LES PARTICULARITÉS BIOLOGIQUES ET ÉCOLOGIQUES
FAVORISANT LE RECRUTEMENT
DE *GYMNOPHALLUS NEREICOLA*

J. REBECQ ET G. PRÉVOT, 1962

(DIGenea, GYMNOPHALLIDAE)

PAR L'ANNÉLIDE POLYCHÈTE *NEREIS DIVERSICOLOR*

O. F. MULLER

par P. BARTOLI*

RÉSUMÉ. Les métacercaires de la plupart des Gymnophallides parasitent des Mollusques ; seules quelques espèces sont inféodées aux Annélides polychètes. Parmi celles-ci *Gymnophallus nereicola* présente un seul deuxième hôte obligatoire, *Nereis diversicolor*. Le choix d'un tel deuxième hôte implique tout un ensemble de particularités indispensables au bon déroulement du cycle biologique. L'auteur analyse les diverses particularités assurant le succès du cycle de vie de *G. nereicola*. Les unes tiennent au parasite lui-même (grand nombre de cercaires émises ; trajectoire de la nage des cercaires ; comportement ; présence de glandes de pénétration). D'autres tiennent à l'hôte lui-même : attraction des cercaires ; microhabitats des métacercaires. D'autres enfin sont du domaine de l'écologie : endémiothope très particulier largement favorable à la transmission ; proximité immédiate des premiers et deuxième hôtes intermédiaires. Toutes ces particularités agissent dans le sens d'un recrutement positif et contribuent au succès du cycle biologique de *G. nereicola*.

Recruiting modalities of *Gymnophallus nereicola* J. Rebecq and G. Prévot, 1962 (Digenea, Gymnophallidae) by *Nereis diversicolor*.

SUMMARY. Metacercariae of *Gymnophallidae* are generally parasites of Molluscs. Only some species have metacercariae occurring in Annelid. *Gymnophallus nereicola* J. Rebecq et G. Prévot, 1962 is a mediterranean species. His life cycle is characterized by only one second intermediate host, *Nereis diversicolor*. In consideration of this atypical host, several peculiarities are necessary for the development of *G. nereicola* life cycle. These features are studied in this paper. Some have relation with the parasite: large number of cercariae; behaviour; swimming trajectory; cephalic glands. Some others have relation with the second intermediate host: cercarial attraction; metacercarial microhabitat. After all, others characters are ecological features: special parasite endemiotop, nearness of first and second intermediate hosts. All these particularities are in favour of a positive recruitment of *Gymnophallus nereicola*.

* Laboratoire de Zoologie Marine, Faculté des Sciences et Techniques Saint-Jérôme, Université d'Aix-Marseille III, F 13397 Marseille Cedex 04.

Accepté le 22 décembre 1980.

Les *Gymnophallidae* F. N. Morozov, 1955 sont des Digènes parasites du système digestif d'Oiseaux de rivages marins (Laro-limicoles et Anatidés). Leur cycle biologique est hétéroxène. Le premier hôte intermédiaire est presque toujours un Lamellibranche ; le deuxième hôte est très souvent un Bivalve, plus rarement un Proso-branche, *exceptionnellement* une Annélide polychète. Les Gymnophallides sont donc des parasites bien adaptés aux deuxièmes hôtes Mollusques. Lorsqu'il s'agit de Gymnophallides néréicoles on peut alors se demander quelles sont les particularités assurant l'infestation du deuxième hôte Annélide. Ce sont ces aspects que nous nous proposons d'étudier ici.

En Europe, il existe deux espèces de Gymnophallides néréicoles :

1 — *Gymnophallus choledochus* T. Odhner, 1900. Le cycle biologique, découvert par B. Loos-Frank (1969) est le suivant :

Premier hôte intermédiaire : *Cerastoderma edule*. Mer du Nord.

C. glaucum. Méditerranée. (P. Bartoli, 1974).

Deuxième hôte : *Nereis diversicolor*. (G. Prévot, 1965).

2 — *Gymnophallus nereicola*. Le cycle est le suivant (P. Bartoli, 1972) :

Premier hôte : *Abra ovata*.

Deuxième hôte : *Nereis diversicolor*. (J. Rebecq et G. Prévot, 1962).

Ces deux Gymnophallides se retrouvent en Camargue. *G. nereicola* y est très répandu ; par contre *G. choledochus* ne s'y observe que tout à fait exceptionnellement car il existe entre ces deux espèces un processus d'exclusion compétitive (P. Bartoli, 1974).

