- l'infestation de l'Odonate ;
- l'infestation de l'Amphibien.

#### A. — Matériel et méthodes :

Les Crustacés ont été infestés à partir de cercaires émises par des Planorbes (*Planorbis planorbis* L.) naturellement parasités. Les Copépodes [essentiellement l'espèce *Microcyclops varicans rubellus* (Liljeborg, 1901)] et les Ostracodes provenaient de biotopes où le taux de parasitisme naturel ne dépasse jamais 1 pour 500. L'infestation a été réalisée en mettant en présence pendant vingt-quatre heures des Copépodes en nombre connu avec les cercaires émises par les Planorbes.



Les larves d'Odonates ont été infestées à partir de mésocercaires obtenues expérimentalement chez des Copépodes. Ces larves provenaient sans exception d'un biotope (Ille-sur-Têt) où le cycle d'*H. ovocaudatus* ne peut se dérouler en l'absence du Mollusque, premier hôte intermédiaire. Deux types d'expériences ont été réalisées, le premier consistant à placer dans un même aquarium pendant plusieurs jours des Planorbes parasités et des larves d'Odonates, le second consistant à ajouter des Copépodes sains aux organismes précédents.

Les Amphibiens ont été infestés soit à partir de mésocercaires obtenues expérimentalement chez les Copépodes, soit à partir de métacercaires extraites d'Odonates Zygoptères et Anisoptères parasités naturellement. Les têtards provenaient d'élevages réalisés depuis l'œuf au laboratoire. Les Amphibiens adultes ont été récoltés dans un biotope (Maury) où des lots témoins examinés en différentes saisons ont démontré l'absence constante d'*H. ovocaudatus*. L'infestation des têtards a été tentée soit en mettant en présence ces derniers avec des Copépodes parasités soit en introduisant les Copépodes parasités ou les mésocercaires dans la bouche des têtards. L'infestation des grenouilles a été faite en déposant les Copépodes parasités ou les métacercaires extraites des Odonates directement sous la langue.

#### B. — Infestation du Copépode :

La majorité de nos expériences (15) a été faite avec des cercaires fraîchement émises ; elles ont mis en jeu un total de 175 Copépodes sains. Nous avons obtenu 76 Copépodes infestés contre 26 sains, les 74 autres étant morts.

En ne tenant compte que des individus récupérés vivants, le pourcentage d'infestation est donc de 74,5 %. La forte mortalité observée est due en grande partie à l'infestation elle-même car le protocole utilisé favorise des hyperinfestations léthales. Le pourcentage de réussite est donc en fait supérieur au chiffre donné.

Avec les Ostracodes, nous avons obtenu un unique résultat positif.

Les Copépodes infestés montrent dans l'hémocœle du céphalothorax un nombre de cercaires variant de un à neuf, le nombre le plus fréquent étant de deux à quatre ; lorsque ces cercaires sont nombreuses, elles peuvent envahir l'abdomen.

Les cercaires d'*Halipegus ovocaudatus* vivent au moins 41 jours à 14°. Vingt-six jours après leur émission, ces cercaires sont encore infestantes, mais le pourcentage d'infestation des Copépodes ne s'élève qu'à 10 %.

Le mécanisme de la pénétration des cercaires ne peut pas être étudié directement en raison de sa très grande rapidité, mais nous avons pu déterminer avec certitude que :

— la cercaire emprunte le tube éjecteur (contrairement à ce qu'on observe chez *H. amherstensis*) ;

— la cercaire se trouve dans l'hémocœle immédiatement après l'infestation et n'est jamais trouvée dans le tube digestif ;

— le cyste est avalé par le Copépode.

On peut donc conclure que la cercaire est injectée directement dans l'hémocœle lorsque le cyste est consommé par le Copépode.

Les cercaires évoluent en mésocercaires dans l'hémocœle de leur hôte. Elles atteignent leur taille maximale vingt jours en moyenne après l'infestation. Nous supposons qu'elles sont alors parvenues à leur stade infestant.

