Oncomiracidiums et phylogénèse des Monogenea (Plathelminthes)

Deuxième partie : Structures argyrophiles des oncomiracidiums et phylogénèse des Monogenea

par A. LAMBERT *

* *Laboratoire de Parasitologie comparée, Université des Sciences et Techniques du Languedoc,
place E.-Bataillon, 34060 Montpellier Cedex*

RESUME. Cet article développe les deux derniers chapitres consacrés à l'étude des oncomiracidiums des Monogenea. Ce sont successivement :

- Les structures argyrophiles des oncomiracidiums (cellules ciliées et chétotaxie). Leur étude met en évidence des plans d'organisation à faible variabilité qui sont importants sur les plans systématiques, phylétiques et biologiques.
- L'évolution des Monogenea.

Dans ce paragraphe où sont confrontés les données traditionnelles et les résultats obtenus, nous proposons une nouvelle phylogénèse des Monogenea.

Oncomiracidia and phylogenesis of Monogenea (Plathelminths).

Part two: The argyrophilic structures of oncomiracidia and phylogenesis of Monogenea.

SUMMARY. *The ciliated cells and the larval chaetotaxy of 35 species of 16 different families are described for the first time.*

A. CILIATED CELLS.

Their study establishes the similarity of the Monopisthocotyleans studied. On the other hand, in Polyopisthocotyleans, we observe a greater diversity: we distinguish three great types corresponding to Polyopisthocotyleans of Teleostei, Hexabothriidae and Polystomatidae.

Accepté le 2 janvier 1980.

The comparison of 5 genera of Polystomatidae shows important correlations for the phylogenesis of this family.

The phylogenetic value of the "ciliated cells" as criterion is discussed.

B. CHAETOTAXY.

1. Monopisthocotylea with ciliated oncomiracidium.

In every case, numerous dorsal sensillae are formed in a longitudinal line. We, however, defined two chaetotaxical types:

— "Dactylogyridea type" which includes Dactylogyridae, Calceostomatidae, Diplectanidae, Ancyrocephalidae, Tetraonchidae and Monocotylidae.

— "The Capsalidea type" defined from Benedenia, Entobdella and Trochopus.

2. Polyopisthocotylea with ciliated oncomiracidium.

Their similarity is remarkable: all have three pairs of dorsal post ocular sensillae. Polystomatidae belong to this group because of their chaetotaxy.

Generally, interspecific and intergeneric changes are negligible, even unexisting. As for inter-family variations, they are of little importance.

3. Post larval evolution of chaetotaxy.

In Monopisthocotylea and Polyopisthocotylea, the evolution of chaetotaxy is identical; there are two types of sensillae: those which disappear during the attachment of the oncomiracidium on the host and those which remain and multiply in post larva. Thus there are sensitive deciduous receptors associated to the free stage of the cycle.

4. Monopisthocotylea with non-ciliated oncomiracidium.

In Epicotyle torpedinis and Udonella cligorum, there are no dorsal sensillae which characterize swimming oncomiracidia.

5. Gyrodactylidae.

They have an original chaetotaxy which led us to suggest a new hypothesis on their origins: they would have appeared by a neoteny phenomenon on Monogenean larvae which also are at the origin of Polyopisthocotylea.

6. Discussion.

The data of chaetotaxy are discussed and interpreted in a phyletic perspective of the group.

The importance of data on argyrophil structures stands on two views points:

— On the phyletic and systematic level because they show simple organisation patterns with low variability, scarcely linked to parasitism (opposed to haptor).

— The demonstration of sensorial receptors associated to free life leads to biological problems of contamination and infestation of hosts.

EVOLUTION OF MONOGENEA.

We successively develop and discuss the case of Monopisthocotylea, Polystomatidae, Gyrodactylidae, Euzetrema knoeppferi, Monocotylidae and Udonella caligorum.

The patterns of larval organisation defined in the former chapter, from argyrophil structure, are used to set up a phylogenesis of Monogenea.

We distinguish two great phyla: Monopisthocotylea and Polyopisthocotylea. Gyrodactylidae are excluded from Monopisthocotylea (they would descend, according to us, by neoteny, from the ancestral stock at the origin of Polyopisthocotylea).

— Monopisthocotylea include two important groups:

Dactylogyridea (which include Monocotylidae) and *Capsalidea*. [Euzetrema (and perhaps Iagotrema) represent a different isolated relict family from these two lines].

— Polyopisthocotylea include Polystomatidae, Polyopisthocotylea of Teleostei and Hexabothriidae.

A further study of the argyrophil structures of oncomiracidia should specify the taxonomical position of Microbothriidae, Acanthocotylidae, Dionchidae, Chimaericolidae and Diclibothriidae.

Bychowsky (1957) a donné la première image d'une larve de Monogène imprégnée au nitrate d'Argent : c'est celle de *Tetraonchus monenteron*. Cette description, très succincte, s'est d'ailleurs révélée imprécise (Lambert, 1978 a). Bychowsky remarque la disposition symétrique des sensilles sans formuler d'opinion sur leur nature. Combes (1968) a décrit la chétotaxie et les cellules ciliées des larves de *Polystoma integerrimum*, *P. pelobatis* et *P. gallieni*. Owen (1970) a étudié l'oncomiracidium de *Discocotyle sagittata* mais seules les cellules ciliées ont été bien imprégnées et cette larve doit être revue.

Pour les raisons déjà développées, nous avons entrepris l'étude de la chétotaxie et des cellules ciliées chez un échantillonnage, le plus large possible, de Monogènes en nous attachant, dans la mesure du matériel disponible, aux oncomiracidiums d'espèces bien représentatives de leur famille. Nous avons ainsi reconnu ces structures chez 35 espèces appartenant à 16 familles différentes (voir 1^{re} partie).

Nous examinerons ci-dessous les résultats obtenus d'abord pour les cellules ciliées, puis pour la chétotaxie.

I. — Cellules ciliées.

Les oncomiracidiums des Monogènes possèdent des cellules ciliées épidermiques locomotrices. Des exceptions à cette règle générale existent chez les espèces vivipares (Gyrodactylidae) ainsi que chez quelques espèces ovipares (*Acanthocotyle lobianchi*, *Dionchus*, *Sphyrnura oligorchis*, *Callorhynchicola multitesticulatus*, *Epicotyle torpedinis*, *Microcotyle salpae*...).

Le présent travail était sous presse lorsque nous avons eu connaissance de l'article de D. Cone : The oncomiracidium of *Urocleidus adspetus* Mueller, 1936 (Monogenea, Ancyrocephalidae). *Can. J. Zool.*, 1979, 57 (5), 1098-1103.

a. *Monopisthocotylea*.

Les cellules ciliées sont disposées en quatre zones :

- une zone céphalique,
- deux zones pleurales symétriques,
- une zone haptoriale.

Le tableau I résume les résultats obtenus (Lambert, 1976, 1977 a, 1977 b, 1977 c, 1978 a, 1978 c, 1978 d).

Tableau I

	Zone céphalique	Zone pleurale	Zone haptoriale	Total
<i>Ancyrocephalidae</i>				
<i>Ancyrocephalus paradoxus</i>	27	2 × 10	14	61
<i>Ergenstrema mugilis</i>	27	2 × 10	16	63
<i>Ligophorus vanbenedeni</i>	27	2 × 10	12 - 14	59 - 61
<i>Onchocleidus principalis</i>	27	2 × 10	12 - 14	59 - 61
<i>Calceostomatidae</i>				
<i>Calceostomella inerme</i>	27	2 × 10	?	?
<i>Capsalidae</i>				
<i>Benedenia monticelli</i>	27(J)	2 × 10(J)	17(J)	64
<i>Entobdella soleae</i>	27(J)	2 × 10(J)	17(J)	64
<i>Trochopus pini</i>	27(J)	2 × 10(J)	17(J)	64
<i>Dactylogyridae</i>				
<i>Dactylogyrus extensus</i>	27	2 × 10	14	61
<i>Neodactylogyrus wunderi</i>	27	2 × 10	12	59
<i>Diplectanidae</i>				
<i>Diplectanum aequans</i>	27	2 × 10	12 - 14	59 - 61
<i>Furnestinia equeneis</i>	27(J)	2 × 10(J)	14(J)	61
<i>Monocotylidae</i>				
<i>Calicotyle kröyeri</i>	25 - 28(J)	2 × 11(J)	17(J)	64 - 67
<i>Tetraonchidae</i>				
<i>Tetraonchus monenteron</i>	27	2 × 10	13	60

(J signifie que les cellules sont jointives).

On remarque immédiatement la stabilité quantitative des cellules ciliées céphaliques (27) et pleurales (2 × 10). Seul *Calicotyle kröyeri* s'écarte légèrement de ce schéma avec 25 à 28 cellules céphaliques et 2 × 11 cellules pleurales. Les variations qui affectent le nombre de cellules haptoriales sont plus nettes : de 12 à 17 pour les espèces étudiées.

Fig. 8. Cellules ciliées des oncomiracidiums de Monopisthocotylea.

A : Disposition des cellules chez les Ancyrocephalidae, Calceostomatidae, Dactylogyridae, Diplectanidae et Tetraonchidae.

B : Disposition des cellules chez les Capsalidae.

C : Disposition des cellules chez les Monocotylidae. (Les chiffres indiquent le nombre de cellules par zone). (Vue dorsale en haut, vue ventrale en bas).

Fig. 8. Ciliated cells of oncomiracidia in Monopisthocotylea.

A : Cell pattern in Ancyrocephalidae, Calceostomatidae, Dactylogyridae, Diplectanidae and Tetraonchidae.

B : Cell pattern in Capsalidae

C : Cell pattern in Monocotylidae

(The figures indicate the number of cells per zone) (dorsal view above, ventral view below).

Les cellules ne sont pas jointives sauf chez *Furnestinia echeneis*, chez les Capsalidae et chez *Calicotyle kröyeri*. Leur disposition, les unes par rapport aux autres, n'est pas cependant fondamentalement changée dans chaque zone. Chez les Capsalidae, on note une plus grande taille des cellules ciliées de sorte que, compte tenu de la taille de l'oncomiracidium, il existe chez ces Monogènes une augmentation relative de la surface corporelle ciliée (fig. 8).

b. *Polyopisthocotylea*.

Nous distinguerons chez l'oncomiracidium trois types d'organisation des cellules ciliées :

— le type *Polyopisthocotylea* de Téléostéens, caractérisé par 4 groupes de cellules ciliées d'importance très inégale ;

Fig. 9. Cellules ciliées des oncomiracidiums de *Polyopisthocotylea* de Téléostéens.
(Vue dorsale en haut, ventrale en bas).

A : *Gastrocotyle trachurii*, B : *Mazocraes* sp.

C : *Cyclocotyla bellones*, D : *Diplozoon paradoxum*.

Fig. 9. Ciliated cells of oncomiracidia in *Polyopisthocotylea* found in Teleostei
(dorsal view above, ventral view below).

A : *Gastrocotyle trachurii*, B : *Mazocraes* sp.

C : *Cyclocotyla bellones*, D : *Diplozoon paradoxum*.

— le type Hexabothriidae, formé par 1 groupe céphalique, 2 groupes pleuraux symétriques et 1 groupe haptorial ;

— le type Polystomatidae, plus complexe, constitué par 5 groupes cellulaires.

Le tableau II résume les résultats obtenus (Euzet et Lambert, 1971, 1974 ; Combes et Lambert, 1975 ; Combes, Lambert et coll., 1978 ; Lambert, 1977 c, 1978 d ; Lambert et Bourgat, 1978 ; Lambert, Combes et coll., 1978 ; Lambert et Maillard, 1979).

Tableau II

	Groupe frontal	Groupes latéraux antérieur médian		Groupe haptorial	Total	
<hr/>						
Diclidophoridae						
<i>Cyclocotyla bellones</i>	4	2 × 12		13	41	
Discocotylidae						
<i>Diplozoon gracile</i>	4	2 × 6	2 × 6	13	41	
<i>Diplozoon paradoxum</i>	4	2 × 6	2 × 6	13	41	
Gastrocotylidae						
<i>Gastrocotyle trachurii</i>	4	2 × 12		12	40	
Mazocraeidae						
<i>Mazocraes</i> sp.	3 ?	2 × 12		≈ 12	≈ 39	
Microcotylidae						
<i>Microcotyle chrysophrii</i>	3	2 × 11		12	37	
<i>Microcotyle mugilis</i>	?	2 × 5	2 × 6	?	?	
<i>Microcotyle mormyri</i>	3	2 × 11		12	37	
<i>Polylabris tubicirrus</i>	3	2 × 5	2 × 7	10	37	
<hr/>						
	Groupe céphalique	Groupes pleuraux		Groupe haptorial	Total	
<hr/>						
Hexabothriidae						
<i>Erpocotyle catenulata</i>	22	2 × 6		19	53	
<hr/>						
	A	B	C	D	E	Total
<hr/>						
Polystomatidae						
<i>Polystoma</i>	1	24	6	12	12	55
<i>Eupolystoma alluaudi</i>	1	24	6	12	12	55
<i>Metapolystoma brygoonis</i>	1	24	6	12	12	55
<i>Polystomoides ocellatum</i>	2	28	6	12	16	64

A : Groupe apical ; B : Groupe céphalique ; C : Groupe médio-antérieur ; D : Groupe médio-postérieur ; E : Groupe haptorial.