Les résultats que nous présentons ici concernent seulement *G. nereicola* mais nous pensons que la plupart d'entre eux peuvent être étendus à *G. choledochus*.

I — L'ENDÉMIOTOPE DE *Gymnophallus nereicola*

L'endémiope d'un parasite correspond au biotope dans lequel toutes les conditions sont réunies pour un déroulement complet et permanent du cycle. En Camargue, l'endémiope de *G. nereicola* est extrêmement vaste : il comprend essentiellement les herbiers de *Zostera nana* des aires lagunaires et les prairies de *Ruppia maritima* des étangs saumâtres fermés. Là vivent côte à côte le premier hôte (*Abra ovata*), le deuxième hôte (*Nereis diversicolor*) et bien entendu l'hôte définitif.

Dans ces prairies *A. ovata* peut pulluler : jusqu'à une centaine d'individus par mètre carré et parfois davantage. Par ailleurs, la prévalence du parasitisme de ce premier hôte atteint souvent des valeurs très élevées : jusqu'à 50 % !

L'herbier constitue un milieu de mode extrêmement calme dans lequel les cercaires restent prisonnières, jusqu'à l'abri des facteurs dispersants.

II — ÉMERGENCE DES CERCAIRES

Le comptage des cercaires émises chaque jour par un *Abra ovata* parasité par *G. nereicola* montre qu'il s'agit d'un phénomène essentiellement variable, constitué

par des émissions massives alternant avec des périodes de repos (fig. 1). Le plus grand nombre de cercaires compté au cours d'une journée s'élève à 23 400. En tenant compte des données exposées dans le précédent paragraphe, le nombre de cercaires émises sur une surface de un mètre carré au cours d'une seule journée peut donc dépasser un million d'individus. Il est évident qu'une quantité aussi importante de cercaires libérées dans le milieu est très favorable pour le parasite : ses chances d'aboutir dans le deuxième hôte sont multipliées.

FIG. 1. — Variation dans le temps du nombre de cercaires de *Gymnophallus nereicola* émises par le premier hôte intermédiaire, *Abra ovata*.

III — COMPORTEMENT DES CERCAIRES

1 - NAGE. Les cercaires de *G. nereicola* se déplacent la face dorsale tournée vers le sol, la queue repliée le long de la face ventrale du corps. Le mouvement du corps et celui de la queue, très rapide, s'effectuent dans des plans parallèles entre eux. De temps en temps, cette activité est entrecoupée par des périodes de repos plus ou moins longues durant lesquelles les cercaires sont évidemment attirées par la gravité vers le substrat. Grâce à ses frétilllements, une cercaire tombée sur le sol peut facilement s'élever à nouveau au-dessus du sédiment. L'activité de la cercaire est donc caractérisée par une succession de mouvements de montée et de descente.

2 - PHOTOTROPISME. Dans la majorité des cas étudiés, le comportement des cercaires des *Gymnophallides* ne semble pas affecté par la lumière. Par contre, nous avons noté un phototropisme négatif pour les cercaires de *G. nereicola*. Cette originalité a pour conséquence de maintenir les cercaires à l'intérieur de l'herbier puisqu'il y règne une certaine pénombre.

3 - RHÉOTROPISME. Comme c'est le cas chez la plupart des *Gymnophallides*, les cercaires de *G. nereicola* sont très sensibles aux courants, même les plus faibles. Dès qu'une attraction se fait sentir, la cercaire cesse ses frétilllements et devient ainsi

parfaitement immobile. N'opposant aucune résistance, elle se laisse alors passivement entraîner.

Toutes ces particularités éthologiques sont d'une extrême importance pour le recrutement du parasite par le deuxième hôte intermédiaire.

IV — ACCÈS DES CERCAIRES DANS LA GALERIE DE L'ANNÉLIDE

Les cercaires des espèces malacophiles sont aspirées par les courants inhalants des Mollusques et parviennent ainsi dans la cavité palléale c'est-à-dire à l'intérieur même du corps de l'animal. Il n'en est pas ainsi pour les Gymnophallides néréicoles. Au sein de leur galerie, les Néréis entretiennent une circulation d'eau qui est indispensable à leurs échanges respiratoires. Le brassage de l'eau est réalisé par les mouvements ondulatoires de leur corps. Les courants ainsi produits entraînent les cercaires jusqu'à l'intérieur de la galerie de l'Annélide. Les cercaires parviennent alors *dans la proximité* du corps de la Néréis.

