

ANNALES DE PARASITOLOGIE

HUMAINE ET COMPARÉE

Tome 58

1983

N°1

© Masson, Paris, 1983.

Ann. Parasitol. Hum. Comp.,
1983, t. 58, n° 1, pp. 1-17.

MÉMOIRES ORIGINAUX

RELATIONS HOTES-PARASITE DU TREMATODE *MICROPHALLUS PAPILLOROBUSTUS* (RANKIN, 1940)

II — Modifications du comportement des *Gammarus* hôtes intermédiaires et localisation des métacercaires

S. HELLUY*

RÉSUMÉ. Le comportement aberrant observé chez certains Gammarus est corrélé avec la présence, dans leur cerveau, de métacercaires matures de *Microphallus papillorobustus*. Ni les jeunes larves cérébrales, ni les kystes matures thoraciques ou abdominaux de ce Trématode n'induisent de modifications de comportement chez leurs hôtes.

Il existe une différence dans la répartition des métacercaires de *M. papillorobustus* chez *Gammarus insensibilis* et *Gammarus aequicauda*. Alors que de nombreuses métacercaires sont trouvées dans le thorax et l'abdomen chez *G. aequicauda*, très peu sont présentes dans cette même région du corps chez *G. insensibilis*. Des données de terrain et des infestations expérimentales montrent que chez les juvéniles des deux espèces ainsi que chez *G. insensibilis* adulte les post-cercaires s'enkystent dans les ganglions cérébroïdes ; chez *G. aequicauda* adulte les post-cercaires s'enkystent au niveau du thorax ou de l'abdomen. Les larves pourraient être attirées dans le cerveau des Amphipodes par une neurosécrétion caractéristique des stades juvéniles et encore produite à un taux élevé chez *G. insensibilis* adulte.

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

Ce travail a été effectué dans le cadre de l'Équipe de Recherche « Écologie des Plathelminthes parasites » de l'Université de Montpellier II et de l'Université de Perpignan, associée au C.R.N.S. (E.R.A. n° 915).

Accepté le 26 juillet 1982.

Host-parasite interfaces of the Trematode *Microphallus papillorobustus*.

II. — Altered behaviour in *Gammarus* intermediate hosts and location of metacercariae

SUMMARY. The aberrant behaviour observed in some Gammarids is correlated with the presence, in their brain, of mature metacercariae of *Microphallus papillorobustus*. Young cerebral larvae and mature thoracic or abdominal cysts of this Trematode do not induce alterations of behaviour in their hosts.

Gammarus insensibilis and *Gammarus aequicauda* show different patterns in the distribution of *M. papillorobustus* larvae. Whereas many metacercariae are found in the thorax or abdomen of *G. aequicauda* adult, very few are present in this same location in *G. insensibilis*. Field data and experimental infections show that the post-cercariae encyst in the cerebroid ganglions in juveniles of both species as well as in adults of *G. insensibilis*; the post-cercariae encyst in the thorax or in the abdomen in adult *G. aequicauda*. The larvae could be attracted to the Amphipods' brain by a neurosecretion characteristic of young stages; this neurosecretion would still be produced at a high rate in adult *G. insensibilis*.

Introduction

Dans les eaux saumâtres du littoral languedocien *Microphallus papillorobustus* (Rankin, 1940) (Trematoda : Microphallidae) infeste au stade métacercaire deux espèces-sœurs sympatriques de *Gammarus* (Crustacea : Amphipoda) appartenant au groupe *locusta* : *G. aequicauda* (Martynov, 1931) et *G. insensibilis* Stock, 1966. Les cercaires pénètrent dans les lamelles branchiales des Gammares après avoir formé à leur surface des kystes de pénétration. Les larves migrent et s'enkystent dans les ganglions cérébroïdes ou dans la chaîne nerveuse (Helluy, 1982).

Initialement, notre étude visait à déterminer l'influence de la métacercaire de *M. papillorobustus* sur le comportement des Gammares. Il s'est avéré d'une part qu'il existe une corrélation entre modifications du comportement des Gammares et présence de métacercaires cérébrales matures et d'autre part que la localisation des larves dans le tissu nerveux dépend de l'espèce et de l'âge du *Gammarus*-hôte. Ces deux points font l'objet du présent article. Dans une publication ultérieure seront traités les facteurs impliqués dans les perturbations éthologiques des Gammares.