Fig. 10. Variations de la couverture ciliée larvaire chez les Microcotylidae.

A : *Microcotyle mormyri*, B : *Polylabris tubicirrus*,
C : *Microcotyle mugilis* (de gauche à droite, vue dorsale, vue ventrale et vue latérale).

Fig. 10. Variations in the larval ciliated cells of Microcotylidae.

A : *Microcotyle mormyri*, B : *Polylabris tubicirrus*,
C : *Microcotyle mugilis* (from left to right : dorsal ventral and lateral view).

Chez l'oncomiracidium des Polyopisthocotylea de Téléostéens, nous avons distingué :

- un groupe frontal (3 à 4 petites cellules),
- deux groupes latéraux longitudinaux (2×11 ou 2×12 cellules),
- un groupe haptorial (10 à 13 cellules),

soit un total de 37 à 41 cellules (fig. 9).

Au sein de ce type, on remarque des variations plus importantes que chez les Monopisthocotylea. Selon l'espèce, il y a 3 ou 4 cellules frontales et dans le groupe haptorial, le nombre de cellules varie de 10 à 13. Au niveau des groupes latéraux, il peut y avoir de chaque côté 11 ou 12 cellules. De plus, il peut exister, dans ces groupes latéraux, une séparation entre des cellules antérieures et des cellules médianes formant ainsi deux sous-groupes latéraux, un antérieur et un médian. Nous avons observé cette séparation chez les Microcotylidae (fig. 10) : chez *Microcotyle mormyri*, elle est à peine ébauchée (Lambert, 1977 c) et affecte uniquement le côté droit où les 5 cellules antérieures sont déjà séparées des 6 suivantes. Chez *Polylabris tubicirrus*, la séparation est faible mais elle est symétrique et on a 5 cellules antérieures et 7 cellules médianes. Elle est totale et nette chez *Microcotyle mugilis* et dans le genre *Diplozoon* (Discocotylidae).

Chez tous ces Polyopisthocotylea de Téléostéens, on retrouve la même organisation générale des cellules ciliées, caractérisée par le développement des groupes latéraux. Les cellules ciliées frontales sont très petites ; Bovet (1967) ne pensait même pas qu'elles représentaient des cellules ciliées mais parlait de « touffes de cils tactiles ».

Le type Hexabothriidae, décrit à partir de l'oncomiracidium d'une seule espèce, ne doit pas être généralisé. Nous retiendrons cependant un nombre total de cellules plus élevé (53) et une disposition différente par rapport au type précédent. Les cellules ciliées ont ici tendance à former des groupes transversaux alors que chez les Polyopisthocotylea de Téléostéens, les groupes latéraux s'alignent selon des axes longitudinaux (avec, parfois, une tendance pour quelques cellules à se déplacer dorsalement) (fig. 11).

Le type Polystomatidae est original et caractérise bien l'oncomiracidium de la famille. Les cellules (dont le nombre varie de 55 à 64) ne sont pas jointives et forment de nombreux groupes sur tout le corps. Comme chez les Hexabothriidae, elles s'alignent, dans chaque groupe, selon un sens transversal (fig. 11).

Fig. 11. Disposition des cellules ciliées des oncomiracidiums des Polystomatidae (A) et des Hexabothriidae (B) (vue latérale).

Fig. 11. Pattern of ciliated cells in oncomiracidia of Polystomatidae (A) and Hexabothriidae (B) (lateral view).

c. Discussion.

Les 14 Monogènes Monopisthocotylea étudiés dans ce travail montrent, par leur couverture ciliée larvaire, une homogénéité remarquable. Les seules variations notées, qui portent sur le nombre de cellules ciliées haptorales, ne sont jamais très importantes. *Calicotyle kröyeri* est le seul exemple où des variations existent aussi dans les groupes céphalique et pleuraux mais elles n'excèdent pas 1 à 2 cellules. Les autres différences affectent soit la taille des cellules (plus importantes chez les Capsalidae), soit leurs rapports (jointes ou disjointes).

L'oncomiracidium d'*Euzetrema knoeppfleri* fait figure d'exception parmi l'ensemble homogène dont nous venons de parler. Combes, Jourdan et Knoepffler (1974) ont décrit 62 cellules ciliées réparties en 7 groupes : un frontal de 23 cellules, un antéro-ventral de 4 cellules, 2 antéro-latéraux de 3 cellules chacun, 2 pleuraux de 8 cellules chacun et un groupe haptorial de 13 cellules. Cependant, on remarque que les 2 groupes antérieurs (frontal et antéro-ventral) totalisent 27 cellules. C'est le nombre observé dans la zone céphalique des Monopisthocotylea de Poissons. En ajoutant les groupes antéro-latéraux et pleuraux, on compte 11 cellules comme dans chaque zone pleurale des Monopisthocotylea (10 ou 11) (tableau III).

Tableau III

	Monopisthocotylea de Poissons		<i>Euzetrema knoeppfleri</i> (<i>Euproctus montanus</i>)		
	Type général	<i>Calicotyle kröyeri</i>			
Zone céphalique.....	27	25-28	27	23 4	Groupe frontal Groupe antéroventral
Zones pleurales.....	2 × 10	2 × 11	2 × 11	2 × 3 2 × 8	Groupes antérolatéraux Groupes pleuraux
Zone haptorale.....	12-17	17	13	13	Groupe haptorial
Total.....	59-64	64-67	62		

Comparaison des cellules ciliées larvaires chez les Monopisthocotylea de Poissons et *Euzetrema knoeppfleri*.

Cette interprétation de la couverture ciliée d'*Euzetrema knoeppfleri* confirme la place de ce Monogène parmi les Monopisthocotylea.

Chez les Polyopisthocotylea, en général, les variations de la couverture ciliée larvaire sont plus importantes que chez les Monopisthocotylea. Nous avons distingué 3 types d'après les 14 espèces étudiées :

- les Polyopisthocotylea de Téléostéens où le nombre de cellules ciliées est relativement faible (37 à 41) ;
- les Hexabothriidae avec *Erpocotyle catenulata* dont la larve compte 53 cellules ciliées ;
- les Polystomatidae où ce nombre est de 55 ou de 64.

Mais il existe aussi des variations entre les familles et l'on peut penser qu'elles peuvent être importantes si l'on en juge la redescription de l'oncomiracidium d'*Axine belones* par Ktari (1971). Chez ce parasite branchial de *Belone belone*, la ciliature latérale ne s'étend pas sur toute la longueur du flanc. Il sera instructif de connaître le nombre et l'orientation des cellules pour comparer cette larve à celles des Microcotylidae dont on peut rapprocher *Axine belones*.

Nous avons surtout observé des variations intra-familiales : nous avons déjà cité l'exemple des Microcotylidae. Chez les Discocotylidae, Owen (1970) donne pour *Discocotyle sagittata* 2 × 5 cellules latérales antérieures et 2 × 6 cellules latérales médianes alors que chez *Diplozoon* nous avons compté 2 × 6 cellules latérales antérieures. Dans le groupe médian, la cellule latéro-dorsale observée chez la larve de *Diplozoon* se retrouve chez *Discocotyle sagittata* où elle a tendance à recouvrir dorsalement la cellule ciliée qui lui est postérieure (fig. 12). Dans le groupe haptorial, il y aurait 6 cellules chez *Discocotyle* et 13 chez *Diplozoon*.

Fig. 12. Variation des cellules ciliées latérales chez les Discocotylidae: A : *Diplozoon paradoxum* ; B : *Discocotyle sagittata* (d'après Owen, 1970).

Fig. 12. Variations in the lateral ciliated cells of Discocotylidae. A : *Diplozoon paradoxum* ; B : *Discocotyle sagittata* (according to OWEN, 1970).

Des variations de détails s'observent même au niveau interspécifique : nous en avons signalées dans la disposition des cellules ciliées entre les oncomiracidiums de *Diplozoon paradoxum* et *D. gracile* (Euzet et Lambert, 1974). Khotenovski (1975) retrouve des résultats analogues avec les oncomiracidiums de *D. markewitschi*, *D. homoion*, *D. paradoxum* et *D. rutili*.

C'est chez les Polystomatidae que nous possédons le plus d'exemples pour une étude comparée des cellules ciliées au sein d'une famille de Monogènes. Nous avons étudié 6 espèces appartenant à 4 genres différents auxquelles nous pouvons ajouter les Polystomes suivants :

— *Polystoma grassei* parasite de *Leptopelis hyloides*, *P. dorsalis* parasite de *Afraxalus dorsalis* et *P. ebriensis* parasite de *Ptychadaena aequiplicata* en Côte-d'Ivoire (Maeder, 1973) ;

— *Protopolystoma xenopodis* parasite de *Xenopus laevis* en Afrique du Sud (Tinsley et Owen, 1975) ;

— *Polystoma africanum* parasite de *Bufo regularis* au Togo (Salami-Cadoux, sous presse).

Tous ces résultats sont résumés dans le tableau IV.

Tableau IV

	A	B	C	D	E	Total
<i>Polystoma</i> (3 espèces européennes, 4 espèces africaines)	1	2 × 12	2 × 3	2 × 6	2 × 6	55
<i>Metapolystoma brygoonis</i> (Madagascar)	1	2 × 12	2 × 3	2 × 6	2 × 6	55
<i>Eupolystoma alluaudi</i> (Togo)	1	2 × 12	2 × 3	2 × 6	2 × 6	55
<i>Polystomoïdes ocellatum</i> (Tunisie)	2 × 1	2 × 14	2 × 3	2 × 6	2 × 8	64
<i>Protopolystoma xenopodis</i> (Afrique du Sud)	2 × 1	2 × 14	2 × 3	2 × 6	2 × 8	64

A : Groupe apical ; B : Groupe céphalique ; C : Groupe médio-antérieur ; D : Groupe médio-postérieur ; E : Groupe haptorial.

Nos recherches sur les espèces européennes ont montré que la couverture ciliée ne varie pas au sein d'une même espèce, que les larves proviennent d'œufs pondus par les individus branchiaux (néoténiques) ou vésicaux. Par leur couverture ciliée, les larves de *Polystoma* (qu'ils soient africains ou européens), de *Metapolystoma* et *Eupolystoma* montrent des affinités remarquables qui contrastent avec les différences anatomiques des adultes (fig. 13) (Combes, 1976).

A cet ensemble, s'opposent les genres *Polystomoïdes* et *Protopolystoma* dont les larves possèdent 64 cellules. Les variations par rapport aux genres précédents portent sur les groupes apical, céphalique et haptorial. Contrairement à ce que nous avons observé pour les genres *Polystoma*, *Metapolystoma* et *Eupolystoma*, où les caractéristiques anatomiques des adultes distinguent bien les trois genres, *Polystomoïdes* et *Protopolystoma* présentent quelques caractères communs parmi lesquels, la présence de 2 paires d'hamuli dans le haptéur. Une corrélation supplémentaire sépare les trois genres *Polystoma*, *Metapolystoma* et *Eupolystoma* du groupe « *Polystomoïdes-Protopolystoma* » : elle est de nature biologique puisque les premiers sont typiquement des parasites d'animaux amphibies dont une grande partie de la vie se passe hors de l'eau tandis que les seconds sont parasites d'animaux fondamentalement aquatiques.

Il n'y a, par contre, aucune corrélation au niveau de la taxonomie des hôtes puisque *Polystoma*, *Eupolystoma*, *Metapolystoma* et *Protopolystoma* sont des parasites d'Amphibiens alors que *Polystomoïdes* est parasite de Chélonien.

Nous en concluons que *Protopolystoma*, parasite à cycle direct de *Xenopus*, nous paraît plus étroitement apparenté au *Polystomoïdes* de Chélonien qu'avec les autres *Polystomatidae* d'Amphibiens.

Fig. 13. Comparaison des genres *Eupolystoma*, *Polystoma* et *Metapolystoma*. Anatomie des adultes (en haut), cellules ciliées larvaires (en bas).

Fig. 13. Comparison of the genera *Eupolystoma*, *Polystoma* and *Metapolystoma*. Adult anatomy (above), larval ciliated cells (below).

d) Conclusion.

L'étude des cellules ciliées chez les larves de Monogènes met en évidence l'unité des Monopisthocotylea.

Chez les Polyopisthocotylea, par contre, on observe une plus grande diversité. Chez ces derniers, nous avons distingué trois grands types correspondant, l'un aux Polyopisthocotylea de Téléostéens, les autres respectivement aux Hexabothriidae (Polyopisthocotylea de Sélaciens) et aux Polystomatidae (Amphibiens et Reptiles).