### C. — Infestation de l'Odonate :

Le problème est de savoir si les Odonates peuvent être infestés à partir des Copépodes porteurs de mésocercaires ou s'ils peuvent contracter le parasite par consommation directe des cercaires. Dans le premier cas, ils représenteraient un troisième hôte intermédiaire ; dans le second, ils représenteraient un deuxième hôte intermédiaire vicariant du Copépode.

Toutes les expériences réalisées en mettant côte à côte des Planorbes émettant des cercaires et des larves d'Odonates (Zygoptères et Anisoptères) indemnes se sont soldées par un échec : nous n'avons jamais trouvé de parasite, que ce soit dans l'hémocœle ou dans le tube digestif des larves.

Par contre, les expériences mettant en présence des Planorbes, des Copépodes et des larves d'Odonates indemnes ont abouti à l'infestation de 35 à 60 % des Odonates suivant les cas. Les métacercaires ont été trouvées dans le mésenteron des libellules au plus tôt 25 jours après la mise en route de l'expérience, ce qui confirme le délai de maturation nécessaire d'une vingtaine de jours chez le crustacé. Les métacercaires obtenues dans ces conditions sont d'ailleurs extrêmement petites (355 à 594  $\mu\text{m}$ /150 à 222  $\mu\text{m}$ ), ne dépassant guère les dimensions des mésocercaires.

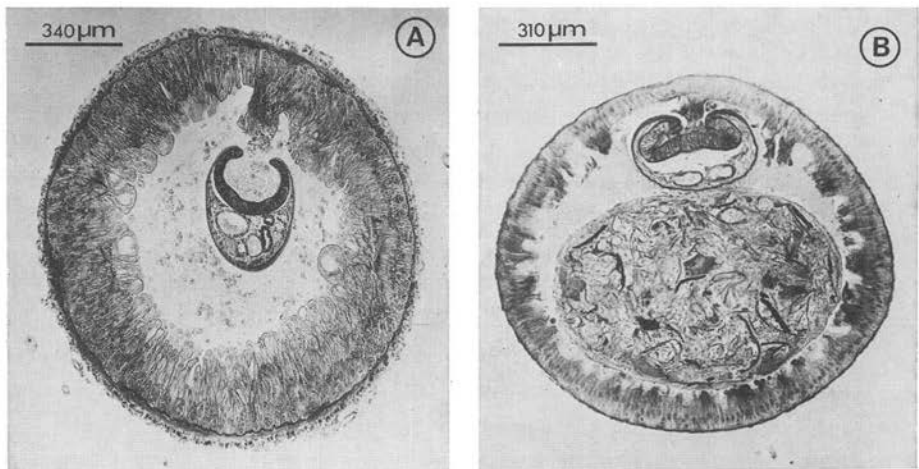


FIG. 3. — Localisation de la métacercaire dans le mésenteron des Odonates (coupes transversales).

A : chez la larve ; B : chez l'imago (la métacercaire se glisse entre l'épithélium intestinal et la membrane péritrophique).

L'évolution de la métacercare se fait en totalité dans le mésenteron de l'insecte et jamais dans l'hémocœle. Cette évolution se traduit principalement par le passage de la forme subcylindrique de la mésocercare à la forme losangique aplatie de la métacercare, par une augmentation de la taille, la perte de la coloration orangée des cœcums digestifs et la disparition des expansions externes de la vessie excrétrice.

Chez l'Odonate larvaire, la métacercare est accrochée par sa ventouse aux replis de l'épithélium intestinal (*fig 3 A*). Aussi bien par la capture dans la nature que par l'expérimentation, nous avons déterminé que la métacercare n'est pas affectée par la métamorphose et subsiste chez l'imago. Chez ce dernier, elle se glisse entre la membrane péritrophique et l'assise des cellules épithéliales (*fig. 3 B*).

#### D. — Infestation de l'Amphibien :

Dans les conditions naturelles, l'hôte qui héberge *H. ovocaudatus* dans notre région est l'Amphibien anoure *Rana ridibunda* Seoane, 1885.