Les modifications de comportement constituent un aspect passionnant et intrigant du domaine des relations hôtes-parasites. Elles se distinguent des phénomènes de pathologie affaiblissante car elles mettent en jeu des changements de réponse des hôtes à certains stimulus mésologiques* (Holmes et Bethel, 1972). De manière à mieux cerner le système Gammares-*M. papillorobustus* nous avons répertorié les cas de modifications comportementales engendrés d'une part chez des Crustacés par divers Helminthes, d'autre part chez différents Invertébrés par des Trématodes (*tableau I*).

* Après consultation de 4 dictionnaires, force m'a été de constater qu'« environnemental » n'existe pas en Français; mésologique semble convenir: qui a rapport à l'influence du milieu physique, biologique ou social sur un être vivant (Dictionnaire français de Médecine et de Biologie - Masson, 1971).

TABLEAU I. — Modifications comportementales pigmentaires et morpho-anatomiques chez des Invertébrés parasités par des Helminthes. (R. : références ; P. : parasites ; H.D. : hôtes définitifs ; H.I. : hôtes intermédiaires ; M. : modifications engendrées chez l'hôte intermédiaire par le parasite).

a) H.I. : *AMPHIPODES ISOPODES* et *OSTRACODES*

R. : BETHEL, HOLMES, 1973. P : *Polymorphus paradoxus* (Acanthocéphale) ; H.D. : localement hôtes principaux Canard Colvert et Rat musqué ; H.I. : *Gammarus lacustris* ; les Gammares non-parasités, en réponse aux perturbations mécaniques plongent vers le fond ; ils sont photophobes, leur phototactisme est négatif ; M. : les individus parasités répondent aux perturbations mécaniques par une fuite dirigée vers la surface, ils nagent alors à l'interface air-eau ou se cramponnent au matériel flottant ; ils sont photophobes, leur phototactisme est positif.

R. : BETHEL, HOLMES, 1973. P : *Polymorphus marilis* ; H.D. : localement hôte principal Canard Petit morillon ; H.I. : *G. lacustris* ; M. : les Gammares parasités sont photophiles mais ils manifestent un phototactisme négatif.

R. : BETHEL, HOLMES, 1973. P : *Lateriporus mathevossianae*, *L. skrajabini*, *L. clerici* (Cestodes). H.D. : Oiseaux ; H.I. *G. lacustris* ; pas de modifications du comportement.

R. : BETHEL, HOLMES, 1973. P : *Corynosoma constrictum* (Acanthocéphale) ; H.D. : Oiseaux ; H.I. : *Hyaella asteca* ; photophobe, phototactisme négatif ; M. : les Amphipodes parasités se montrent paresseux, ils restent en surface, leur phototactisme est altéré.

R. : HINDSBO, 1972 ; P. : *Polymorphus minutus* ; H.D. : Oiseaux ; H.I. : *G. lacustris* ; M. : les Gammares parasités préfèrent la partie superficielle éclairée de l'aquarium expérimental ; changement de couleur de l'hémolymphe, dépigmentation de la cuticule.

R. : SCHUTZE in HOLMES, BETHEL, 1972, P. : *Echinorhynchus truttae* (Acanthocéphale) ; H.D. : Poissons ; H.I. : *Gammarus pulex fossarum* ; M. : les Gammares parasités sont trouvés plus fréquemment dans le courant.

R. : KENNEDY *et al.*, 1978 ; P. : *Pomphorhynchus laevis* (Acanthocéphale) ; H.D. : Poissons ; H.I. : *G. pulex* ; photophobe, phototactisme négatif ; M. : les Gammares parasités reposent sur les végétaux de surface ; photophiles, phototactisme positif.

R. : STARK, 1965 ; P. : *Diplocotyle* (Cestode) ; H.D. : Poissons ; H.I. : *Gammarus zaddachi* ; M. : les Gammares parasités flottent en surface ; castration, augmentation de la taille des femelles.