Ces résultats posent le problème de la valeur du critère « cellules ciliées ». Trauisent-elles des affinités phylétiques réelles ou des convergences ?

Malgré quelques variations de détail, les larves des Polyopisthocotylea de Téléostéens sont assez homogènes mais elles diffèrent sensiblement de celles des Polystomatidae d'une part et des Hexabothriidae d'autre part. Chez ces deux dernières familles, les oncomiracidiums ont en commun un arrangement général des cellules ciliées dans le sens transversal et un nombre de cellules sensiblement plus élevé (53 et 55 à 64). Ces ressemblances observées chez des Monogènes de Vertébrés aussi éloignés que les Tétrapodes et les Sélaciens nous paraissent traduire une origine commune à partir de laquelle se sont diversifiés les Polyopisthocotylea de Téléostéens, ceux de Tétrapodes et ceux de Sélaciens.

On ne peut cependant pas écarter la possibilité de phénomènes de convergence : le nombre de cellules ciliées et leur disposition peuvent être fonction des modalités d'infestation et donc dépendre de l'éthologie de l'oncomiracidium. Nous en avons un exemple avec les larves non ciliées qui, mis à part le cas exceptionnel des *Dionchus* parasites de *Echeineis naucratis*, ne se rencontrent pas chez les Polyopisthocotylea de Poissons pélagiques.

Euzetrema et les Polystomatidae donnent aussi un exemple de convergence dans la disposition des cellules ciliées. Dans les deux cas, les groupes de cellules ont tendance à se fragmenter : il y a 7 groupes chez *Euzetrema* contre 4 chez les autres Monopisthocotylea ; 5 chez les Polystomatidae contre 4 chez les autres Polyopisthocotylea. Il est remarquable de retrouver une telle convergence chez les Monogènes parasites des Tétrapodes amphibies. Les convergences entre *Euzetrema* et les Polystomatidae ne se limitent d'ailleurs pas à la couverture ciliée (Combes, 1968).

Il est difficile de dire, sans autres points de comparaison, quels sont les caractères qui, dans la disposition des cellules ciliées, peuvent être considérés comme primitifs. En ce qui concerne leur nombre, si comme tous les auteurs l'admettent, il faut rechercher les ancêtres des Monogènes parmi des Turbellariés libres, on pourrait penser qu'un grand nombre de cellules est un caractère primitif car les larves de Turbellariés sont entièrement recouvertes de cellules ciliées. Il faut pour cela pouvoir assimiler l'épithélium cilié des Rhabdocoeles à la couverture ciliée des larves des Plathelminthes parasites. En ce qui concerne les Monogènes, le développement embryonnaire de l'épiderme larvaire n'est connu que chez *Entobdella soleae* (Lyons, 1973 b) et *Euzetrema knoepffleri* (Fournier, 1976). Il existe des ressemblances avec les Turbellariés (Lee, 1972, Lyons, 1973 c) mais les éléments de comparaison sont cependant insuffisants pour pouvoir généraliser.

II. — Chétotaxie.

Nous envisagerons successivement la chétotaxie larvaire et post-larvaire des Monopisthocotylea et Polyopisthocotylea ovipares, à larve libre nageante. Nous parlerons ensuite de Monogènes particuliers qui n'ont pas d'oncomiracidium cilié comme *Udonella caligorum* (qui vit sur des Copépodes parasites de Téléostéens), *Epicotyle torpedinis* (Hexabothriidae parasite de la Torpille) et les Gyrodactylidae (vivipares).

Tableau V

	Groupes de sensilles										
	SD	SDO	SIO	SDE	SLA	SLO	SLP	SVA	SVP	SVM	SH
DACTYLOGYRIDEA											
Ancyrocephalidae											
<i>Ancyrocephalus paradoxus</i>	7	3		4	2	2	3	3	1	0	8
<i>Ergenstrema mugilis</i>	8	3		4	2	2	2	3	2	0	4
<i>Ligophorus vanbenedenii</i>	7	3		3	2	2	2	2	1	0	?
<i>Onchocleidus principalis</i>	7	4		4	2	2	3	3	1	0	3/4
Calceostomatidae											
<i>Calceostomella inerme</i>	9	3		4	2	2	3	3	?	0	?
Dactylogyridae											
<i>Dactylogyryus extensus</i>	9	3		4	2	2	3	2	2	0	3
<i>Neodactylogyryus wunderi</i>	8	3		4	2	2	3	2	2	0	2
Diplectanidae											
<i>Diplectanum aequans</i>	8	4	4	4/5	4	2	5	2	0	2	4/8
<i>Furnestinia echeneis</i>	9	4		4/5	2/4	2	4	2	1	0	5
Monocotylidae											
<i>Calicotyle kröyeri</i>	8	3/4	3/4	5	2	2	4	2	2	1	8/12
Tetraonchidae											
<i>Tetraonchus monenteron</i>	7	4	3	5	2	2	6	3	2	1	2
CAPSALIDEA											
<i>Benedenia monticelli</i>	5	5	4	4	3	5	6/8	8/12	2	6/8	
<i>Entobdella soleae</i>	6/7	5	4	4	?	?	?	?	?	2	?
<i>Trochopus pini</i>	4	5	3/4	?	?	5	?	6/8	2	?	

Légende : SD : Sensilles dorsales ; SDO : Sensilles dorsales oculaires ; SIO : Sensilles interoculaires ; SDE : Sensilles dorsales au niveau du pore excréteur ; SLA : Sensilles latérales antérieures ; SLO : Sensilles latérales oculaires ; SLP : Sensilles latérales postérieures ; SVA : Sensilles ventrales antérieures ; SVP : Sensilles ventrales postérieures ; SVM : Sensilles ventrales médianes ; SH : Sensilles haptoriales.

SDL : Sensilles dorso-latérales ; SDP : Sensilles dorsales postérieures ; SL₁ et SL₂ : Sensilles latérales.

a. *Monopisthocotylea* à *oncomiracidium* cilié.

Le tableau V résume les résultats obtenus (Lambert, 1976, 1977 a, 1977 b, 1977 c, 1978 a, 1978 c et 1978 d).

Nous distinguons parmi les *Monopisthocotylea* étudiés 2 types chétotaxiques, le type *Dactylogyridea* et le type *Capsalidea*.

— *Le type Dactylogyridea* (fig. 14).

Il regroupe des espèces appartenant à 6 familles dont les adultes sont très différents par leur morphologie (*Ancyrocephalidae*, *Calceostomatidae*, *Dactylogyridae*, *Diplectanidae*, *Tetraonchidae* et *Monocotylidae*).

A tous ces cas correspond un seul et même plan d'organisation des terminaisons sensorielles. Il se caractérise surtout par la présence sur la face dorsale de 7 à 9 sensilles alignées longitudinalement (SD). Tous les autres groupes, constants, comptent souvent le même nombre de sensilles. La seule exception dont nous ne saisissons pas encore la valeur, faute d'exemples, concerne le groupe de sensilles inter-oculaires (SIO) que nous avons mises en évidence seulement chez *Diplectanum aequans*, *Tetraonchus monenteron* et *Calicotyle kroyeri*.

— *Le type Capsalidea* (fig. 15).

Nous l'avons défini à partir de l'oncomiracidium de 3 genres différents de *Capsalidae* (*Benedenia*, *Entobdella*, *Trochopus*).

Il se caractérise par la présence sur la face dorsale de deux groupes nettement séparés de sensilles alignées longitudinalement ; le groupe le plus antérieur est flanqué par un groupe de sensilles dorso-latérales. Latéralement, les sensilles sont nombreuses.

— *Comparaison entre les deux types :*

Le type *Capsalidea* diffère du type *Dactylogyridea* par le nombre de groupes de sensilles et par le nombre de sensilles dans chaque groupe (voir tableau V).

Chez les *Capsalidae*, nous n'avons pas retrouvé l'équivalent des groupes SDO, SIO, SVP et SVM des *Dactylogyridea* ; par contre, nous avons dû définir un nouveau groupe de sensilles dorso-latérales, SDL (absent chez les *Dactylogyridea*).

Dans les groupes que l'on peut considérer comme homologues, le nombre des sensilles est différent. Elles sont plus nombreuses dans les groupes latéraux ; ainsi, chez les *Dactylogyridea*, il y a en tout 6 à 8 sensilles latérales et 22 à 28 chez les *Capsalidae*. A l'inverse, il n'y a que 4 à 7 sensilles dorsales chez ces derniers alors qu'il y en a 7 à 9 chez les *Dactylogyridea*. Cependant, si nous regroupons les sensilles SD et SDP situées en avant et en arrière des cellules ciliées pleurales, nous en trouvons 8 à 11, chiffre voisin de celui des *Dactylogyridea* (7 à 9) (fig. 15).

Dans les deux types, les variations de la chétotaxie sont faibles par rapport à l'unité du plan d'organisation ; elles affectent surtout les sensilles haptoriales. Au stade actuel des recherches, la chétotaxie ne permet de caractériser avec certitude ni les espèces ou les genres, ni même les familles de *Monopisthocotylea*. Il est pratiquement

Fig. 14. Le type chétotaxique Dactylogyridea.

Fig. 14. The Dactylogyridea type.

Fig. 15. Deux interprétations du type chétotaxique Capsalidea (face dorsale).

Fig. 15. Two interpretations of the chaetotaxy in Capsalidea (dorsal view).

impossible, par exemple, de séparer par la chétotaxie les larves de *Calceostomella inermis* et de *Dactylogyrus extensus* alors qu'on peut distinguer les deux Diplectanidae étudiés (*Furnestinia echeneis* et *Diplectanum aequans*). Les exemples manquent encore pour saisir l'importance de ces variations.

Plus fondamental par contre nous apparaît l'aspect unitaire mis en évidence par la chétotaxie chez des familles où le haptur et l'anatomie, à l'inverse, soulignent la diversité des formes.

b. *Polyopisthocotylea* à oncomiracidium cilié.

Le tableau VI résume les résultats obtenus (Euzet et Lambert, 1971, 1974 ; Lambert, 1977 c, 1978 d et Lambert et Maillard, 1979).

La chétotaxie démontre l'unité de tous les *Polyopisthocotylea* étudiés. Tous, sans exception, possèdent dorsalement 3 paires de sensilles post-oculaires (SPO) qui, parfois, sont de taille supérieure aux autres et présentent plusieurs soies sensorielles. Plus latéralement, il y a toujours un groupe aligné dans le sens longitudinal (SDL) ; de même, ventralement, la présence de 4 paires de sensilles est constante (SA et SM).

Tableau VI

	Groupes de sensilles									
	SF	SO	SPO	SP	SDL	SLM	SLP	SA	SM	SH
POLYOPISTHOCOTYLEA										
Diclidophoridae										
<i>Cyclocotyla bellones</i>	1	3	3	2	6	3	1	2	2	5
Discocotylidae										
<i>Diplozoon gracile</i>	3	3	3	3	6	3	3	2	2	4
<i>Diplozoon paradoxum</i>	3	3	3	3	6	3	3	2	2	4
Gastrocotylidae										
<i>Gastrocotyle trachurii</i>	1	-	3	2	4/5	3	2	2	2	4/6
Hexabothriidae										
<i>Erpocotyle catenulata</i>	-	3	3	1	5	3	3	2	2	10/12
Mazocraeidae										
<i>Mazocraes sp</i>	1	2	3	1	5/6	4	2	2	2	4/6
Microcotylidae										
<i>Microcotyle chrysophrii</i>	1	3	3	2	6	4	2	2	2	?
<i>Microcotyle mormyri</i>	1	3	3	2	6	4	2	2	2	4 ?
<i>Polylabris tubicirrus</i>	1	3	3	2	6	4	2	2	2	4
Polystomatidae (1)										
<i>Polystoma</i>				3						
<i>Eupolystoma alluaudi</i>				3						
<i>Polystomoïdes ocellatum</i>				3						

(1) Un système de groupage particulier des sensilles a été utilisé chez les Polystomes (Combes et Lambert, 1975). Nous n'avons reporté dans ce tableau que les sensilles dont l'homologie avec celles des larves de Monogènes de Poissons a été prouvée.

Les larves étudiées montrent :

1. Qu'il n'y a pas de variations interspécifiques et intergénériques au sein d'une même famille (*Diplozoon* et les Microcotylidae). Lorsqu'elles existent, ce sont des différences de détail. Chez *Diplozoon paradoxum*, par rapport à *Diplozoon gracile*, la disposition des cellules ciliées antérieures écarte un peu plus les sensilles ventrales antérieures (Euzet et Lambert, 1974).
2. Que les variations sont peu importantes entre les diverses familles. Chez *Gastrocotyle trachurii* dont la larve possède des tâches oculaires, il ne semble pas y avoir de sensilles oculaires alors qu'elles existent chez *Cyclocotyla bellones* qui n'a pas d'yeux.