Sachant que les stades larvaires d'*H. ovocaudatus* se trouvent d'une part chez les Copépodes (mésocercare), d'autre part chez les Odonates (métacercare), on peut imaginer que l'un et l'autre soient infestants pour l'Amphibien ; de plus, l'Amphibien pourrait contracter le parasite soit à l'état de têtard, soit à l'état adulte.

Ces considérations nous ont amenés à tenter :

— l'infestation des têtards par les mésocercaires ;

— l'infestation des adultes par les mésocercaires et par les métacercaires.

Quelle que soit la méthode utilisée, les infestations du têtard par les mésocercaires se sont toujours révélées négatives (à chaque examen, le tube digestif, notamment la partie située entre l'estomac et la bouche, a été minutieusement observée à la loupe binoculaire).

De même toutes les tentatives faites pour infester les grenouilles adultes par des Copépodes, porteurs de mésocercaires, se sont soldées par un échec.

Par contre, l'infestation a été réussie facilement à partir des métacercaires des Odonates ; sur les grenouilles infestées, certaines métacercaires sont restées fixées quelques heures (jusqu'à 24 h), d'autres une semaine et chez deux individus les métacercaires ont évolué en adulte :

— un premier individu a été infesté le 21/6/1974 par trois métacercaires ; après 26 jours d'infestation, l'un des immatures obtenu a été fixé et monté *in toto* (*fig. 1 E*), il avait pour dimensions :

Longueur du corps : 1,475 mm ; largeur du corps : 462  $\mu\text{m}$  ; ventouse orale : 286/231  $\mu\text{m}$  ; ventouse ventrale : 352/385  $\mu\text{m}$  ; pharynx : 99/88  $\mu\text{m}$  ; testicules : 99/77  $\mu\text{m}$  et 121/99  $\mu\text{m}$  ; ovaire : 83/88  $\mu\text{m}$ .

Une métacercaire a évolué en adulte dans lequel des œufs colorés en ocre ont été visibles dans l'utérus à partir du 23/8/1974, c'est-à-dire 2 mois après l'infestation. Cet adulte est resté accroché à son hôte jusqu'au 15/9/1975 ; nous l'avons donc gardé en laboratoire pendant 14 mois et 25 jours ;

— un deuxième individu a été infesté le 1/7/1974 par quatre métacercaires. Un examen fait le 10/7/1974 a montré la présence d'une métacercaire. Cette dernière a évolué en adulte qui est devenu ovigère à partir du 9/9/1974, soit 2 mois et 6 jours après l'infestation. Il est resté attaché à son support jusqu'au 29/7/1976, c'est-à-dire pendant 2 ans et 28 jours.

Dans les conditions naturelles, il est clair que la métacercaire n'est libérée qu'au niveau de l'estomac de l'Amphibien, ce qui nécessite la remontée du parasite vers la cavité buccale.

#### E. — Discussion :

Nos résultats montrent que :

— les cercaires d'*H. ovocaudatus* sont infestantes pour les Copépodes, accessoirement pour les Ostracodes, mais ne le sont jamais pour les Odonates. Elles s'injectent directement à travers la paroi intestinale dans l'hémocœle du Crustacé où elles évoluent en mésocercaires ;

— les mésocercaires sont infestantes pour les larves d'Odonates où elles évoluent en métacercaires dans le mésenteron, mais ne le sont ni pour les têtards, ni pour les Amphibiens adultes ;

— les métacercaires qui subsistent dans le mésenteron des imago d'Odonates sont infestantes pour les grenouilles adultes.

Expérimentalement, le cycle se déroule chez quatre hôtes obligatoires : Mollusque — Crustacé — Odonate — Amphibien.

### IV. - Données de l'enquête épidémiologique

Nous avons réalisé une série d'échantillonnages afin de vérifier les conclusions de notre travail expérimental et d'avoir une image du rythme saisonnier de transmission d'*H. ovocaudatus*.