R. : MUZALL, RABALAIS, 1975 III ; P. : *Acanthocephalus jacksoni* (Acanthocéphale) ; H.D. : Poissons ; H.I. : *Lirceus lineatus* ; les Isopodes non-parasités se cachent sous les feuilles qui tapissent l'aquarium expérimental ; M. : les individus parasités sont hyperactifs ; ils passent plus de temps sur le substrat et sur le matériel flottant ; dépigmentation, castration.

R. : CAMP, HUIZINGA, 1979 ; P. : *Acanthocephalus dirus* ; H.D. : Poissons ; H.I. : *Asellus intermedius* ; les Isopodes non-parasités creusent et se cachent ; M. : les individus parasités sont hyperactifs à la surface du substrat ; dépigmentation.

R. : MOORE, 1981 ; P. : *Plagiorhynchus cylindraceus* (Acanthocéphale) ; H.D. : *Sturnus vulgaris* ; H.I. : *Armadillidium vulgare* ; M. : les Isopodes parasités fréquentent des zones plus sèches, ils s'abritent moins ; pas de modifications des réponses au stimulus lumineux ; castration.

R. : DEMONT, CORKUM, 1982 ; P. : *Octospiniferoides chandleri* (Acanthocéphale) ; H.D. : Poissons ; H.I. : *Cypridopsis vidua* et *Physocyperia pustulosa* ; présents au fond de la colonne d'eau, photophobes ; M. : les Ostracodes parasités sont présents en surface ; photophiles.

b) P. : *TREMATODES*

R. : PEARRE, 1976, 1979 ; P. : Hemiuride ; H.D. : Poissons ; 2^e H.I. : *Sagitta friderici*, *Sagitta enflata* (Chaetognathes) ; les *S. friderici* non parasités sont trouvés en moyenne à 16,5 m de profondeur, les *S. enflata* à 27,5 m ; M. : les individus parasités fréquentent une zone plus superficielle. *S. friderici* : 10,9 m ; *S. enflata* : 15,7 m ; castration partielle, augmentation de la taille des femelles.

R. : KAGAN, 1951 ; ULMER, 1971 ; P. : *Leucochloridium*, *Neoleucochloridium* (Brachylaemide) ; H.D. : Oiseaux ; 1^{er} et 2^e H.I. : Succinées (Gastéropodes) ; M. : à la différence des individus vierges, les escargots parasités fréquentent les endroits découverts exposés à la lumière.

R. : SWENNEN, 1969 ; SWENNEN, CHING, 1974 ; P. : *Parvatrema affinis* (Gymnophallide) ; H.D. : Oiseaux ; 1^{er} et 2^e H.I. : *Macoma balthica* (Lamellibranche) ; les individus non-parasités vivent enfouis entre 1 et 12 cm de profondeur, jusqu'à 20 m au-dessous du niveau de la mer ; M. : les parasités rampent sur le sable de la zone intertidale en creusant des sillons.

R. ANOKHIN, 1966 ; ROMIG *et al.*, 1980 ; P. : *Dicrocoelium dendriticum* (Dicrocoelide) ; H.D. : Herbivores ; 2^e H.I. : g. *Formica* ; M. : les Fourmis parasitées se rencontrent en groupe fixées par leurs mandibules au sommet des brins d'herbes ; c'est un comportement fonction de la température.

R. : ROMIG *et al.*, 1980 ; P. : *Dicrocoelium hospes* (Dicrocoelide) H.D. : Herbivores ; 2^e H.I. : g. *Camponotus* ; M. : les Fourmis parasitées sont groupées en des points élevés principalement sur les plantes, elles ne bougent pas ; elles ne sont pas fixées par leur mandibules ; ce comportement ne semble pas dépendre de la température.

R. : LARNEY, 1969 ; P. : *Brachylecithum mosquensis* (Dicrocoelide) ; H.D. : Oiseaux ; 2^e H.I. : g. *Camponotus* ; M. : les Fourmis parasitées fréquentent les endroits découverts, elles manifestent une perte de sensibilité à la lumière et au froid ; prolifération du tissu parenchymateux et obésité.