La famille dont la chétotaxie est la plus originale par rapport au type reste celle des Polystomatidae pour laquelle nous avons proposé une nomenclature particulière (Combes et Lambert, 1975).

Nos recherches sur trois espèces européennes de Polystomes ont prouvé que leur chétotaxie larvaire est un caractère à très faible variabilité intraspécifique, d'une part entre les larves issues d'une même génération, d'autre part entre les larves provenant d'œufs d'adultes vésicaux et celles provenant d'œufs de néoténiques, parasites des branchies du têtard (Combes et Lambert, 1975).

Les différences de la chétotaxie entre l'oncomiracidium de ces 3 espèces sont discrètes et ne paraissent pas utilisables en systématique. Quant aux différences inter-génériques, elles sont faibles et il serait difficile de les utiliser comme seul critère de séparation des genres. Ainsi, la larve de *Polystoma grassei*, comme les espèces européennes, ne possède pas les 2 paires de sensilles dorsales des cycles Tr6 et Tr7 qui existent chez *Polystoma ebriensis*, *P. africanum* et *P. dorsalis*. Ces deux paires de sensilles se retrouvent aussi chez *Eupolystoma alluaudi* et *Polystomoides ocellatum* (Maeder, 1973 ; Combes et Lambert, 1975 ; Combes, Lambert et coll., 1978 ; Lambert, Combes et coll., 1978 ; Salami-Cadoux, sous presse).

Plus fondamentale nous apparaît être l'unité des Polystomatidae, mise en évidence par la chétotaxie, et surtout les affinités de cette famille avec les Polyopisthocotylea de Poissons, comme le montre la figure 16.

Fig. 16. Chétotaxie comparée des oncomiracidiums des Polyopisthocotylea de Téléostéens (1), des Polystomatidae (2) et des Hexabothriidae (3) (face dorsale).

Fig. 16. Comparative chaetotaxy of oncomiracidia of Polyopisthocotylea of teleostei (1), Polystomatidae (2) and Hexabothriidae (3) (dorsal view).

c. *Evolution post-larvaire de la chétotaxie chez les oncomiracidiums ciliés et ses variations en fonction du développement.*

Nous avons étudié l'évolution de la chétotaxie après fixation de l'oncomiracidium sur l'hôte chez 2 Polyopisthocotylea : *Polystoma* et *Diplozoon* (Combes et Lambert, 1972) et 2 Monopisthocotylea : *Dactylogyrus* et *Actinocleidus* (Lambert, 1979 b). Chez les Polystomes, les phénomènes mis en évidence sont identiques chez la post-larve de *Polystoma integerrimum* fixée sur la branchie du têtard et chez la larve à croissance lente de *P. pelobatis*.

Dans tous ces cas, nous avons observé la même évolution. Elle est caractérisée par :

1. La disparition, aussitôt après la fixation de la larve sur son hôte, de certaines sensilles dorsales (SD et SPO) (fig. 17).
2. L'apparition sur le corps d'autres sensilles, en particulier dans les régions ventrale, latérales et dorso-latérales.

Il existe donc des sensilles qui correspondent au critère initialement recherché, à savoir des structures indépendantes de la phase parasite et que l'on ne peut, de ce fait, soupçonner de présenter des caractères adaptatifs liés au parasitisme. Il est d'ailleurs remarquable de constater que les groupes de sensilles qui disparaissent chez la post-larve sont précisément ceux qui nous ont permis de définir les types larvaires (nombreuses sensilles SD des Monopisthocotylea et les 3 paires seulement de sensilles SPO des Polyopisthocotylea). Ces groupes doivent être considérés comme homologues.

Un autre problème était de savoir si la chétotaxie variait en fonction du stade de développement de l'oncomiracidium, à l'éclosion. Nous avons démontré qu'il n'en est rien. Ainsi, la larve de *Polylabris tubicirrus* possède à l'éclosion une paire de pinces alors que 2 autres Microcotylidae : *Microcotyle mormyri* et *Microcotyle chrysophrii* n'en ont pas. Ces trois espèces ont la même chétotaxie larvaire (fig. 18).

De même, la chétotaxie de *Diplozoon*, qui présente toujours à l'éclosion une paire de pinces bien développées, est très proche de celle des autres Polyopisthocotylea de Poissons (fig. 18).

On peut en dire autant de la chétotaxie larvaire des Monopisthocotylea : l'oncomiracidium de *Calceostomella inerme* et celui d'*Ergenstrema mugilis* présentent déjà, au niveau du hôte, une paire de hamuli. Leur chétotaxie est comparable à celle des larves dont le hôte ne présente que des crochets larvaires.

Les Capsalidae sont des exemples classiques pour illustrer des larves ontogéniquement avancées à l'éclosion comme le prouvent le développement du système excréteur et celui du hôte larvaire (Kearn, 1963 a, 1963 c, 1974). Leur oncomiracidium a une chétotaxie originale mais elle présente, quand même, les sensilles dorsales typiquement larvaires (SD). La larve des Capsalidae n'est donc pas l'homologue d'une post-larve de Dactylogyridae puisque le groupe dorsal est présent. Cependant, le nombre plus élevé de sensilles latérales (et peut-être l'existence du groupe SDL) pourrait

Fig. 17. Evolution post-larvaire de la chétotaxie chez les Monopisthocotylea (en haut) et les Polyopisthocotylea (en bas). SD et SPO représentent les groupes de sensilles dorsales homologues de l'oncomiracidium (à gauche) qui disparaissent chez la post-larve fixée (à droite).

Fig. 17. Post-larval evolution of chaetotaxy in Monopisthocotylea (above) and Polyopisthocotylea (below). SD and SPO represent the homologous groups of dorsal sensillae of the oncomiracidium (on the left) which disappear in the post-larva (on the right).

Fig. 18. Chétotaxie comparée des oncomiracidiums de trois espèces de Microcotylidae (A : *Microcotyle chrysophrii*, B : *Microcotyle mormyri*, C : *Polylabris tubicirrus*) et d'une espèce de Discocotylidae (D : *Diplozoon paradoxum*) (Face dorsale en haut, ventrale en bas).

Fig. 18. Comparative chaetotaxy of oncomiracidia of three species of Microcotylidae (A : *Microcotyle chrysophrii*, B : *Microcotyle mormyri*, C : *Polylabris tubicirrus*) and of one species of Discocotylidae (D : *Diplozoon paradoxum*). (dorsal view above, ventral view below).

caractériser un stade ontogénique plus avancé car nous avons montré que ces sensilles se multiplient chez la post-larve.

La connaissance de l'évolution de l'appareil sensoriel chez la post-larve des Capsalidae nous donnera la clé de l'interprétation de leur chétotaxie.

Il existe donc, chez les oncomiracidiums nageants, deux types de récepteurs sensoriels larvaires :

— des récepteurs caducs dont le rôle est limité à la brève phase de vie libre. Ces sensilles dorsales sont indépendantes du stade de développement de la larve à l'éclosion ;

— des récepteurs persistants dont le rôle est probablement surtout tactile, et qui doivent intervenir au cours de la vie parasitaire. Ces sensilles ventrales latérales et dorso-latérales se multiplient chez la post-larve. Leur nombre est plus élevé chez les oncomiracidiums qui éclosent à un stade plus avancé de l'ontogénèse (Capsalidae).

d. Les Monogènes à oncomiracidiums non ciliés.

Parmi les espèces à oncomiracidiums non ciliés, comme *Acanthocotyle lobianchi*, *Dionchus*, *Sphyrnura oligorchis*, *Callorhynchicola multitesticulatus*, *Microcotyle salpae*, *Neonchocotyle pastinacae*..., nous avons pu étudier *Epicotyle torpedinis* qui est un Polyopisthocotylea Hexabothriidae, parasite branchial du Sélacien *Torpedo marmorata* et *Udonella caligorum*, symbionte des Copépodes Caligidae parasites de Poissons, mais dont la place parmi les Monogènes a été controversée.

1. *Epicotyle torpedinis*.

La larve de cet Hexabothriidae n'écloît expérimentalement qu'en présence de mucus de l'hôte. L'oncomiracidium non cilié reste sur le fond. Les imprégnations argentiques n'ont pas donné de résultats constants, ce qui nous empêche de donner une description précise de la chétotaxie. Cependant, nous avons mis en évidence de nombreuses sensilles antérieures (frontales et buccales), 6 à 9 paires seulement au niveau du haptéur et 2 à 4 paires de sensilles ventrales. Par contre, dorsalement, nous n'avons jamais observé les 3 paires de sensilles (SPO) caractérisant les Polyopisthocotylea, ni les autres groupes (SDL). Il y a seulement une à deux paires de sensilles dorsales qui ne se retrouvent pas sur toutes les préparations.

2. *Udonella caligorum*.

Nous avons tenté l'imprégnation des larves de ce parasite qui vit sur le Copépode buccal *Caligus minimus* de *Dicentrarchus labrax*. *U. caligorum* est ovipare mais l'œuf, pédonculé, est fixé sur la carapace de l'hôte. La larve qui en sort n'est pas nageante. Elle a la morphologie de l'adulte et se fixe aussitôt, grâce à son haptéur, sur le Copépode. Les imprégnations argentiques n'ont pas donné de résultats constants. Ces colorations ne permettent pas une description précise de la chétotaxie qui est, peut-être, variable en fonction du stade de développement. Mais nous n'avons pas décelé l'équivalent des sensilles dorsales des autres Monogènes. Le jeune *Udonella*, à l'éclosion, serait soit une véritable post-larve de Monogène, soit le représentant d'une classe indépendante comme le conçoivent Ivanov (1952) et Bychowsky (1957).

e. *Les Gyrodactylidae.*

Ces Monogènes, souvent cités comme exemples de la classe, sont en réalité une exception. Les Gyrodactylidae sont caractérisés par un développement unique dans le règne animal où de véritables générations emboîtées constituent un phénomène original de polyembryonie. Il n'y a pas d'oncomiracidium nageant, l'individu mère libère par viviparité un jeune dont l'utérus peut contenir les embryons d'au moins deux générations suivantes. Nous avons étudié la chétotaxie de deux espèces, l'une récoltée chez une variété ornementale de *Carassius auratus* (Lambert, 1979 a), l'autre sur *Phoxinus phoxinus* (fig. 19).

Fig. 19. Chétotaxie de deux espèces de *Gyrodactylus* sp.: A, de *Carassius auratus* et B, de *Phoxinus phoxinus* (face dorsale).

SPO : groupe de sensilles assimilées aux sensilles post-oculaires des oncomiracidiums de Polyopisthocotylea.

Fig. 19. Chaetotaxy of two species of *Gyrodactylus* sp.: A, of *Carassius auratus* and B, of *Phoxinus phoxinus* (dorsal view).

SPO : a group of sensillae considered the same as the post-ocular sensillae of oncomiracidia in Polyopisthocotylea.

Les sensilles, très nombreuses, sont toujours symétriques. Le fait essentiel est qu'il existe, au tiers antérieur du corps, en arrière de la région où se situent normalement les taches oculaires chez les autres Monogènes, un groupe de 3 paires de sensilles dorsales. Nous les avons assimilées aux trois paires des sensilles (SPO) qui existent à ce niveau

chez l'oncomiracidium des Polyopisthocotylea, ce qui suggère un rapprochement (ou une parenté) avec ce groupe.

Ceci nous a amené à formuler, sur l'origine de ces parasites, l'hypothèse suivante :

Les Gyrodactylidae seraient apparus par un phénomène de néoténie chez la larve des Monogènes qui sont à l'origine des Polyopisthocotylea. Néoténie et viviparité auraient permis, chez les Gyrodactylidae, la persistance des sensilles dorsales, donc d'un caractère larvaire de la chétotaxie.

f. Discussion.

Les sensilles mettent en évidence deux grands plans d'organisation de la chétotaxie larvaire chez les Monogènes qui correspondent aux Monopisthocotylea (nombreuses sensilles dorsales) et aux Polyopisthocotylea (3 paires de sensilles dorsales).

Chez les Monopisthocotylea, nous avons montré qu'il existait, toujours d'après la chétotaxie, deux types d'oncomiracidiums : le type Dactylogyridea et le type Capsalidea. C'est au premier type qu'appartiennent les Ancyrocephalidae, Calceostomatidae, Dactylogyridae, Diplectanidae, Tetraonchidae et Monocotylidae.

Le fait le plus remarquable est la similitude de la chétotaxie de l'oncomiracidium des Monocotylidae et des Tetraonchidae avec les autres familles. Cette affinité des Monocotylidae avec les Dactylogyridea n'apparaît dans aucune systématique proposée jusqu'ici (Sproston, 1946 ; Bychowsky, 1957 ; Baer et Euzet, 1961 ; Yamaguti, 1968 et Llewellyn, 1970).

Euzetrema knoeppfleri ne montre pas de ressemblance nette par rapport aux deux types de Monopisthocotylea, comme le montre la figure 20 qui représente deux interprétations différentes de la chétotaxie, réalisées à partir du schéma original de Combes, Jourdan et Knoepffler (1974).