#### A. — Parasitisme des Mollusques :

*Planorbis planorbis* L. est le seul premier hôte intermédiaire dans les biotopes que nous avons étudiés. Sur un total de 7 356 individus récoltés, 243 étaient vecteurs d'*H. ovocaudatus*, ce qui équivaut à une prévalence moyenne de 3,3 %. La variation de la prévalence au cours d'une année (fig. 4 A) montre qu'elle est minimale pendant

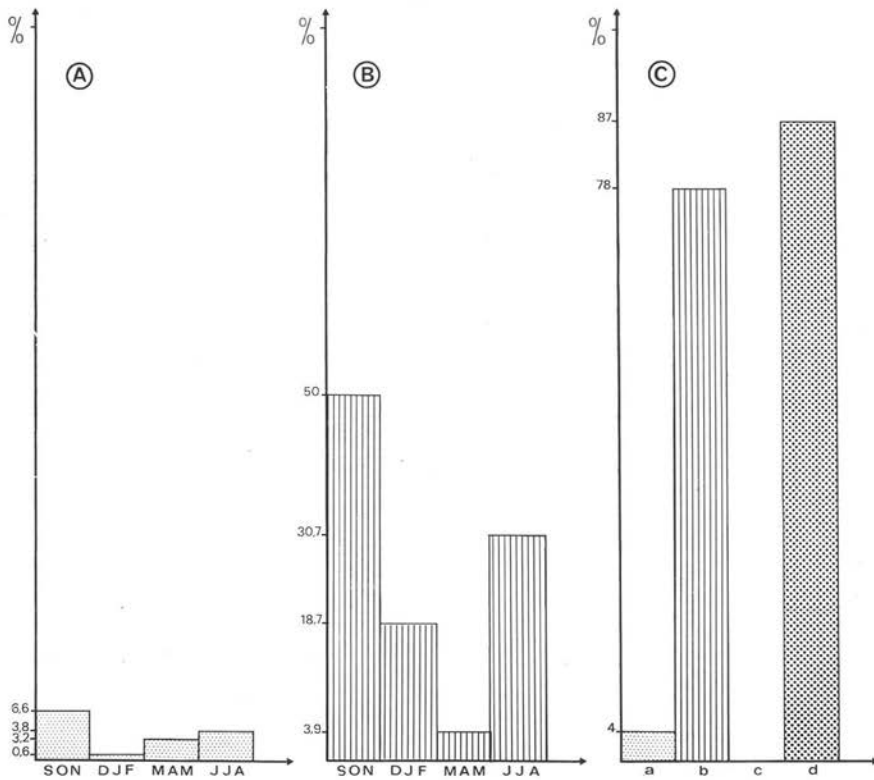


FIG. 4. — Eléments de l'épidémiologie d'*Halipegus ovocaudatus*.

A : variation saisonnière de l'infestation des Planorbes ; B : variation saisonnière de l'infestation des Odonates ; C : prévalences comparées d'*H. ovocaudatus* chez les Planorbes (a), les Odonates (b), les têtards d'Amphibiens (c) et les Amphibiens adultes (d) dans un même biotope en juin 1976.

les mois d'hiver, ce qui est vraisemblablement en relation avec le renouvellement des populations de Mollusques.

#### B. — Parasitisme des Crustacés :

Malgré un nombre relativement important (525) de Copépodes examinés et appartenant en majorité à l'espèce *Microcyclops varicans rubellus* (Liljeborg, 1901), nous n'avons rencontré qu'une seule fois la mésocercaire d'*H. ovocaudatus*. On peut en déduire que la prévalence ne doit jamais dépasser 1 à 2 %, ce qui n'est pas étonnant vu l'effectif considérable des populations de Copépodes ; des prévalences de cet ordre

sont bien connues à différents niveaux des cycles parasites, dans des situations semblables à effectif d'hôtes très abondants.