A notre connaissance les Amphipodes, les Isopodes et les Ostracodes sont les seuls Crustacés chez qui des changements éthologiques liés au parasitisme par des Helminthes aient été observés. Les modifications pigmentaires et morpho-anatomiques qui accompagnent les perturbations éthologiques sont aussi notées. Les modifications de comportement interviennent, au niveau d'un hôte intermédiaire qui sera la proie de l'hôte définitif, dans le sens d'une accessibilité accrue du premier pour le second. La transmission du Ver est ainsi favorisée. (La favorisation désigne l'ensemble des processus ayant pour effet de donner à la rencontre hôte-parasite une probabilité supérieure à celle qui serait due au seul hasard) (Combes, 1980). Ceci a été montré expérimentalement par Hindsbo (1972), Bethel et Holmes (1977), Kennedy *et al.* (1978), Camp et Huizinga (1970) et Moore (1981) pour cinq systèmes hôtes-parasites, impliquant des Crustacés et des Acanthocéphales, cités dans le *tableau I*. A l'examen de ce tableau, il apparaît que les changements de comportement liés au parasitisme représentent un phénomène de convergence. Certaines espèces d'Helminthes appartenant à trois groupes taxonomiques : Cestodes, Trématodes et Acanthocéphales utilisent la même « ruse », qu'ils soient hémocoéliens ou cérébraux, chez des hôtes intermédiaires figurant parmi les Chaetognathes, Mollusques, Crustacés et Insectes, pour atteindre des hôtes définitifs aussi divers que les Poissons, les Oiseaux ou les Mammifères.

Matériel, méthodes et techniques

Matériel

Les Gammares étudiés proviennent de 3 stations localisées dans les étangs saumâtres du Languedoc (France) : les Salines de Villeroy (V), l'étang de l'Arnel (A)

et l'étang de Maugio (M.). Le recensement des Helminthes parasites de *G. insensibilis* et de *G. aequicauda* porte sur un millier d'individus-hôtes récoltés dans ces trois stations d'avril 80 à juin 81.

Les espèces de Vers inventoriées appartiennent aux groupes suivants : Nematoda, Acanthocephala, Trematoda (Hemiuridae et Microphallidae). Quatre espèces de Microphallidae sont présentes :

Maritrema subdolum Jagerskiold, 1909.

Microphallus papillorobustus (Rankin, 1940), Baer, 1943.

Microphallus hoffmanni Rebecq, 1964.

Levinseniella (Levinseniella) brachysomum (Creplin, 1837).

Des vérifications ont été effectuées dans 7 autres stations du littoral situées entre Agde et les Salins de Giraud : aucune population de Gammare n'était vierge de métacercaires de *M. papillorobustus*.

Échantillonnage

Pour mettre en évidence la corrélation entre présence de *M. papillorobustus* et modifications du comportement des Gammare nous avons procédé de deux manières : — sur le terrain en capturant d'une part les Gammare se trouvant en surface, d'autre part les Gammare vivant sur le fond ;

— au laboratoire en séparant les individus à comportement modifié et les individus à comportement normal.

A la différence des cystacanthes d'Acanthocéphales, les métacercaires, quand elles sont peu nombreuses, ne sont pas visibles par transparence chez les Gammare. Il a donc fallu observer et classer en deux catégories (modifié-normal) le comportement des Amphipodes puis les disséquer pour constater l'absence ou la présence de parasites, au lieu d'isoler individus sains et infestés afin d'étudier leur comportement.

Échantillonnage surface-fond. Les Gammare présents en surface sont récoltés au moyen d'une épuisette que nous faisons glisser sur les algues affleurantes ; les individus qui fuient à l'interface air-eau, sont aussi capturés. La récolte des Amphipodes en profondeur est effectuée en raclant avec l'épuisette le fond de la pièce d'eau et en secouant les algues proches du fond, au-dessus d'un récipient de ramassage.

Échantillonnage comportement modifié — comportement normal. Les Gammare dont le comportement est qualifié de « modifié » répondent aux perturbations mécaniques par une vive agitation à l'interface air-eau ; s'il existe une source lumineuse latérale leur fuite les entraîne dans cette direction ; parfois ils essaient de sortir de l'eau et de grimper le long des parois du bac. Leur sélection est opérée en frappant de petits coups sur la paroi du bac contenant un échantillon d'Amphipodes de surface. Une lampe éclaire un côté du récipient.