Selon la première interprétation, il y a un groupe oculaire (SO) comme chez les Dactylogyridea et peu de sensilles dorsales (SD) comme chez les Capsalidea ; selon la seconde interprétation, il y a de nombreuses sensilles dorsales (SD) comme chez les Dactylogyridea et pas de groupe oculaire comme chez les Capsalidea.

D'autres interprétations peuvent être envisagées mais, quelles qu'elles soient, elles font d'*Euzetrema knoeppfleri* un type à part original parmi les Monopisthocotylea.

Chez les Polyopisthocotylea, l'unité du groupe est démontrée par la chétotaxie larvaire : elle permet de confirmer la parenté entre les Polystomatidae et les autres Polyopisthocotylea de Téléostéens et de Sélaciens.

L'hypothèse nouvelle sur l'origine néoténique des Gyrodactylidae implique une certaine parenté avec les Polyopisthocotylea :

Leur chétotaxie présente, selon notre interprétation, à la fois des caractères larvaires (3 paires de SPO) et post-larvaires (nombreuses sensilles latérales). Or, nous avons démontré que les sensilles dorsales inféodées à la phase libre du cycle, qui ne se retrouvent que chez l'oncomiracidium nageant, sont celles qui, précisément, caractérisent deux grands types parmi les Monogènes. Il faut donc expliquer la persistance

Fig. 20. *Euzetrema knoeppfleri* : deux interprétations de la chétotaxie. (D'après la figure originale de Combes et coll., 1974).

Fig. 20. *Euzetrema knoeppfleri* : two interpretations of the chaetotaxy (from the original illustration of Combes and al., 1974).

de ces éléments sensoriels chez des parasites qui n'ont pas de larve nageante et qui se fixent immédiatement sur l'hôte dès leur naissance. Nous pensons que néoténie et viviparité ont permis la coexistence de caractères larvaires et post-larvaires de la chétotaxie. Ce développement, condensé à l'extrême par le phénomène des générations emboîtées, expliquerait la conservation d'une chétotaxie ancestrale.

Les larves non nageantes d'*Epicotyle torpedinis* et *Udonella caligorum* posent chacune un problème particulier. *Epicotyle torpedinis* est un Hexabothriidae typique par les caractères de l'adulte et le développement post-larvaire du haptéur (Euzet et Raibaut, 1960). Pourtant l'oncomiracidium ne possède pas les 3 paires de sensilles dorsales qui caractérisent les Polyopisthocotylea et *Erpocotyle catenulata*, autre Hexabothriidae.

Cette larve non ciliée correspond à un mode d'infestation particulier qui a influencé la chétotaxie. Il est donc nécessaire d'étudier le cas des autres larves non ciliées pour comprendre l'influence des modalités d'infestation sur l'équipement sensoriel, et le rôle des sensilles dorsales caduques des oncomiracidiums nageants.

La position systématique d'*Udonella caligorum* est très controversée : certains le considèrent comme un Monogène original (Baer et Euzet 1961 ; Land 1967 ; Yamaguti 1968), d'autres le considèrent comme le représentant d'une classe indépendante (Ivanov 1952 ; Bychowsky 1957). Le cycle biologique particulier, sans véritable stade larvaire, les données morpho-anatomiques de l'adulte, sont autant de critères qui soulignent l'originalité de cet Helminthe. Dans ce cas précis, la chétotaxie ne peut nous éclaircir sur les affinités d'*Udonella*. L'absence de sensilles dorsales peut être interprétée de deux manières différentes :

- cela peut être en relation, comme pour *Epicotyle torpedinis*, avec les modalités d'infestation particulières (pas de larve nageante),
- ou bien, il s'agit d'un Plathelminthe différent des Monogènes.

III. — Conclusion.

Nos recherches sur les structures argyrophiles des oncomiracidiums démontrent l'importance de la chétotaxie et des cellules ciliées à divers points de vue, systématique et biologique.

1. Sur le plan systématique et phylétique, ces structures mettent en évidence des plans d'organisation simples à faible variabilité et peu liés au parasitisme. Ces nouveaux critères démontrent ainsi des affinités entre les familles de Monogènes, à l'inverse du haptéur dont l'étude a toujours souligné une grande diversité. Nos recherches permettent d'opposer la grande souplesse adaptative du haptéur à la relative stabilité des structures argyrophiles.

Chétotaxie et cellules ciliées doivent donc nous permettre de définir les grands phylums des Monogènes. Le haptéur est par contre indispensable pour établir, à l'intérieur de ces lignées, une systématique plus détaillée comme cela a été fait par Euzet et Lopez-Roman (1974), Mamaev (1975) et Paperna (1977).

La chétotaxie confirme l'existence, chez les Monogènes, de deux grandes lignées, les Monopisthocotylea et les Polyopisthocotylea.

Chez les Monopisthocotylea, nous séparons 3 types larvaires d'inégale importance :
 — le type Dactylogyridea,
 — le type Capsalidea.
 et *Euzetrema knoeffleri*.

Chez les Polyopisthocotylea, la chétotaxie confirme l'unité du groupe dans lequel nous pouvons distinguer, par les cellules ciliées, les Polyopisthocotylea de Téléostéens, ceux de Sélaciens et les Polystomatidae. Nous rapprochons de cette lignée les Gyrodactylidae sans pouvoir préciser, ni le niveau de leur émergence à partir de la « souche Polyopisthocotylea », ni leurs affinités avec un groupe précis. Si nous comparons l'importance relative de la chétotaxie et des cellules ciliées, il apparaît que, des deux critères, c'est le second qui présente le plus de variabilité. Ceci est surtout remarquable chez les Polyopisthocotylea. Nous avons déjà souligné la convergence de la couverture ciliée larvaire dans chacun des deux phylums, au sujet de la « conquête » des Tétrapodes Amphibies par *Euzetrema knoeffleri* et les Polystomatidae.

2. Sur le plan biologique, l'étude de l'évolution post-larvaire de la chétotaxie a montré que l'équipement sensoriel de l'oncomiracidium comprenait deux types de sensilles qui ne sont pas toujours distingués morphologiquement :

- celles qui n'existent que chez la larve nageante et qui disparaissent dès sa fixation sur l'hôte,

— celles qui persistent et celles qui apparaissent par la suite au cours du développement.

Cette observation suggère un rôle différent pour ces récepteurs sensoriels. Les premiers, caducs, liés à la phase libre nageante, seraient adaptés à la recherche de l'hôte (Chémorécepteurs, tangorécepteurs...); les seconds, qui persistent et se multiplient chez le parasite, seraient en majorité tactiles et joueraient un rôle dans la vie de relation du parasite au contact de son hôte.

Il est important de souligner que ces récepteurs sensoriels caducs, non liés à la phase parasite, sont ceux qui nous ont permis de définir les types larvaires. Nous voyons là une preuve de l'importance de la chétotaxie par rapport aux autres structures larvaires, car ces récepteurs, liés à la phase libre, doivent être moins sujets que le haptéur, par exemple, à des phénomènes adaptatifs d'ordre parasitaire.

Évolution des Monogènes

Au cours du chapitre précédent, nous avons montré l'importance des recherches sur la chétotaxie et les cellules ciliées des oncomiracidiums. L'étude comparative de ces structures nous a permis de définir des plans d'organisation à faible variabilité qui suggèrent des affinités que ne mettaient pas en évidence les haptéurs adulte et larvaire. Le haptéur ayant montré de grandes possibilités adaptatives, des réponses identiques peuvent se retrouver par convergence dans des lignées séparées. Chez la larve, son étude a permis de préciser la systématique de la classe car cet organe y est sous forme très simplifiée. C'est pourtant, toujours, un organe plus ou moins préadapté à l'ectoparasitisme (cutané ou branchial).

D'autre part, notre ignorance de l'ontogénèse et de l'origine précise de toutes les pièces sclérifiées de l'organe de fixation ne permet aucune homologie entre les grands types de haptéur : c'est par exemple le cas des hamuli des Monocotylidae, des Gyrodactylidae et des Dactylogyridae ; on ne peut, de la même façon, affirmer si la paire de sclérites supplémentaires des Capsalidae correspond à des crochets larvaires transformés ou à des hamuli supplémentaires. Les crochets postérieurs du haptéur des Polyopisthocotylea sont-ils des hamuli ou dérivent-ils de crochets à ogive ? Ces incertitudes sont à l'origine de multiples interprétations et controverses. Il était donc important d'avoir des éléments d'information supplémentaires sur les stades libres de dispersion de ces parasites.

Toutes les classifications des Monogènes s'appuient surtout sur le haptéur adulte et, plus récemment, sur le haptéur larvaire. Pour les comprendre et les comparer, on peut se référer à trois systèmes importants : ceux de Sproston (1946), Bychowsky (1957) et Llewellyn (1970).

Baer et Euzet (1961) et Yamaguti (1968) n'ont fait que mettre à jour la classification de Sproston. Gussev (1977), Mamaev et Lebedev (1977) reprennent celle de

Bychowsky. Le travail de Llewellyn (1970) est une mise à jour de ses propositions de 1963 mais il ne donne pas de véritable classification et décrit les relations évolutives entre les familles qui devraient servir de base à une nouvelle systématique. Les planches suivantes résument les classifications de Bychowsky (1957), Baer et Euzet (1961) et les idées de Llewellyn (1970). La comparaison de ces systèmes met en évidence des controverses importantes qui interviennent dès la première subdivision : les Monopisthocotylea n'ont pas la même signification pour Baer et Euzet, et Bychowsky ; Llewellyn n'utilise pas ce terme qui regroupe, d'après lui, des familles hétérogènes.

Enfin, la place des Polystomatidae, des Gyrodactylidae, des Monocotylidae et des Udonellidae sont autant d'exemples qui soulignent les désaccords entre les auteurs.

I. — Les Monopisthocotylea.

Parmi les Monopisthocotylea, les auteurs ne groupent pas les mêmes Monogènes. Généralement, on les oppose aux Polyopisthocotylea (Sproston, 1946 ; Baer et Euzet, 1961 ; Yamaguti, 1968). Bychowsky (1957) les limite à un sous-ordre des Polyonchoinea, comprenant en particulier les Monocotylidae, les Capsalidae, les Acanthocotylidae et les Microbothriidae. Quant à Llewellyn (1970), il fait éclater les Monopisthocotylea en trois branches indépendantes : « Dactylogyrides », « Gyrodactylides » et « Monocotylides ». Les Monocotylidae auraient, selon lui, une origine commune avec les Polyopisthocotylea.

Nos résultats se rapprochent de ceux de Llewellyn (1970), car nous avons montré l'originalité des Gyrodactylidea qui se séparent des autres Monopisthocotylea.

Nous conserverons le terme de Monopisthocotylea, car la chétotaxie a mis en évidence deux types larvaires essentiels qui correspondent à la distinction classique Monopisthocotylea-Polyopisthocotylea. Bien entendu, nous en excluons les Gyrodactylidea.

II. — Les Polystomatidae.

C'est une famille originale par de nombreux caractères. En particulier, ce sont les seuls Monogènes de Tétrapodes (Amphibiens, Reptiles, Dipneustes et Mammifères) alors que ces Helminthes comptent essentiellement des parasites de Poissons. La place des Polystomes, parmi les Monogènes, est le problème fondamental qui oppose le système de Bychowsky (1957) et son interprétation moderne, aux autres classifications. Bychowsky, en effet, isole les Polystomatidae des Polyopisthocotylea, en les rapprochant, au sein des Polyonchoinea, de ce qu'il nomme Monopisthocotylea. Nos résultats sur la chétotaxie larvaire prouvent que les Polystomatidae sont bien des Polyopisthocotylea. La chétotaxie confirme donc les arguments déjà développés par Baer et Euzet (1961) et Llewellyn (1970) relatifs à la métamorphose du haptéur et à la présence du canal génito-intestinal pour déterminer la place systématique de cette famille.

Classification des Monogènes d'après Bychowsky (1957)

Classification des Monogènes d'après Baer et Euzet (1961)

Phylogénèse des Monogènes d'après Llewellyn (1970) (simplifiée)

Ces données ontogéniques et morphologiques ont été depuis lors renforcées par les recherches sur les ultrastructures. Ainsi, le spermatozoïde, l'épithélium intestinal et le syncytium tégumentaire (Lyons, 1972 *b* ; Rhode, 1975) des Polystomes ont des caractéristiques ultrastructurales qui confirment leur place parmi les Polyopisthocotylea. Tout récemment, Kearn (1978 *b*) a apporté un nouvel argument en prouvant que la paire d'yeux postérieure des Monopisthocotylea, trouve son homologue dans les nouveaux photorécepteurs non pigmentés, qu'il a découverts chez la larve des Polyopisthocotylea de Téléostéens. La distinction classique entre Monopisthocotylea (2 paires d'yeux) et Polyopisthocotylea (1 seule paire) se trouve mise en défaut par cette importante découverte. Le critère des tâches oculaires ne peut plus être utilisé pour rappro-

cher les Polystomatidae des Monopisthocotylea. Il en est de même pour le caractère « 16 crochets » ; nous avons montré qu'il était indépendant de la place systématique.