V — PÉNÉTRATION DES CERCAIRES DANS L'ANNÉLIDE.

La pénétration des cercaires de *Gymnophallus nereicola* dans *Nereis diversicolor* peut être facilement observée en opérant sur un fragment d'Annélide anesthésiée. À l'aide d'une micropipette on projette très doucement une cercaire contre l'Annélide : on est alors placé dans une situation comparable aux conditions naturelles. Lorsque la cercaire arrive au contact de la Néréis, ses frémissements cessent brusquement. La larve se met alors en extension, la queue non plus repliée le long de la face ventrale mais dans le prolongement du corps. Un nouveau type de mouvement succède au précédent, caractérisé par une incurvation alternative du corps sur la face dorsale et sur la face ventrale : il s'arrête dès que la larve parvient à se fixer à la surface de l'hôte.

Lorsque le premier contact de la cercaire avec le corps de l'Annélide a lieu sur ses faces dorsale ou ventrale, la larve ne cherche généralement pas à pénétrer directement à cet endroit ; elle rampe à la surface du corps, vers les parapodes sur lesquels elle s'immobilise alors. Dans le cas le plus fréquent, la cercaire s'installe sur les faces antérieure ou postérieure des parapodes, plus rarement sur leurs faces dorsale ou ventrale. Solidement attachée par sa ventouse ventrale, la cercaire entreprend alors la dissolution de la cuticule sous l'effet de la sécrétion des glandes de pénétration. Pendant toute la durée du forage, le corps est arc-bouté. La queue est extrêmement contractée ; l'animal la soulève de temps en temps.

Quand la cuticule est dissoute, la cercaire lâche prise avec sa ventouse ventrale, la ventouse orale demeurant en place. Rapidement elle s'allonge pour se disposer perpendiculairement à la surface du corps de l'Annélide. À la suite de trois ou quatre mouvements de contraction et d'élongation, la cercaire pénètre dans le corps de l'hôte ; cette phase, extrêmement rapide, ne dure que quelques secondes. Parfois la cercaire perd sa queue à l'extérieur, juste avant sa pénétration dans la Néréis ; plus souvent, la chute intervient lorsque la cercaire est entrée dans le parapode.

La cuticule est donc l'obstacle le plus important qui s'oppose à la pénétration de la cercaire d'un Gymnophallide néréicole dans une Annélide. Or, le lieu que la larve

choisit pour pénétrer dans le corps de la Néréis est remarquable. C'est en effet au niveau des parapodes que l'épaisseur cuticulaire est la plus réduite car là se réalisent les échanges respiratoires de l'Annélide. Partout ailleurs, la cuticule est plus épaisse et les cercaires de *G. nereicola* ne réussissent généralement pas à la perforer. Il arrive parfois qu'une cercaire tombant sur la face dorsale de l'Annélide s'y immobilise sans chercher à gagner les parapodes. Le forage commence alors, comme dans le cas précédent, mais au bout d'un temps assez long, la cercaire lâche prise et recommence à nager. Ramenée artificiellement à la surface du corps de l'hôte, sur les parapodes en particulier, elle ne cherche plus à y pénétrer. Son examen entre lame et lamelle révèle que les glandes de pénétration sont totalement vides.

Lorsque l'Annélide est en place dans sa galerie, des frottements importants doivent se produire sur les parois dorsale et ventrale de chaque métamère ; il est donc probable que les cercaires ne peuvent pas s'y fixer et qu'elles en sont rapidement chassées. Par contre, les faces antérieure et postérieure de chaque parapode représentent des surfaces où les frottements sont moindres donc des aires de prédilection pour le forage de la cuticule.

Un temps plus ou moins long peut séparer l'émergence de la mise en contact des cercaires avec l'Annélide. Il est donc important de savoir pendant combien de temps les cercaires de *G. nereicola* conservent leur pouvoir infestant.

Lorsqu'on dépose sur une *Nereis diversicolor* des cercaires émises depuis 36 heures, on constate qu'elles sont incapables d'y pénétrer ; pourtant, rien dans leur comportement, leur nage par exemple, ne laisse prévoir la perte de la faculté de pénétration. Le pouvoir infestant des cercaires de *G. nereicola* est donc limité à une journée environ.

Soulignons que la durée de vie des cercaires de *G. nereicola* peut atteindre trois jours à 20°C, à une salinité du milieu voisine de 38 ‰.