Les Gammare dont le comportement est qualifié de « normal », en réponse aux perturbations mécaniques cessent tout mouvement ou gagnent l'abri le plus proche. En laboratoire comme sur le terrain ces animaux normaux sont difficiles à repérer. Ils sont sélectionnés dans un bac contenant des Gammare capturés en profondeur.

Infestations expérimentales

Les infestations expérimentales sont pratiquées à la température du laboratoire dans des cristallisoirs contenant de l'eau de mer et des algues (*Ulva sp.*, *Enteromorpha sp.*) soigneusement triées. Les Gammarems sont placés dans un récipient soit avec des lots d'une cinquantaine d'*Hydrobia sp.* (Mollusque : Hydrobiidae), soit avec les débris d'*Hydrobia sp.* que l'écrasement a révélé parasitées par ce Trématode.

Les Gammarems juvéniles soumis à l'infestation sont prélevés dans la poche incubatrice de femelles sauvages ou d'élevage et mis en contact, avec les *Hydrobia* infestées, pendant 8 à 9 jours. Les adultes soumis à l'infestation sont nés en élevage. La maturité sexuelle est déterminée en fonction des critères suivants : ovaires en vitellogénèse visibles par transparence chez les femelles, vésicule séminale visible par transparence chez les mâles.

Une infestation massive a été réalisée de la manière suivante : un prélèvement complet, *Hydrobia* comprises, effectué à l'étang de Mauguio est versé dans un bac. Les Gammarems sont de gros et vieux adultes *G. aequicauda* de la génération d'hiver. Ils meurent rapidement en laissant une abondante progéniture. Deux mois plus tard, de jeunes adultes sont triés en fonction de leur comportement, fixés puis disséqués (L_1) ; 26 jours plus tard les mêmes opérations sont répétées sur des individus plus âgés (L_2).

Recensement des parasites

Le recensement des parasites est effectué à la loupe binoculaire sur des Gammarems frais ou fixés à l'alcool à 70°. Les segments des Amphipodes sont détachés un par un et dilacérés. Seuls les kystes des métacercaires matures sont comptabilisés. Les indices écologiques utilisés sont la prévalence ($p = \frac{np}{N} \times 100$), l'abondance ($a = \frac{na}{N} \times 100$) et la « densité moyenne » ($d = \frac{na}{np}$). N représente le nombre de Gammarems disséqués, np le nombre de Gammarems parasités et na le nombre de parasites.

En ce qui concerne *M. papillorobustus*, les indices sont fournis pour deux localisations du parasite : la tête et le corps. Sont dites corporelles les métacercaires présentes dans le mésosome, le métasome et l'urosome.

Pour les lots L_1 et L_2 les abondances ont été calculées segment par segment. Seul l'urosome eu égard à ses proportions, n'est pas détaillé (fig. 1).

L'échantillonnage des lots V_1 , V_3 , A_1 , M_1 est de type surface-fond ; celui des lots V_2 , A_4 , A_5 , L_1 , L_2 de type comportement modifié-comportement normal. Les Gammarems du lot A_1 ont été secondairement séparés en deux catégories : « parasités-cerveau » et « non-parasités cerveau » afin de comparer les abondances de métacercaires de *M. papillorobustus* et de *M. subdolum* dans le corps des Amphipodes en fonction de la présence ou de l'absence de métacercaires cérébrales ; les lots A_2 et A_3 ont aussi été séparés, à la dissection, en « parasités-cerveau » et « non-parasités cerveau » (tableau II).