### C. — Parasitisme des Odonates :

Cinq espèces ont été trouvées naturellement parasitées dans nos régions : *Sympetrum vulgatum* (Linné, 1758) et *Sympetrum fonscolombei* (Selys, 1840) (Anisoptères-Libellulidae); *Lestes virens* (Villers, 1789) (Isoptère-Lestidae); *Cenagrion tennellum* (Viller, 1789) et *Coenagrion pulchellum* (Van der Linden, 1825) (Isoptères-Coenagriidae).

Le nombre de métacercaires par hôte varie de 1 à 5 en général (maximum 8). Le microbiotope est toujours le mésenteron de la Libellule qu'il s'agisse de la larve ou de l'imago.

Sur 321 Odonates disséqués, 73 étaient parasités, ce qui équivaut à une prévalence moyenne de 22,7 %. Il n'y a pas de différence significative entre la prévalence chez les Zygoptères et la prévalence chez les Anisoptères.

La variation annuelle (fig. 4 B) montre qu'ici la prévalence est minimale au printemps, ce qui paraît en accord avec la baisse du parasitisme chez les Planorbes en hiver et pourrait également correspondre à la diminution hivernale des effectifs de Copépodes.

L'énorme disproportion qui existe entre la prévalence d'*H. ovocaudatus* chez les Copépodes et chez les Odonates montre un phénomène de concentration qui nous paraît remarquable et qui pourrait fournir des informations quantitatives sur la chaîne alimentaire des Odonates en milieu aquatique.

### D. — Parasitisme des Amphibiens :

Le seul hôte définitif d'*H. ovocaudatus* dans la plaine du Roussillon est l'Amphibien *Rana ridibunda perezi* Seoane, 1885.

L'examen de nombreux têtards proches de la métamorphose et de très jeunes grenouilles venant de la subir n'a jamais révélé de stade quelconque du parasite en aucun point du tube digestif. Par contre, sur 102 adultes prélevés, 39 hébergeaient *H. ovocaudatus* dans leur cavité buccale, ce qui représente une prévalence moyenne de 38,2 %.

Dans un biotope déterminé, aucune métacercaire n'a été trouvée sur un échantillon de 60 têtards tandis que 7 grenouilles sur 8 étaient à la même date parasitées par des *Halipegus* dont de nombreux immatures et que les prévalences d'infestation chez les Planorbes et les Odonates étaient respectivement de 4 et 78 % (fig. 4 C).

Les résultats permettent de conclure, d'une part que le têtard n'est absolument pas impliqué dans la parasitose, d'autre part que l'Amphibien ne s'infeste qu'à la suite de la consommation d'Odonates. Dans la nature, comme en laboratoire, le cycle biologique d'*H. ovocaudatus* comporte donc 4 hôtes obligatoires (fig. 5).