VI — MICROHABITATS DES MÉTACERCAIRES DANS L'ANNÉLIDE.

Quand la cercaire a réussi à perforer la cuticule de la Néréis, elle ne rencontre plus aucun obstacle important : les couches musculaires sous-jacentes sont franchies sans difficulté et la cercaire se dirige alors vers un acicule. Parvenue là, elle s'immisce dans l'espace compris entre l'acicule et la gaine sétigère qui le circonscrit (*fig. 2 A*). Lorsqu'aucun parasite n'est présent dans une rame sétigère, l'espace périaculaire est virtuel ; il est par contre démesurément agrandi pour abriter les métacercaires, surtout lorsque celles-ci sont nombreuses.

Le plus souvent, les métacercaires occupent la région proximale de l'acicule mais quand elles sont très nombreuses, on les retrouve alors sur toute sa longueur. Dans un même parapode, les métacercaires se répartissent principalement le long de l'acicule ventral, plus rarement le long de l'acicule dorsal (*fig. 2 B*). Dans chaque métamère, il y a donc quatre microhabitats distincts puisqu'il y a quatre acicules ; ils se reproduisent autant de fois qu'il y a de métamères sétigères dans le corps de l'Annélide. Bien sûr, le prostomium et le péristomium sont dépourvus de métacercaires. Soulignons que dans les *Nereis diversicolor* très parasitées par *Gymnophallus*

FIG. 2. — Microhabitat des métacercaires de *Gymnophallus nereicola* dans le deuxième hôte, *Nereis diversicolor* (d'après P. Bartoli, 1974).

A. Coupe transversale d'un parapode

B. Coupe transversale d'un demi-métamère.

ad : acicule dorsal - av : acicule ventral - cd : cirre dorsal - gs : gaine sétigère - m : métacercaire - mld : muscles longitudinaux dorsaux - mlv : muscles longitudinaux ventraux - mms : muscles moteurs des soies - ov : ovocyte - s : soie - vs : vaisseau sanguin - vv : vaisseau ventral.

nereicola, et seulement dans ce cas, on peut observer quelques métacercaires dans l'épaisseur des tuniques musculaires de la région médio-dorsale ou encore dans les néphridies.

VII — RÉPARTITION DES MÉTACERCAIRES DANS L'ANNÉLIDE.

Les cercaires de *G. nereicola* restent toujours dans les métamères à l'intérieur desquels elles sont entrées ; elles ne migrent pas vers d'autres régions du corps de l'Annélide comme c'est le cas pour *Deropristis inflata* (Molin, 1858) ? parasite de *Nereis diversicolor* (M. Vaes, 1978). Bien que les dissépiments ne constituent pas une barrière efficace, les cercaires de *G. nereicola* ne les franchissent pas.

Le corps d'une *Nereis diversicolor* est constitué par la succession de plusieurs métamères sétigères, chacun de ceux-ci offrant quatre microhabitats aux métacercaires de *G. nereicola*. Toutefois, tous les métamères ne sont pas équivalents puisqu'ils diffèrent entre eux par leur âge et par leurs dimensions. Au fur et à mesure que l'on se rapproche de l'extrémité postérieure de l'animal, les microhabitats sont de plus en plus récents et de moins en moins volumineux ; parallèlement, la cuticule, qui représente le seul obstacle à la pénétration des cercaires dans le corps de l'Annélide, diminue progressivement d'épaisseur. Chaque métamère constituant une unité distincte, le corps d'une Néréis peut être comparé, à mesure que l'on se rapproche du pygidium, à une succession d'individus de plus en plus jeunes.

1 — L'ANNÉLIDE EST INFESTÉE NATURELLEMENT (infestation progressive).

Il découle des considérations dont on vient de parler, que le nombre de métacercaires trouvées dans chaque métamère doit diminuer au fur et à mesure que l'on s'éloigne du prostomium. C'est précisément ce que révèlent de nombreux comptages (fig. 3 A). Non seulement les segments de la région antérieure sont les plus anciens mais ce sont aussi ceux qui sont le plus fréquemment exposés aux cercaires.

2 — L'ANNÉLIDE EST INFESTÉE EXPÉRIMENTALEMENT (infestation réalisée en une seule fois).

Les résultats obtenus par le moyen des contaminations artificielles démontrent la réalité des données exposées précédemment.