Les Polystomes sont donc tout à fait à leur place dans le phylum des Polyopisthocotylea. Cependant, ils présentent de nombreuses particularités. Nous avons déjà fait allusion à la place systématique de leurs hôtes. Les haptours larvaire et adulte, ont des caractères primitifs et nous avons déjà montré l'originalité de la couverture ciliée de l'oncomiracidium. Le cycle biologique qui fait intervenir des générations alternées branchiales et vésicales (Gallien, 1935 ; Combes, 1968), peut aussi être interne dans certaines conditions (Combes et coll., 1973, 1976 ; Murith et coll., 1977 ; Dupouy et Combes, 1977).

Du point de vue ultrastructural, le spermatozoïde peut présenter des variations de détail par rapport au type Polyopisthocotylea (Bekkouche, Fournier et Peyrière, 1974). Il en est de même pour les photorécepteurs qui ont une ultrastructure unique chez les Plathelminthes (Fournier et Combes, 1978). Le tégument présente des particularités au cours de son évolution dans le cycle biologique (Fournier, 1979). Cet auteur y voit une preuve des potentialités évolutives importantes des Polystomes.

Ces caractères particuliers des Polystomatidae ne facilitent pas les recherches sur les affinités de cette famille avec les autres Polyopisthocotylea.

Nous pensons que l'oncomiracidium des Polystomes présente, par la chétotaxie et les cellules ciliées, plus de ressemblances avec celui d'*Ercotyle catenulata* qu'avec celui des Polyopisthocotylea de Téléostéens. Ce rapprochement ne se retrouve que dans la classification de Sproston (1946) où l'auteur se base sur la présence, dans le haptour adulte, de ventouses. Les éléments de comparaison sont encore insuffisants et il est difficile, à partir du haptour larvaire, de rapprocher les Hexabothriidae d'une quelconque famille de Polyopisthocotylea. Lyons (1972 b) a étudié l'ultrastructure du tégument de *Rajonchocotyle emarginata*. Il présente une couche dense fibreuse, sous la membrane externe qui, selon elle, est caractéristique des Polyopisthocotylea ; mais, chez cet Hexabothriidae, l'auteur décrit des pores qui traversent cette couche dense. Bresciani (1973) et Rohde (1975) décrivent la même structure chez des Polystomatidae. Ces pores ne se rencontrent pas chez les Polyopisthocotylea de Téléostéens étudiés jusqu'ici (Morris et Halton, 1971 ; Lyons, 1972 b) qui présentent à l'inverse des microvillosités. Cet argument va dans le sens de nos observations ; il mérite cependant d'être développé sur la base d'exemples plus nombreux.

III. — Les Gyrodactylidae.

Le cas des Gyrodactylidae mérite un examen particulier. Notre hypothèse sur leur origine implique une certaine parenté avec les Polyopisthocotylea.

Aucun auteur n'avait jusqu'ici envisagé ce rapprochement. Bychowsky (1957) regroupait bien Polystomatidae et Gyrodactylidae d'après l'armature du haptour larvaire à 16 crochets, mais au sein des Polyonchoinea, c'est-à-dire, une sous-classe qui comprend aussi les Monopisthocotylea. Ce système a l'inconvénient d'isoler les Polys-

tomatidae des autres Polyopisthocotylea, car, nous venons de voir que les Polystomes sont, par leur chétotaxie larvaire, et aussi par de nombreux autres caractères, du type Polyopisthocotylea. D'une manière générale, les Gyrodactylidae étaient toujours inclus dans les Monopisthocotylea (ou du moins rapprochés) ; en effet, s'ils présentent des modalités de reproduction originales, leur haptéur simple, ne subit pas de métamorphose et il n'y a pas de canal génito-intestinal.

Llewellyn (1970) distingue les Gyrodactylidae des autres Monogènes. Ils se séparent très tôt, selon lui, d'une lignée d'où sont issus les Polyopisthocotylea et les Monocotylidae. Ce point de vue se rapproche de notre hypothèse, dans la mesure où les Gyrodactylidae sont, dans ce cas, plus proches des Polyopisthocotylea que des Dactylogyridea.

Dans l'hypothèse d'une origine néoténique des Gyrodactylidae, on comprend l'absence de métamorphose du haptéur qui conserve des caractères larvaires. Les hamuli seraient alors des néoformations qui n'auraient pas d'homologue chez les autres Monopisthocotylea. Il existe d'ailleurs des Gyrodactylidae (*Isancistrum* et *Anacanthocotyle*) qui ne possèdent pas de hamuli. Malmberg (1974) pense que cette absence résulte d'une perte secondaire ; nous estimons, au contraire, qu'il peut s'agir du type haptorial primitif. L'absence de canal génito-intestinal s'expliquerait par le faible développement des glandes vitellogènes lié au mode de reproduction particulier. Si le rôle du canal génito-intestinal est, comme nous le pensons, celui d'un « trop-plein » qui régularise l'arrivée dans l'ootype des cellules vitellines pour la formation de l'œuf, il est aisé de concevoir son absence chez ces parasites où il y a viviparité. Cette viviparité, permettant l'ontogénèse *in utero* de l'embryon, subordonne le rôle du canal génito-intestinal aux espèces ovipares à utérus long. Là aussi, néoténie et viviparité expliqueraient la disparition du canal génito-intestinal chez les Gyrodactylidae.

Le système excréteur larvaire permet de différencier Monopisthocotylea et Polyopisthocotylea, mais le plan général d'organisation de ce système est semblable dans les deux cas. De chaque côté des canaux excréteurs latéraux antérieur et postérieur, formés par les canalicules d'un petit nombre de protonéphridies, confluent dans une vessie qui débouche au pore excréteur latéro-dorsal antérieur. Ce plan général persiste chez l'adulte où les protonéphridies se sont multipliées. Cependant, chez les Monopisthocotylea, les canalicules des flammes céphaliques droites et gauches, confluent en un petit canal médian impair qui n'existe pas chez les Polyopisthocotylea. Si nous considérons le système excréteur des Gyrodactylidae, bien étudié par Malmberg (1970), on remarque que malgré le grand nombre de protonéphridies, le plan général d'organisation typique de ces Monogènes comprend deux systèmes de canaux latéraux où l'on note en particulier, l'absence, au niveau céphalique, du canalicule impair. Cette union nous paraît être une caractéristique des Monopisthocotylea puisqu'elle persiste même chez les adultes. Par leur système excréteur, les Gyrodactylidae se rapprochent donc du type Polyopisthocotylea.

Lyons (1972 b, 1977) propose une distinction entre les Monopisthocotylea et les Polyopisthocotylea, d'après la présence d'une zone dense fibreuse, située sous la membrane plasmique externe du tégument des Polyopisthocotylea. Sous réserve d'une véri-

fication de cette hypothèse, on remarque que Kristky et Kruidenier (1976) retrouvent cette particularité ultrastructurale chez *Gyrodactylus eucaliae*; le tégument de ce Gyrodactylidae présente donc un caractère décrit uniquement, jusqu'à présent, chez les Polyopisthocotylea. Mais d'autres auteurs (Fournier, 1979) pensent que ce caractère serait plutôt adaptatif et sensible aux conditions de milieu.

IV. — *Euzetrema knoeppfleri*.

Euzetrema knoeppfleri est un parasite vésical d'Urodèle. Combes, Jourdane et Knoepffler (1974) montrent « l'originalité de son cycle biologique, qui ne le cède en rien à celle de la morphologie ». Chaque étude de cette espèce met en évidence un nouveau caractère original : c'est le cas des photorécepteurs (Fournier, 1975), du tégument (Fournier, 1976), de l'épithélium intestinal et de son rythme d'activité au cours de la digestion (Fournier, 1978). *Euzetrema knoeppfleri* apparaît comme un Monogène très spécialisé aux faibles potentialités évolutives. Dans le système de Bychowsky (1957), *Euzetrema knoeppfleri* se situerait dans les Polyonchoinea (16 crochets larvaires). Parmi ceux-ci, Gussev (1977) rapproche *Euzetrema* des Polystomatidae, eux aussi parasites d'Amphibiens.

Bekkouche, Fournier et Peyrière (1974) concluent après avoir étudié comparativement *Euzetrema* et des *Polystoma* : « Les différences ultrastructurales entre Monopisthocotylea et Polyopisthocotylea sont confirmées chez *Euzetrema* et *Polystoma* ». Cette réflexion s'applique parfaitement à la chétotaxie des oncomiracidiums.

La position systématique d'*Euzetrema* parmi les Monopisthocotylea reste donc à préciser. Llewellyn (1970) rapproche cette espèce des Capsalidae, mais d'après les caractères larvaires étudiés dans ce travail, il est difficile de la situer précisément. Nous pensons que ce parasite extraordinaire est, à l'image de son hôte (l'Euprocte de Corse), une forme relictive qui s'est isolée et spécialisée depuis le tertiaire (Steiner, 1950). Gussev (communication personnelle) a retrouvé une espèce d'*Euzetrema* chez un Euprocte du Caucase. Il n'est pas étonnant de constater les difficultés que nous avons pour situer le genre *Euzetrema* si l'on sait que la place même des Euproctes dans la classification a longtemps été confuse (Despax, 1923).

Un autre Monopisthocotylea fait figure de forme relictive : il s'agit de *Iagotrema uruguayensis* Mane-Garzon et Gil, 1962, parasite vésical d'*Hydromedusa tectifera* (Chélonien d'eau douce sud-américain). Il semble taxonomiquement voisin d'*Euzetrema knoeppfleri* mais pour préciser les affinités entre ces Monogènes, il sera nécessaire de connaître le développement de *Iagotrema* et sa chétotaxie larvaire.

V. — Les Monocotylidae.

La place des Monocotylidae, parasites de Sélaciens, n'était guère discutée par les auteurs qui admettaient d'étroites parentés entre cette famille et les Capsalidae (Sproston, 1946 ; Bychowsky, 1957 ; Baer et Euzet, 1961 ; Yamaguti, 1968). Llewellyn (1970)

est le seul à les isoler des Capsalidae, mais comme nous l'avons déjà fait remarquer, ce système présente l'inconvénient de rapprocher les Monocotylidae des Polyopisthocotylea puisqu'ils auraient une origine commune.

La chétotaxie larvaire de *Calicotyle kroyeri* nous a permis de montrer les ressemblances entre ce Monocotylidae et les Dactylogyridea. D'autres caractères renforcent cette opinion : le hapter et le système excréteur simple de la larve (Kearn, 1968 a, 1970) ainsi que le pore génital médian des adultes rapprochent les Monocotylidae des Dactylogyridea. Alors que chez les Capsalidae le hapter larvaire possède des hamuli et des pièces accessoires, le système excréteur larvaire présente de nombreuses protonéphridies et le pore génital est latéral chez l'adulte.

Les Monocotylidae et les Capsalidae sont, selon nous, un exemple remarquable de convergence au niveau du hapter qui est adapté à une fixation ventrale : dans les deux cas, des septes musculaires peuvent partager cet organe en autant de sous-unités qui jouent comme des ventouses.

VI. — *Udonella caligorum*.

Cette espèce est le seul exemple pour lequel la chétotaxie ne nous a donné aucun élément nouveau. Nous avons expliqué, au cours du chapitre précédent, que nos résultats peuvent s'interpréter de deux manières très différentes. Dans ce cas particulier, de nouvelles recherches sont nécessaires.

A l'issue de ce travail, nous proposons une conception originale de l'évolution des Monogènes. Ce schéma pourra servir de base à une nouvelle systématique.

D'après l'analyse des résultats obtenus sur les structures argyrophiles et leur intégration aux données traditionnelles, nous concevons cette évolution de la manière suivante (fig. 21) :

A partir d'une souche commune pour laquelle Bychowsky (1957) et Llewellyn (1970) imaginent un Protomonogène, deux phylums se séparent : les Monopisthocotylea et les Polyopisthocotylea.

- Les Monopisthocotylea comprennent deux lignées importantes :

La première comprend les Dactylogyridea où l'on distingue, d'une part, les Ancyrocephalidae, Dactylogyridae, Diplectanidae, Calceostomatidae et les Tetraonchidae, tous parasites de Téléostéens, d'autre part, les Monocotylidae de Sélaciens.

La seconde ne compte que les Capsalidae (avec en particulier les Capsalidae).

Euzetrema knoeppfieri et peut-être *Iagotrema uruguayensis* représentent une famille relictée isolée.

- Les Polyopisthocotylea sont les Monogènes d'où sont issus les Polystomatidae, parasites de Tétrapodes, les Hexabothriidae de Sélaciens et les Polyopisthocotylea de Téléostéens. De ce phylum se détachent aussi très tôt, par néoténie, les Gyrodactylidae.