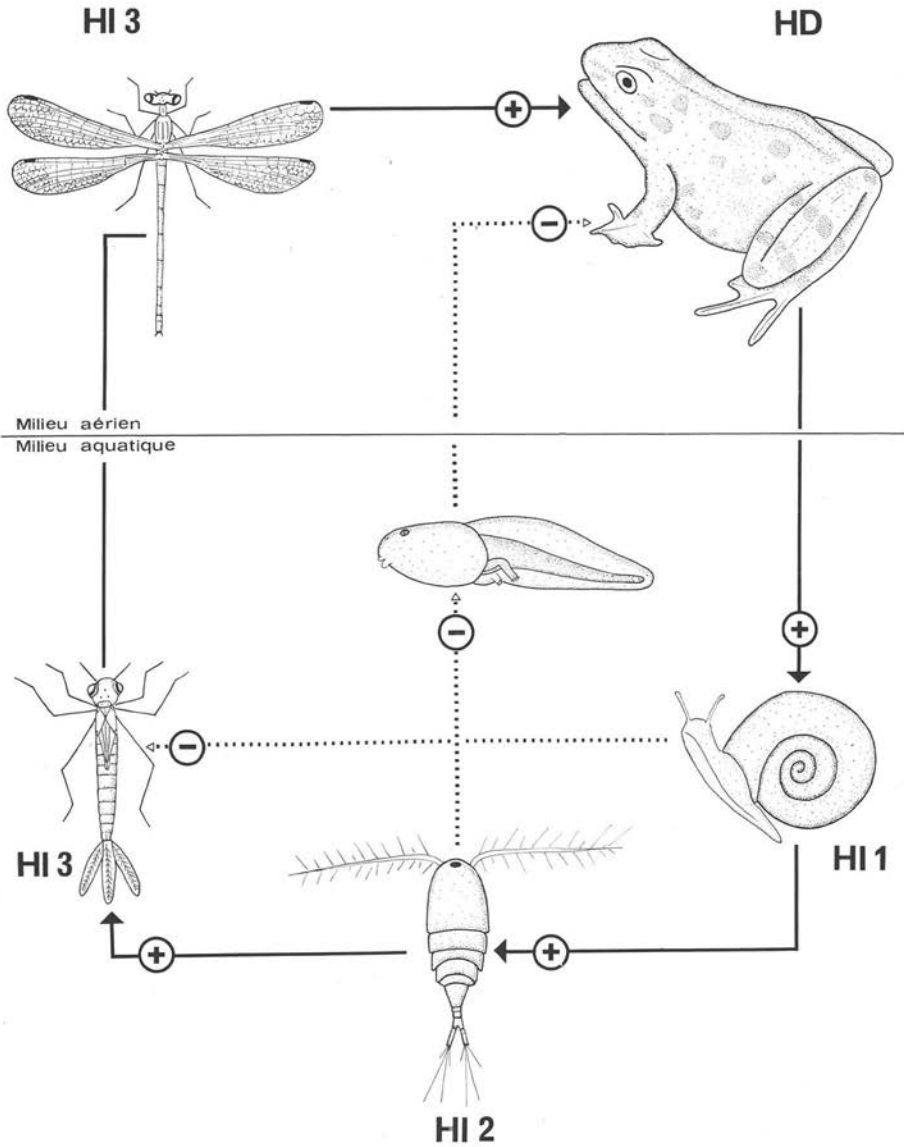


FIG. 5. — Cycle à quatre hôtes obligatoires d'*Halipegus ovocaudatus*.

L'Amphibien adulte *Rana ridibunda* (HD) héberge l'adulte dans la cavité buccale. Les œufs du parasite émis avec les excréments de l'hôte sont mangés par le Planorbidae: *Planorbis planorbis* (HI<sub>1</sub>); ce dernier émet des cercaires cystophores qui se transforment en mésocercaires dans l'hémocoèle du Crustacé Copépode: *Microcyclops varicans rubellus* (HI<sub>2</sub>). Ces Copépodes avalés par des Odonates, Zygoptères et Anisoptères (HI<sub>3</sub>), libèrent les mésocercaires qui évoluent en métacercaires dans le mésenteron. Les imagos restent porteurs des métacercaires et sont consommés par les Amphibiens. Les différentes étapes de la transmission sont indiquées par le signe +. Les signes — indiquent les transmissions impossibles.

## Conclusion

L'immense majorité des *Hemiuridae* sont des parasites de Poissons et les quelques cycles (une dizaine) qui ont été élucidés permettent de penser que leur mode de transmission habituel comporte un Crustacé (Copépode ou Amphipode) entre le Mollusque et le Poisson. Ce Crustacé abrite la métacercare.

Les seuls Hémieurides à hôtes définitifs terrestres sont les *Halipegus*, parasites d'Amphibiens et de Reptiles (Caméléons notamment).

Chez ces hôtes terrestres se pose donc le problème de la transmission à l'hôte définitif. Si on se réfère à Combes (1972), on peut considérer que le parasitisme des Vertébrés terrestres par les Trématodes peut se faire par quatre adaptations des cycles :

- le premier hôte intermédiaire est un Mollusque terrestre ;
- le Vertébré s'infeste alors qu'il est à un stade larvaire aquatique ;
- le Vertébré terrestre s'infeste en allant consommer le deuxième hôte intermédiaire dans un écosystème aquatique ;
- le deuxième hôte intermédiaire comporte successivement un stade aquatique et un stade terrestre, ce qui lui permet de sortir le parasite de l'écosystème aquatique pour le rendre disponible aux Vertébrés aériens.