Lorsqu'on infeste expérimentalement des *Nereis diversicolor* par des cercaires de *Gymnophallus nereicola*, le profil de la distribution des métacercaires est radicalement différent de celui que l'on observe dans les conditions naturelles. De plus, les résultats ne sont pas les mêmes selon les conditions de l'expérimentation.

a — L'ANNÉLIDE EST LAISSÉE LIBRE SUR LE SUBSTRAT.

Une *Nereis diversicolor* indemne (diamètre ovocytaire : 175 μ -200 μ) est placée dans un cristalliseur renfermant 200 cm³ d'eau de mer. On ajoute 1 000 cercaires de *Gymnophallus nereicola* récemment émises. Les cercaires dispersées dans le milieu ont autant de chances de tomber sur l'avant, sur le milieu ou sur l'arrière du corps de l'animal. Quinze jours après, nous retrouvons 737 métacercaires (rendement = 73,7 %) localisées, pour la plupart d'entre elles, dans la partie postérieure de l'animal (fig. 3 B). Ce phénomène s'explique par la faible épaisseur cuticulaire de cette partie du corps de l'Annélide ; la pénétration des cercaires y est donc plus facile.

FIG. 3. — Répartition des métacercaires de *Gymnophallus nereicola* dans les différents métamères de *Nereis diversicolor*.

A. Infestation naturelle (infestation progressive).

B. Infestation expérimentale par 1000 cercaires d'une Annélide laissée libre sur le substrat (infestation réalisée en une seule fois).

C. Infestation expérimentale par 1000 cercaires d'une Annélide vivant dans sa galerie (infestation réalisée en une seule fois).

b - L'ANNÉLIDE EST DANS SA GALERIE.

Nous avons disposé au fond d'un cristalliseur identique à celui nous ayant servi précédemment, une hauteur de sable de 15 cm environ. Le sédiment est ensuite recouvert par 200 cm³ d'eau de mer. Une Annélide indemne y est libérée (diamètre ovocytaire : 184 μ -198 μ). Quelques jours plus tard, l'animal ayant fait sa galerie, nous ajoutons 1 000 cercaires. Quinze jours après, nous retrouvons seulement 321 méta-cercaires (rendement = 32,1 %) dont la plus grande partie est localisée dans la région moyenne du corps (fig. 3 C). Ce phénomène s'explique facilement puisque, dans la galerie, les cercaires se raréfient à mesure que l'on s'éloigne de l'orifice ; par contre comme nous l'avons déjà dit, elles peuvent pénétrer dans le corps de l'animal d'autant plus facilement que l'on est plus près du pygidium. De ces deux gradients opposés, résulte un profil d'infestation présentant un maximum dans la région moyenne du corps de l'Annélide.

Conclusions

Gymnophallus nereicola diffère de la plupart des Gymnophallides par la nature du deuxième hôte intermédiaire. Alors que dans l'immense majorité des cas il s'agit d'un Mollusque, principalement d'un Lamellibranche, ici c'est une Annélide polychète. L'endémioptopie de *G. nereicola* recouvre des milieux dans lesquels la malacofaune est souvent peu variée. C'est le cas des étangs saumâtres fermés : les seuls Pélécytopodes sont *Cerastoderma glaucum* et *Abra ovata*. Or ces deux Bivalves interviennent déjà dans le cycle biologique d'un autre *Gymnophallidae*. On peut penser que *G. nereicola* a évité la compétition en sélectionnant un deuxième hôte intermédiaire d'une autre nature, toujours très abondant dans cette biocénose particulière : *Nereis diversicolor*.

Le choix d'une Annélide comme deuxième hôte, ne constitue pas un désavantage pour *G. nereicola*. Nous avons montré tout au long de ce travail qu'il existe un ensemble de particularités aussi bien sur le plan biologique que dans le domaine écologique, qui favorisent le déroulement du cycle évolutif de ce Trématode.

Parmi les particularités biologiques, plusieurs tiennent au parasite lui-même. Ainsi la trajectoire de la nage de la cercaire, caractérisée par des mouvements successifs de montée et de descente, multiplie ses chances d'être aspirée par les courants d'eau engendrés par l'Annélide. Par ailleurs, les cercaires de *G. nereicola* se distinguent de celles de beaucoup d'autres Gymnophallides par leur phototropisme négatif qui empêche leur trop grande dispersion et qui les maintient donc à l'intérieur de l'herbier où se trouve le deuxième hôte. Le choix d'un tel deuxième hôte a rendu nécessaire l'acquisition de glandes de pénétration indispensables pour dissoudre la cuticule des Néréis. Ces glandes n'existent pas chez les cercaires de *Gymnophallus fossarum* P. Bartoli 1965, espèce jumelle très voisine de *G. nereicola* ! (P. Bartoli, 1974).