TABLEAU II. — Abondances (a) des métacercaires matures de *M. papillorobustus* dans le cerveau et dans le corps de Gammars adultes en fonction de l'espèce-hôte intermédiaire (*Gammarus insensibilis* - *Gammarus aequicauda*). (S. : Gammars de surface ; CM. à comportement modifié ; PC. : parasités-cerveau ; F. : Gammars de profondeur ; CN. : à comportement normal ; NPC. : non parasités-cerveau.)

| échantillons- échantillonnage | <i>Gammarus insensibilis</i> | | | | | | | |
|----------------------------------|------------------------------|--------|-----------|---------|-------------|--------|-----------|---------|
| | S.-CM.-PC. | | | | F.-CN.-NPC. | | | |
| | cerveau | | corps | | cerveau | | corps | |
| | a % | (N) | a % | (N) | a % | (N) | a % | (N) |
| V ₃ S.-F. | 275 | (40) | 0 | (40) | — | — | — | — |
| A ₂ PC.-NPC. | 169 | (52) | 2 | (52) | 0 | (28) | 0 | (28) |
| A ₃ PC.-NPC. | 243 | (49) | 2 | (49) | 0 | (30) | 0 | (30) |
| A ₄ CM.-CN. | 245 | (40) | 10 | (40) | 27 | (40) | 0 | (40) |
| A ₅ CM.-CN. | 147 | (40) | 3 | (40) | — | — | — | — |
| A ₁ PC.-NPC. | 214 | (74) | 1 | (74) | 0 | (29) | 0 | (29) |
| | a = 215 % | σ = 49 | a = 3 % | σ = 4 | a = 7 % | σ = 13 | a = 0 | |
| | <i>Gammarus aequicauda</i> | | | | | | | |
| A ₁ PC.-NPC. | 100 | (13) | 108 | (13) | 0 | (72) | 43 | (72) |
| L ₁ CM.-CN. | 121 | (24) | 21 | (24) | 3 | (37) | 41 | (37) |
| L ₂ CM.-CN. | 281 | (26) | 831 | (26) | 14 | (28) | 514 | (28) |
| | a = 167 % | σ = 99 | a = 320 % | σ = 445 | a = 6 % | σ = 7 | a = 199 % | σ = 273 |

Résultats et interprétation

Corrélation entre modifications du comportement des Gammars et présence de la métacercaire cérébrale mature de *M. papillorobustus*

L'examen des recensements d'Helminthes montre que la présence de métacercaires cérébrales est l'élément le plus constant chez les Gammars de surface, en moyenne 86 % des individus en sont porteurs. Les Gammars de surface à comportement modifié sont parasités à 100 % dans le cerveau. Les Gammars prélevés en profondeur sont infestés en moyenne à 18 % dans les ganglions cérébroïdes ceux à comportement normal à 10 % (tableau III)*.

Les termes de Gammars de surface, à comportement modifié et parasités-cerveau désignent des ensembles qui se recouvrent presque totalement ou totalement. Les termes de Gammars de fond, à comportement normal et non-parasités-cerveau désignent des ensembles qui se recouvrent fortement.

La grande majorité des Gammars prélevés en surface et tous les Gammars à comportement modifié sont porteurs de métacercaires cérébrales de *M. papillorobustus*. Les individus prélevés en profondeur et les individus normaux sont en majorité dépourvus du parasite cérébral. Ceci vaut pour les deux espèces de *Gammarus*.

* Le nombre de Gammars capturés en surface et le nombre de Gammars capturés en profondeur ne sont pas comparables ; les premiers sont groupés sur les algues, les seconds éparpillés au sein des eaux de sorte qu'il n'est pas possible de calculer la prévalence globale de *M. papillorobustus* avec la technique d'échantillonnage utilisée.

TABLEAU III. — Prévalences (p) des métacercaires matures de *M. papillorobustus* dans le cerveau et dans le corps de Gammare adultes en fonction de leur origine spatiale (surface - fond) et de leur comportement (comportement modifié - comportement normal). (*G.i.* : *G. insensibilis*; *G.a.* : *G. aequicauda*.)