Dans le cas des Hémieurides, l'adaptation à un Mollusque terrestre est exclue en l'état actuel des connaissances ; d'autre part l'hôte intermédiaire étant typiquement un Crustacé (Copépode), on pouvait imaginer quatre solutions pour la transmission aux hôtes définitifs terrestres :

- a) l'hôte définitif terrestre va consommer le Copépode dans l'eau, ce qui peut à la rigueur s'imaginer pour un Amphibien, mais devient tout à fait impossible lorsqu'il s'agit d'un Caméléon ;
- b) l'hôte définitif s'infeste pendant sa vie larvaire aquatique, solution très plausible pour les Amphibiens, mais bien sûr totalement à rejeter pour les Reptiles ;
- c) l'Hémieuride s'adapte en abandonnant le Copépode pour un autre organisme capable de le sortir de l'eau, par exemple un Insecte à larves aquatiques ;
- d) l'Hémieuride conserve le Copépode comme un deuxième hôte intermédiaire dans son cycle, mais s'adjoint un troisième hôte intermédiaire du type Insecte à larves aquatiques capable de le sortir de l'eau.

Nos résultats démontrent que chez *H. ovocaudatus*, cette quatrième solution a été adoptée. Soupçonnée par différents auteurs, mais n'ayant fait jusqu'ici l'objet d'aucune recherche coordonnée, elle constitue un type de transmission nouveau chez les Trématodes puisque comportant deux Invertébrés en succession dans une chaîne alimentaire, le second abritant le parasite dans le tube digestif.

Dans la littérature, deux cas seulement peuvent être comparés à ce type de transmission :



— Vaes (1974) a signalé que l'Annélide *Nereis diversicolor* peut abriter dans son tube digestif des spécimens gravides d'*Asymphylogora demeli* Markowski, 1935, qu'il contracte en consommant des *Hydrobia* porteurs de métacercaires. Dans ce cas, il y a bien passage du Trématode d'un Invertébré à l'autre par un phénomène de consommation, mais il y a deux différences par rapport à *Halipegus ovocaudatus*; d'une part *Nereis diversicolor* abrite des formes ovigères et non un stade larvaire, d'autre part *N. diversicolor* n'apparaît que comme un hôte vicariant, tout à fait localisé, de l'hôte définitif normal qui est un Poisson.

— Corkum et Beckerdite (1975) ont décrit la transmission d'*Alloglossidium macrobdellensis* Beckerdite et Corkum, 1974, qui se trouve à l'état adulte dans le tube digestif de la Sangsue *Macrobdella ditetra* Moore, 1953 : les cercaires de ce Trématode pénètrent chez la sangsue à travers les téguments, puis émigrent en direction de l'intestin après avoir grandi dans le coelome. Il y a ici similitude de microbiotope avec *Halipegus ovocaudatus*, mais divergence totale dans le mode d'infestation.

Il faut ajouter que les seuls cycles à quatre hôtes obligatoires connus chez les Trématodes concernent un genre de *Strigeoidea*; celui d'*H. ovocaudatus* est le premier expérimentalement démontré chez les *Hemiuroidea*.

#### REMERCIEMENTS

Nous remercions M<sup>me</sup> F. Cassagne-Méjean pour la détermination des Odonates, M. H. Chevalier pour la détermination des Planorbes et M. B. Dussard pour celle des Copépodes.