POLYOPISTHOCOTYLEA

[illegible]

Fig. 21 : Phylogénèse des Monogènes.
Phylogenesis of Monogenea.

D'après ce schéma, nous concevons, comme Bychowsky (1957) et Llewellyn (1970) un Protomonogène dont le haptéur est armé par 16 crochets périphériques ou plus. Cette armature primitive persiste dans quelques familles de Monopisthocotylea (Tetraonchidae, *Euzetrema*) et de Polyopisthocotylea (Gyrodactylidae et Polystomatidae).

Pour le reste, il y a une réduction du nombre des crochets. Chez les Monopisthocotylea, il y a une réorganisation du haptéur selon deux types :

- tous les crochets restent périphériques, ou bien
- une paire devient centrale.

Mais ceci est une adaptation à deux modes de fixation différents ; dans le 1^{er} cas, il s'agit d'un parasitisme originel, fondamentalement cutané (Capsalidae, Monocotylidae) ; le second cas représente celui des parasites devenus branchiaux (Dactylogyridae, Diplectanidae, Ancyrocephalidae, Calceostomatidae, Tetraonchidae). Bien entendu, cela n'exclut pas, dans chaque lignée, des passages secondaires de la peau vers les branchies (ex. : *Trochopus pini*, certains *Capsala*) ou à l'inverse des branchies vers la peau (*Ergenstrema mugilis*).

Les Monocotylidae représentent selon nous, la branche Dactylogyridea de parasites cutanés qui se retrouvent chez les Sélaciens et dont certains sont passés sur les branchies.

Chez les Polyopisthocotylea, le haptéur primitif se retrouve peu modifié chez les Gyrodactylidae (qui se sont détachés très tôt de cette branche) et les Polystomatidae, dont l'appareil de fixation est peu spécialisé.

Dans cette lignée, les Polystomes (à l'inverse d'*Euzetrema* chez les Monopisthocotylea) représentent une réussite évolutive exceptionnelle. Ce groupe possède des potentialités importantes à l'inverse des Polyopisthocotylea de Poissons (Téléostéens et Sélaciens). Les Polyopisthocotylea de Téléostéens, dont les familles sont très nombreuses, se sont aussi diversifiées à l'extrême grâce à de multiples spécialisations pour la fixation aux lamelles branchiales. Mais cette spécialisation du haptéur a limité l'évolution de ces parasites dans le cadre étroit du système branchial.

Il est difficile de situer dans ce nouveau système des familles dont nous n'avons pas pu étudier les structures argyrophiles des oncomiracidiums. Ces acquisitions seront importantes, en particulier pour les exemples suivants :

- Les Acanthocotylidae qui ont un haptéur primitif à 16 crochets, dont le rôle dans la fixation est limité au début de l'infestation. Ils développent rapidement un pseudohaptéur qui, à l'inverse de celui des Diplectanidae, est adapté à une fixation ventrale cutanée. Les caractères de la larve les situent parmi les Dactylogyridea.
- Les Microbothriidae ont un haptéur musculo-glandulaire, sans crochets larvaires, adapté à la fixation sur un substrat dur (écailles placoïdes). Leurs affinités sont difficiles à préciser. La larve de *Leptocotyle minor*, décrite par Kearns (1965) se montre déjà très spécialisée. On peut les considérer comme étant très primitifs (Llewellyn, 1970) ou issus des Monocotylidae si l'on considère l'anatomie de l'adulte.

— Les Dionchidae semblent être un bel exemple de capture de Monocotylidae de Sélaciens qui sont passés secondairement chez les Echeineidae (Téléostéens phorétiques) (Ktari, 1977).

— Chez les Polyopisthocotylea, il sera intéressant de préciser la place des Chimaericolidae (parasites d'Holocephales) et les Diclybothriidae (parasites de Chondrostéens). Si leur situation parmi les Polyopisthocotylea ne fait aucun doute, nous pensons que l'étude de leur chétotaxie et des cellules ciliées, apportera des précisions importantes sur leurs affinités avec les Polyopisthocotylea de Sélaciens, de Téléostéens et de Tétrapodes.

Conclusion

Les idées émises jusqu'à maintenant sur l'évolution des Monogènes découlaient de recherches axées, pour l'essentiel, sur la morphologie du haptéur, organe de fixation de ces ectoparasites.

Nous avons montré dans ce travail que le haptéur, de par sa fonction, est un organe à grande « plasticité adaptative » sur qui la sélection naturelle a eu un impact fondamental. La nature du microhabitat où se fixent les Monogènes et la manière dont ils s'y attachent, sont autant de facteurs qui expliquent la diversité du haptéur. Son étude, nécessaire pour comprendre les multiples adaptations morphologiques, a permis d'élaborer une taxonomie détaillée. Par contre, elle n'a pas pu mettre clairement en évidence les grandes lignes de la phylogénèse des Monogènes.

Il était donc nécessaire d'ouvrir de nouvelles voies de recherche pour appréhender ce problème sur des bases originales. Nos travaux qui ont porté sur les structures argyrophiles des oncomiracidiums, comprennent l'étude de la disposition, d'une part des terminaisons sensorielles tégumentaires (ou sensilles) dont l'ensemble constitue la chétotaxie, et d'autre part, des cellules ciliées locomotrices. Nous les décrivons pour la première fois chez de nombreux Monogènes de Poissons.

Leur comparaison a permis de mettre en évidence des types larvaires, à partir desquels nous avons défini deux grands plans d'organisation. La chétotaxie, en particulier, s'est montrée être un caractère à faible variabilité qui a toujours prouvé des affinités entre des familles dont le haptéur, à l'inverse, soulignait la diversité.

L'étude de l'évolution post-larvaire de cette chétotaxie a démontré, en particulier, que les groupes de sensilles utilisés pour définir les grands types larvaires, étaient liés à la phase libre du cycle biologique. La chétotaxie de l'oncomiracidium représente une structure stable, beaucoup moins sensible que le haptéur aux phénomènes adaptatifs liés au parasitisme.

Nous proposons une nouvelle phylogénèse des Monogènes dont les branches maîtresses, les phylums fondamentaux, découlent directement de nos résultats sur la chétotaxie larvaire. Cette phylogénèse pose tout naturellement le problème de l'évolution

des Monogènes et de l'origine du parasitisme de cette classe. Ce sont, en effet, les seuls ectoparasites dont on ne connaît pas de formes libres directement apparentées, contrairement aux Insectes ou aux Crustacés parasites.

Les Monogènes constituent donc un modèle original dont il est intéressant de comparer l'évolution à celle des endoparasites d'une part et à celle des autres groupes ectoparasites d'autre part.

Les Monogènes étant dans leur ensemble des parasites à spectre d'hôtes étroit, un thème de recherche privilégié restera celui de la spécificité parasitaire. Il est classique de parler de spécificité phylogénique lorsque celle-ci dénote une évolution parallèle des hôtes et des parasites. Cela traduit généralement un parasitisme très ancien (c'est certainement le cas des Cestodes). Mais cette modalité seule donne une image incomplète de l'évolution ; par exemple, l'existence d'une spécificité écologique a été démontrée chez des Trématodes adultes et l'évolution des Nématodes est fortement conditionnée par des phénomènes de capture. Chez les Monogènes, la nature même du cycle biologique direct rend possible des passages sur de nouveaux hôtes. Il faudra, pour comprendre les mécanismes intimes de leur évolution, accorder une place particulière à l'étude du couple hôte-parasite, véritable entité biologique. Chaque élément du couple subit, en effet, les mêmes lois de l'évolution. Si une analyse du phénomène pour chacun des deux éléments est indispensable, il faut aussi les intégrer pour comprendre l'évolution globale de leur association symbiotique hétérospécifique.

L'hôte apparaissant comme un écosystème spécialisé, c'est en termes d'écologie qu'il faudra l'appréhender pour mettre en évidence le rôle de la sélection naturelle. Dans les phénomènes de spéciation, l'écologie de la fixation occupera une place importante chez les Monogènes de Poissons alors que chez les Polystomes, c'est l'écologie des hôtes et des cycles parasitaires qui sera prépondérante.

Pour comprendre ces mécanismes de l'évolution, un immense champ de recherches reste inexploré, c'est celui de la génétique de ces organismes hermaphrodites.

En somme, si les spécialistes de Monogènes se sont beaucoup penchés sur « l'acquis », il est grand temps de rechercher la part de « l'hérité ».

Bibliographie

- Baer J.-G., Euzet L. : Classe des Monogènes. In P.-P. Grassé, *Traité de Zoologie*, 4, 243-325, Masson édit., Paris, 1961.
- Bekkouché Z., Fournier A., Peyrière M. : Différences ultrastructurales entre Monogènes Monopisthocotylea et Polyopisthocotylea, parasites d'Amphibiens. 3^e Inter. Congress of Parasit. Munich 25-31 août 1974, *Proceeding*, 1, B₄, 416-417, 1974.
- Bovet J. : Contribution à la morphologie et à la biologie de *Diplozoon paradoxum* V. Nordmann, 1832. *Bull. Soc. Neuchâtel. Sci. Nat.*, 1967, 90, 63-159.
- Bresciani J. : The ultrastructure of the integument of the Monogenean *Polystoma integerrimum* (Frölich, 1791). *Kgl. Veterinaer. og Landbohojks. Arsskr.*, 1973, 14-27.
- Bychowsky B. E. : Monogenetic Trematodes, their systematics and phylogeny (en Russe). *Akad. Nauk. C.C.C.P.*, 1957, 1-509. English Transl. AIBS Washington, W. Hargis (1961).
- Combes C. : Biologie, écologie des cycles et biogéographie des Digènes et Monogènes d'Amphibiens dans l'Est des Pyrénées. *Mem. Mus. Nat. Hist. Nat. Sér. A.*, 1968, 51, 1-195.

- Combes C. : Biogéographie mondiale des Polystomatidae (en Russe). In : Vol. à la mémoire de B. E. Bychowsky, *Akad. Nauk. C.C.C.P.*, 1976, 34, 55-69.
- Combes C., Bayssade-Dufour C., Cassone J. : Sur l'imprégnation et le montage des cercaires pour l'étude chétotaxique. *Ann. Parasit. Hum. Comp.*, 1976, 51, 399-400.
- Combes C., Bourgat R., Salami-Cadoux M.-L. : Biologie des Polystomatidae : le cycle interne direct chez *Eupolystoma alluaudi* (De Beauchamp, 1913). *Z. Parasitenk.*, 1973, 42, 69-75.
- Combes C., Bourgat R., Salami-Cadoux M.-L. : Valeur adaptative du mode de transmission chez les Polystomatidae (Monogenea). *Bull. Ecol.*, 1976, 7, 207-214.
- Combes C., Jourdan J., Knoepffler L. P. : Le cycle biologique de *Euzetrema knoeppfleri* Combes, 1965 (Monogenea, Monopisthocotylea) parasite de l'Euprocte de Corse. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 1974, 99, 219-236.
- Combes C., Lambert A. : Evolution de l'appareil sensoriel au cours de la vie larvaire chez les Monogènes Polyopisthocotylea. *C.R. Acad. Sci.*, 1972, 274, 402-404.
- Combes C., Lambert A. : La chétotaxie des larves nageantes de Polystomes européens (Monogenea). *Ann. Parasit. Hum. Comp.*, 1975, 50, 25-37.
- Combes C., Lambert A., Bourgat R., Salami-Cadoux M.-L. : L'oncomiracidium de *Eupolystoma alluaudi* (De Beauchamp, 1913) Monogène parasite de *Bufo regularis* Reuss en Afrique. *Bull. Nat. Hist. Nat.*, 1978, 514, *Zool.*, 353, 211-216.
- Despax M. : Contribution à l'étude anatomique et biologique des Batraciens Urodèles du groupe des Euproctes et spécialement de l'Euprocte des Pyrénées Triton (*Euproctus asper*). *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, 1923, 51, 185-440.
- Dupouy J., Combes C. : Existence d'un cycle interne de reproduction chez *Polystoma grassei* Euzet, Combes et Knoepffler, 1966 (Monogenea, Polystomatidae) en Afrique équatoriale. *Ann. Sci. Nat. Zool.*, 1977, 19, 397-400.
- Euzet L., Lambert A. : Compléments à l'étude de la larve de *Diplozoon paradoxum* Von Nordmann, 1832 (Monogenea). *Ann. Parasit. Hum. Comp.* 1971, 46, 675-684.
- Euzet L., Lambert A. : Chétotaxie comparée des larves de *Diplozoon paradoxum* Von Nordmann 1832 et de *Diplozoon gracile* Reichenbach-Klinke, 1961 (Monogenea). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 1974, 99, 307-314.
- Euzet L., Lopez-Roman R. : Tentative d'homologie des éléments sclérifiés des pinces chez les Polyopisthocotylea (Monogenea). 3^e Inter. Congress of Parasit., Munich, 25-31 août 1974. *Proceeding ICOPA IV*, 1974, 1, Sect. B., 333-334.
- Euzet L., Raibaut A. : Le développement post-larvaire de *Squalonchocotyle torpedinis* (Price, 1942) Monogenea Hexabothriidae. *Bull. Soc. Neuchâtel. Sci. nat.*, 1960, 83, 101-108.
- Fournier A. : Les taches pigmentaires de l'oncomiracidium d'*Euzetrema knoeppfleri* (Monogenea) : ultrastructure et évolution au cours du cycle biologique. *Z. Parasitenk.*, 1975, 46, 203-209.
- Fournier A. : Le tégument d'*Euzetrema knoeppfleri* Monogène parasite d'Amphibien : ultrastructure et évolution au cours du cycle biologique. *Ann. Parasit. Hum. Comp.*, 1976, 51, 15-26.
- Fournier A. : *Euzetrema knoeppfleri* : evidence for a synchronous cycle of the gastrodermal activity and an « apocrine-like » release of the residues of digestion. *Parasitology*, 1978, 77, 19-26.
- Fournier A. : Evolution du tégument des *Polystoma* (Monogènes Polystomatidae) au cours du cycle : persistance de l'épiderme embryonnaire nucléé chez les oncomiracidiums. *Z. Parasitenk.*, 1979, 59, 169-185.
- Fournier A., Combes C. : Structure of photoreceptors of *Polystoma integerrimum* (Platyhelminths, Monogenea). *Zoomorphologie*, 1978, 91, 147-155.
- Gallien L. : Recherches expérimentales sur le dimorphisme évolutif et la biologie de *Polystoma integerrimum* Fröhl. *Trav. Stat. Zool. Wimereux*, 1935, 12, 1-181.
- Gussev A. V. : Some questionable problems of the Monogenoidea system (en Russe) in « Investigations of Monogenoidea in U.S.S.R. ». *Akad. Nauk. Zool. Inst. Leningrad*, 1977, 10-20.
- Ivanov A. V. : La structure d'*Udonella caligorum* Johnston, 1835, et la position des Udonellidae dans la systématique des Plathelminthes (en Russe). *Parasitol. Sb. Zool. Inst. Akad. Nauk. S.S.S.R.*, 1952, 11, 112-163.
- Kearn G. C. : The egg, oncomiracidium and larval development of *Entobdella soleae* a monogenean skin parasite of the common Sole. *Parasitology*, 1963 a, 53, 435-447.