D'autres particularités biologiques, tenant non plus au parasite mais à l'hôte lui-même, assurent le succès de la transmission et de l'installation de *G. nereicola* dans *N. diversicolor*. Ainsi, l'attraction des cercaires par l'Annélide est réalisée par le

courant d'eau qu'elle entretient dans sa galerie. En ce qui concerne le microhabitat des métacercaires, il est possible qu'une certaine analogie puisse exister entre celui des *Gymnophallides* néréicoles et celui des autres *Gymnophallides*. Chez les *Gymnophallides* malacophiles, les métacercaires se répartissent en des lieux rigoureusement définis de l'espace compris entre la coquille et le pallium. Chez les *Gymnophallides* néréicoles, les métacercaires se localisent dans l'espace situé entre l'acicule (un corps dur) et la gaine sétigère. Vraisemblablement, les métacercaires de *G. nereicola* trouvent là des caractéristiques proches de celles du microhabitat ancestral du Mollusque qu'elles parasitaient autrefois.

Parmi les particularités d'ordre écologique favorisant le déroulement du cycle, nous avons mis en évidence le rôle de la nature particulière de l'endémioptope. L'herbier, qu'il soit constitué par *Zostera nana* ou par *Ruppia maritima* constitue un environnement très favorable à la transmission. En effet ce milieu est à l'abri des facteurs dispersants comme le vent ou les courants marins. De plus, les premiers et deuxièmes hôtes font partie de la même biocénose et se retrouvent donc côte à côte.

Toutes ces caractéristiques agissent dans un même sens et la résultante de toutes ces activités assure un recrutement positif : c'est une stratégie de type K (C. Combes, 1980). Nous pouvons noter aussi que dans les stations très parasitées, la présence d'un nombre important de métacercaires de *G. nereicola* le long des acicules ventraux (soies motrices) de nombreux parapodes, modifie de manière sensible le comportement des Néréis. A l'approche des Oiseaux limicoles prédateurs, hôtes définitifs, le comportement de fuite des Néréis dans leur galerie est ralenti ce qui facilite leur capture. C'est là un bel exemple de favorisation (C. Combes, 1980). Toutes ces particularités, jointes les unes aux autres assurent le succès du cycle biologique de *Gymnophallus nereicola*.

BIBLIOGRAPHIE

- BARTOLI P. : Les cycles biologiques de *Gymnophallus nereicola* J. Rebecq et G. Prévot, 1962 et *G. fossarum* P. Bartoli, 1965, espèces jumelles parasites d'Oiseaux de rivages marins (*Trematoda*, *Digenea*, *Gymnophallidae*). *Ann. Parasitol., Hum. Comp.*, 1972, 47, 193-223.
- BARTOLI P. : Un cas d'exclusion compétitive chez les Trématodes : l'élimination de *Gymnophallus choledochus* T. Odhner 1900 par *G. nereicola* J. Rebecq et G. Prévot, 1962, en Camargue (France) (*Digenea*, *Gymnophallidae*.) *Bull. Soc. Zool. France*, 1974, 99, 551-559.
- COMBES C. : Les mécanismes de recrutement chez les métazoaires parasites et leur interprétation en termes de stratégies démographiques. *Vie et Milieu*, 1980, 30 (sous presse).
- LOOS-FRANK B. : Zur Kenntnis der *Gymnophalliden* Trematoden des Nordseeraumes. I. Die alternativ-zyclen von *Gymnophallus choledochus* Odhner, 1900. *Z. Parasitenk.*, 1969, 32, 135-156.
- PREVOT G. : Développement expérimental d'une métacercaire de *Gymnophallus* (*Trematoda*, *Digenea*). *Bull. Soc. Zool. France*, 1965, 90, 451-456.
- REBECCO J., PREVOT G. : Développement expérimental d'un *Gymnophallus* (*Trematoda*, *Digenea*). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 1962, 255, 3272-3274.
- VAES M. : Notes on the life-cycle of *Deropristis inflata* (Molin, 1958) ? (*Trematoda Digenea* : *Acanthocolpidae*) : transmission between first and second intermediate host. *Biol. Jb. Dodonaea*, 46, 1978, 202-209.