#### Bibliographie

- COMBES (C.), 1972. — Influence of the behaviour of Amphibians on helminth life-cycles. *Zool. J. Linn. Soc.*, Suppl. 1, 51, 151-170.
- CORKUM (K. C.) et BECKERDITE (F. W.), 1975. — Observations on the life history of *Alloglossidium macrobdellensis* (Trematoda: Macroderoididae) from *Macrobdella ditetra* (Hirudinea: Hirudinidae). *Amer. Midl. Naturalist*, 93, 484-491.
- CREUTZBURG (N.), 1890. — Untersuchungen ueber den bau und die Entwicklung von *Distomum ovocaudatum*, Vulpian. *Inaug. Dissert.*, Leipzig, 32 p.
- DAWES (B.), 1956. — The Trematoda with special reference to british and other european forms. *Cambridge University Press.*, édit., New York, 644 p.
- DOLLFUS (R.-Ph.), 1923. — Remarques sur le cycle évolutif des Hémiurides. *Ann. Parasitol. hum. comp.*, 1, 345-351.
- KRULL (W. H.), 1933. — Notes on the life history of *Halipegus occidualis* (Stafford, 1905) in the green frog *Rana clamitans*. *J. Parasitol.*, 20, 133-134.
- KRULL (W. H.), 1935. — Studies on the life history of *Halipegus occidualis* (Stafford, 1905). *Amer. Midl. Naturalist*, 16, 129-143.
- LEUCKART (R.), 1886. — Die Parasiten des Menschen und die von ihnen herruhrenden Krankheiten. *Leipzig*, 1, 1-897.

- MACY (R. W.), COOK (W. A.) et DEMOTT (W. R.), 1960. — Studies on the life cycle of *Halipegus occidualis* Stafford, 1905 (*Trematoda: Hemiuridae*). *Northwest Sci.*, 34, 1-17.
- MANTER (H. W.), 1926. — Some North American fish Trematodes. *Illinois Biol. Monogr.*, 10, 1-38.
- NATH (D.) et PANDE (B. P.), 1971. — A mature Halipegid fluke from a Libellulid dragonfly. *Indian J. Helm.*, 22, 102-106.
- PAVLYUK (R. S.), 1973. — Nouvelles données sur la métacercaire d'*Halipegus ovocaudatus* Vulp., 1958 (*Trematoda: Halipegidae*). *Vest. Zool. L'vov state univ. Ukrainian*, 7, 33-37 (en russe).
- RANKIN (J. S.), 1944. — A review of the trematode genus *Halipegus* Loss, 1899, with account of the life history of *H. amherstensis* n. sp. *Trans. Amer. Microsc. Soc.*, 63, 149-164.
- REICHENBACH-KLINKE (H. H.), 1961. — Krankheiten der Amphibien. *G. Fisher*, édit., Stuttgart, 100 p.
- SINITZIN (D. F.), 1905. — Distomes des poissons et grenouilles des environs de Varsovie. Matériaux pour l'histoire naturelle des Trématodes. *Mem. Soc. Nat. Varsovie Biol.*, 1-210.
- SKRJABIN (K. I.) et GOUCHANSKAIA (L. X.), 1959. — Ontogenèse et stades de développement des Hémiurides. *Travaux du Laboratoire d'Helminthologie de l'Académie des Sciences de Moscou (U.R.S.S.)*, 9, 281-293.
- SZIDAT (L.), 1956. — Life cycle of the species *Genarchella genarchella* Travassos, 1925 of the subfamily *Halipegidae*. *Z. Tropenmed. Parasitol.*, 7, 132-153.
- THOMAS (L. J.), 1937. — Life cycle of a fluke *Halipegus eccentricus* n. sp. found in the ears of frogs. *J. Parasitol.*, 23, 564.
- THOMAS (L. J.), 1939. — Life cycle of a fluke, *Halipegus eccentricus* n. sp., found in the ears of frogs. *J. Parasitol.*, 25, 207-221.
- VAES (F.), 1974. — A new type of Trematode life-cycle: an invertebrate as final host. *Proc. Third Internation. Cong. Parasitol.*, 1, 351.
- YAMAGUTI (S.), 1971. — Synopsis of Digenetic Trematodes of Vertebrates. *Keigaku publishing Co.*, 2td, 1 and 2, 1074 p.
-