| échantillons- espèces | Surface | | | | Fond | | | | |
|--|----------------------|------|--------------------|------|---------------------|------|--------------------|------|------|
| | cerveau | | corps | | cerveau | | corps | | |
| | p % | (N) | p % | (N) | p % | (N) | p % | (N) | |
| V ₁ <i>G.i.</i> + <i>G.a.</i> | 96 | (80) | 5 | (80) | 9 | (80) | 1 | (80) | |
| V ₃ <i>G.i.</i> | 100 | (40) | 0 | (40) | — | — | — | — | |
| A ₁ { | <i>G.i.</i> | 100 | (70) | 1 | (70) | 12 | (33) | 0 | (33) |
| | <i>G.i.</i> | 35 | (31) | 29 | (31) | 4 | (54) | 33 | (54) |
| M ₁ <i>G.a.</i> | 98 | (59) | — | — | 48 | (44) | — | — | |
| | p = 86 % σ = 28 | | p = 9 % σ = 14 | | p = 18 % σ = 20 | | p = 11 % σ = 19 | | |
| | Comportement modifié | | | | Comportement normal | | | | |
| V ₂ <i>G.i.</i> + <i>G.a.</i> | 100 | (76) | 16 | (76) | 1 | (80) | 22 | (80) | |
| A ₄ <i>G.i.</i> | 100 | (40) | 5 | (40) | 22 | (40) | 0 | (40) | |
| A ₅ <i>G.i.</i> | 100 | (40) | 3 | (40) | — | — | — | — | |
| L ₁ <i>G.a.</i> | 100 | (24) | 21 | (24) | 3 | (37) | 24 | (37) | |
| L ₂ <i>G.a.</i> | 100 | (26) | 100 | (26) | 14 | (28) | 86 | (28) | |
| | p = 100 % σ = 0 | | p = 29 % σ = 40 | | p = 10 % σ = 10 | | p = 33 % σ = 37 | | |

Une fois ces faits établis, de nombreuses questions se posent :

- 1 — Les autres Helminthes parasites jouent-ils un rôle dans les modifications de comportement ?
- 2 — Les kystes de *M. papillorobustus* localisés dans le corps en l'absence de métacercaires cérébrales ont-ils une influence sur l'éthologie de *G. aequicauda* ?
- 3 — Les perturbations du comportement sont-elles dépendantes de la densité de métacercaires cérébrales ?
- 4 — Pourquoi certains individus à comportement normal sont-ils porteurs de larves dans les ganglions cérébroïdes ?

1 — La métacercaire hémocoelienne de *Maritrema subdolum* a dans certains cas une forte prévalence chez les Gammare à comportement modifié (L₂ : 100 %, 26/26). Chez cette même catégorie d'Amphipodes elle n'est que peu représentée dans l'échantillon A₄ (27 %, 11/40). De plus, elle est aussi hébergée par les individus à comportement normal (L₂ : 96 %, 27/28). Les métacercaires de *Microphallus papillorobustus* et de *Levinseniella (Levinseniella) brachysomum* ne sont abondantes qu'aux cabanes de Manguio. Nématodes, Hémiurides et Acanthocéphales ne se trouvent qu'aux Salines de Villeroy et, en outre, Hémiurides et Acanthocéphales sont rares.

Il y a corrélation entre présence de métacercaires cérébrales et comportement modifié même en l'absence de tout autre parasite.

2 — Les échantillons de *G. aequicauda* à comportement normal comportent jusqu'à 86 % d'individus parasités dans le corps (tableau III) pour la très grande

majorité en l'absence de larves cérébrales. Des individus infestés par 19 Vers exclusivement corporels ne manifestent pas de perturbations éthologiques.

Il n'y a pas de corrélation entre présence de métacercaires exclusivement corporelles de M. papillorobustus et comportement modifié des Gammarus.

3 — La densité des kystes dans le cerveau varie beaucoup en fonction de la station et de la saison. Que la densité soit de 6,9 (V_3) ou de 1,2 (L_1) les Amphipodes exhibent tous les traits caractéristiques du comportement modifié. Il est cependant possible que les perturbations éthologiques qui apparaissent qualitativement avec la présence d'une seule larve cérébrale soient accrues quantitativement par une forte densité métacercarienne.

Il y a corrélation entre présence d'une seule métacercaire cérébrale et modifications éthologiques.