- Kearn G.C.: The oncomiracidium of *Capsala martinieri* a monogenean parasite of the sun fish (*Mola mola*). *Parasitology*, 1963 c, 53, 449-453.
- Kearn G.C.: The biology of *Leptocotyle minor*, a skin parasite of the dogfish, *Scyliorhinus canicula*. *Parasitology*, 1965, 55, 473-480.
- Kearn G.C.: The larval development of *Merizocotyle* sp. a monocotylid monogenean from the nasal fossae of *Raia undulata*. *Parasitology*, 1968 a, 58, 921-928.
- Kearn G.C.: The oncomiracidia of the monocotylid monogeneans *Dictyocotyle coeliaca* and *Calicotyle kroyeri*. *Parasitology*, 1970, 61, 153-160.
- Kearn G.C.: A comparative study of the glandular and excretory systems of the oncomiracidia of the monogenean skin parasites *Entobdella hippoglossi*, *E. diadema*, et *E. soleae*. *Parasitology*, 1974, 69, 257-269.
- Kearn G.C.: Eyes with, and without, pigment shields in the oncomiracidium of the Monogenean parasite *Diplozoon paradoxum*. *Z. Parasitenk.*, 1978 b, 157, 35-47.
- Khotenovski I.A.: Sur la structure des œufs et des larves de certaines espèces de Monogènes du genre *Diplozoon* (en Russe). *Parasitologija S.S.S.R.*, 1975, 9, 17-27.
- Kristky D.C., Kruidenier F.J.: Fine structure and development of the Body wall in the Monogenean, *Gyrodactylus eucaliae* Ikezaki et Hoffman, 1957. *Proc. Helminth. Soc. Washington*, 1976, 43, 47-58.
- Ktari M.H.: Recherches sur la reproduction et le développement de quelques Monogènes (Polyopisthocotylea) parasites de Poissons marins. Thèse Doctorat Etat, n° C.N.R.S. AO 6532. U.S.T.L., 1971, Montpellier.
- Ktari M.H.: Le parasitisme d'*Echeneis naucrates* L. (Poisson Téléostéen) par deux Monogènes (Monopisthocotylea) du genre *Dionchus*: *D. agassizi* Goto 1899 et *D. remorae* Mac Callum 1916. *Excerpta Parasit. en memoria del Dr. E. Caballero y Caballero, Inst. Biol.*, 1977, 61-67.
- Lambert A.: Mise en évidence et importance de la chétotaxie larvaire chez les Monogènes Monopisthocotylea. *C.R. Acad. Sci.*, 1976, 282, 1109-1112.
- Lambert A.: Développement larvaire et post-larvaire d'*Ergenstrema mugilis* Paperna, 1964 (Monogenea, Ancyrocephalidae) parasite de *Liza ramada* (Risso, 1826) (Téléostéen, Mugilidae). *Z. Parasitenk.*, 1977 a, 52, 229-240.
- Lambert A.: L'oncomiracidium d'*Ancyrocephalus paradoxus* Creplin, 1839 (Monogenea, Monopisthocotylea) parasite de *Sander lucioperca* (Téléostéen, Percidae). *Ann. Parasit. Hum. Comp.*, 1977 b, 52, 493-505.
- Lambert A.: Recherches sur les affinités phylétiques des Polystomatidae. *C.R. Acad. Sci.*, 1977 c, 285, 1243-1246.
- Lambert A.: Précisions sur l'oncomiracidium de *Tetraonchus monenteron* (Wagener, 1857) Diesing 1858 (Monogenea, Tetraonchidae) parasite d'*Esox lucius* L. (Téléostéen). *Ann. Parasit. Hum. Comp.*, 1978 a, 53, 117-121.
- Lambert A.: Recherches sur l'oncomiracidium des Capsalidae (Monogenea). *Ann. Parasit. Hum. Comp.*, 1978 c, 53, 351-357.
- Lambert A.: Recherches sur les stades larvaires des Monogènes de Poissons. *Ann. Parasit. Hum. Comp.* 1978 d, 53, 551-559.
- Lambert A.: Recherches sur les affinités phylétiques des Gyrodactylidae (Monogenea). *C.R. Acad. Sci.*, 1979 a, 288, 231-233.
- Lambert A.: Evolution post-larvaire de l'appareil sensoriel chez les Dactylogyridea (Monogenea). *Z. Parasitenk.*, 1979 b, 58, 259-263.
- Lambert A., Bourgat R.: L'oncomiracidium de *Metapolytoma bryoonis* (Euzet et Combes, 1964) parasite de l'Amphibien malgache *Ptychadena mascareniensis* (Dumeril et Bribon). *Ann. Parasit. Hum. Comp.*, 1978, 53, 547-549.
- Lambert A., Combes C., Ktari M.H.: Morphologie de l'oncomiracidium de *Polystomoides* Ward, 1917 (Monogenea) et situation du genre parmi les Polystomatidae. *Z. Parasitenk.*, 1978, 56, 175-181.
- Lambert A., Maillard C.: L'oncomiracidium d'*Erpocotyle catenulata* (Guberlet, 1933) (Monogène Hexabothriidae) parasite de *Mustelus mustelus* L. (Selachii). *Ann. Parasit. Hum. Comp.*, 1979, 54, 113-115.

- Land J., Van der: Remarks on the subclass Udonellida (Monogenea) with description of a new species. *Zoöl. Meded., Leiden.*, 1967, 42, 67-81.
- Lee D.L.: The structure of the Helminth cuticle. *Adv. Parasit.*, 1972, 10, 347-379.
- Llewellyn J.: Monogenea. *Second. Inter. Cong. Parasit. Washington*, 6-12 sept. 1970. *J. Parasit.*, 1970, 56, Section II, Part. 3, 493-504.
- Lyons K.M.: Ultrastructural observations on the epidermis of the Polyopisthocotylean Monogeneans *Rajonchocotyle emarginata* and *Plectanocotyle gurnardi*. *Z. Parasitenk.*, 1972 b, 40, 87-100.
- Lyons K.M.: Epidermal fine structure and development in the oncomiracidium larvae of *Entobdella soleae* (Monogenea). *Parasitology*, 1973 b, 66, 321-333.
- Lyons K.M.: The epidermis and sense organs of the Monogenea and some related groups. *Adv. Parasit.*, 1973 c, 11, 193-232.
- Lyons K.M.: Epidermal adaptations of Parasitic Platyhelminths. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, 1977, 39, 97-144.
- Maeder A.M.: Monogènes et Trématodes parasites d'Amphibiens en Côte d'Ivoire. *Rev. Suisse Zool.*, 1973, 80, 267-322.
- Malmberg G.: The excretory systems and the marginal hooks as a basis for the systematics of *Gyrodactylus* (Trematoda, Monogenea). *Ark. Zool.*, 1970, 2, 1-235.
- Malmberg G.: On the hosts of Monogenoideans (Monogenetic Trematodes) with special reference to cephalopods and *Isancistrum*. *Proc. Scand. Soc. Parasitology*, 13-15 déc. 1974, *Proceeding*, 1974, 200-201.
- Mamaev Y.L.: Diclidophorids (Monogenoidea, Diclidophoridae) their evolution and phylogenetic relationships of Teleosteans their hosts (en Russe). In: Problems of evolutions Vol. IV, *Akad. Nauk.*, 1975, 127, 149.
- Mamaev Y.L. et Lebedev V.I.: System of higher Monogenea in light of modern data. In: Investigations of Monogenoidea in U.S.S.R. *Akad. Nauk. Zool. Inst. Leningrad*, 1977, 21-26.
- Morris G.P., Halton D.W.: Electron microscope studies of *Diclidophora merlangi* (Monogenea, Polyopisthocotylea). II. Ultrastructure of the tegument. *J. Parasit.*, 1971, 57, 49-61.
- Murith D., Vaucher C., Combes C.: Coexistence de la néoténie et du cycle interne chez un Polystomatidae. *C.R. Acad. Sci.*, 1977, 284, D., 187-190.
- Owen I.L.: The oncomiracidium of the monogenean *Discocotyle sagittata*. *Parasitology*, 1970, 61, 279-292.
- Paperna I.: The monogenea of marine catfish. In «*Excerta Parasitologica en memoria del Dr. E. Caballero y Caballero*, 1977, 99-116.
- Rohde K.: Fine structure of the Monogenea especially Polystomoïdes Ward. *Adv. Parasit.*, 1975, 13, 1-33.
- Salami-Cadoux M.L.: Les stades larvaires de *Polystoma africanum* Szidat 1932 (Monogenea, Polystomatidae) parasite de *Bufo regularis* Reuss. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.* (sous presse).
- Sproston N.G.: A synopsis of the Monogenetic Trematodes. *Trans. Zool. Soc. London*, 1946, 25, 185-600.
- Steiner H.: Die differenzierung der paläarktischen Salamandrinen während des Pleistozäns. *Rev. Suisse Zool.*, 1950, 57, 590-603.
- Tinsley R.C., Owen R.W.: Studies on the biology of *Protopolystoma xenopodis* (Monogenoidea): the oncomiracidium and life-cycle. *Parasitology*, 1975, 71, 445-463.
- Yamaguti S.: Systema helminthum. Vol. IV. Monogenea and Aspidocotylea. *Interscience Pub.*, 1968, 699 p.

ERRATUM. — En raison d'un tirage défectueux des figures 5 et 6, pages 187 et 188, n° 2/1980, de l'article de M. A. Lambert : *Oncomiracidiums et phylogénèse des Monogenea (Plathelminthes) 1^{re} partie : Développement post-larvaire*, nous reproduisons ces 2 figures telles qu'elles auraient dû apparaître :

Fig. 5. Hypothèse de la migration des onchoblastes chez les Dactylogyridea. En blanc : ébauches des hamuli ventraux ; en noir : ébauches des hamuli dorsaux ; en trait plein : migration des onchoblastes en activité ; en pointillé : migration des onchoblastes inactifs. R : structure « R » des Dactylogyridae considérée comme l'homologue des hamuli ventraux.

Hypothesis on migration of onchoblasts in Dactylogyridea. In white : ventral hamuli rudiments ; in black : dorsal hamuli rudiments ; in continuous line : migration of onchoblasts in activity ; in broken line : migration of inactive onchoblasts. R : « R » structure of Dactylogyridea corresponding to ventral hamuli.

A,B,C : Migration synchrone et mise en place des hamuli dorsaux (en noir) et ventraux (en blanc). (Vue ventrale).

Fig. 6. Schéma du développement post-larvaire du haptéur chez *Onchocleidus principalis*. *Onchocleidus principalis* : haptoral post-larval development.