4 — De nombreux individus à comportement normal hébergent des métacercaires cérébrales. Deux raisons liées l'une à la maturité du parasite, l'autre à une réaction de l'hôte pourraient suffire à expliquer ces faits, la première étant quantitativement plus importante. Lors de 3 infestations expérimentales pratiquées à des températures différentes et variables, les modifications de comportement sont apparues chez les Gammarus parasités par *M. papillorobustus* 20, 35 et 36 jours après le début de l'expérience. Dans chaque cas les métacercaires présentaient toutes les caractéristiques de la maturité. Lors d'une 4^e infestation les Amphipodes ont été disséqués après 23 jours. Ils étaient parasités mais normaux. Les différents organes des métacercaires étaient en place mais les follicules vitellins n'étaient pas totalement développés et la vessie présentaient encore un aspect immature. Par ailleurs les Gammarus à comportement modifié n'hébergent jamais uniquement des formes jeunes de *M. papillorobustus* dans les ganglions cérébroïdes. En outre les individus à comportement normal sont parfois porteurs de kystes cérébraux en cours de développement. Nous avons comptabilisé les métacercaires complètement formées, mais il est probable que de nombreuses larves estimées matures sur la base de critères morpho-anatomiques, n'étaient pas infestantes pour l'hôte définitif.

Le cas de *M. papillorobustus* est comparable à celui de l'Acanthocéphale *Poly-morphus paradoxus* chez *Gammarus lacustris*. Bethel et Holmes (1974) démontrent que la « altered behaviour » ne se déclenche que 15 à 20 jours après la formation du cystacanthe. Ce dernier pendant la première semaine qui suit sa formation n'est pas infestant pour un Hamster hôte expérimental, mais il le devient quand le comportement modifié apparaît.

Le cas de *Dicrocoelium hospes* chez *Camponotus compressicarpus* est lui aussi analogue. Lucius *et al.* (1980) n'ont observé l'apparition des changements de comportement chez les Fourmis que 30 jours après l'infestation. A ce moment les larves possédaient les caractéristiques de la maturité.

Le comportement modifié des Gammarus n'apparaît pas tant que la métacercaire de M. papillorobustus n'est pas totalement développée. Il est raisonnable de penser que les perturbations éthologiques n'ont lieu que lorsque les larves sont infestantes.

Parmi les Gammare normaux, nous avons trouvé plusieurs individus porteurs de kystes cérébraux matures encapsulés à différents degrés (Helluy, 1982). Le couple *Polymorphus paradoxus-Gammarus lacustris* fournit, encore une fois, un exemple analogue. Lors d'une expérience 7 Gammare infestés par des cystacanthès ne manifestaient pas de phototactisme positif, or 5 de ces parasites étaient encapsulés par les hémocytes de l'hôte et des dépôts de mélanine le recouvraient par endroit (Bethel et Holmes, 1973).

Il est possible que l'encapsulation annihile les effets de la métacercaire cérébrale de M. papillorobustus.

CONCLUSION

Dans la mesure où, au cours de cette étude, tous les Gammare manifestant un comportement modifié se sont révélés porteurs de métacercaires cérébrales matures de *M. papillorobustus*, il paraît logique d'établir une relation de cause à effet et d'affirmer que le parasite induit des modifications de comportement chez ses hôtes Gammare. Toutes les modifications observées sont d'ordre éthologique. Les femelles parasitées-cerveau (*G. aequicauda* comme *G. insensibilis*) portent des jeunes et des jeunes viables puisque plusieurs élevages ont été réalisés avec des Gammare issus de femelles parasitées-cerveau.

Répartition des kystes de *M. papillorobustus* chez *G. aequicauda* et *G. insensibilis* et facteurs influençant cette répartition

Les chiffres concernant l'abondance des métacercaires corporelles de *M. papillorobustus* chez *G. aequicauda* et *G. insensibilis* sont regroupés dans le tableau III. La comparaison de ces abondances permet d'affirmer qu'il existe une différence dans la répartition des kystes chez les deux espèces. Les métacercaires sont rares dans le corps chez *G. insensibilis* (abondance moyenne : 1,8 %), nombreuses dans le corps des *G. aequicauda* (abondance moyenne : 260 %). Le prélèvement A₁ est particulièrement significatif à cet égard car *G. insensibilis* et *G. aequicauda* ont la même origine spatio-temporelle.

Dans quelles circonstances la larve de *M. papillorobustus* s'enkyste-t-elle dans le corps de *G. aequicauda* ?

Les données suivantes ont fourni de premiers indices :

— 18 *G. aequicauda* sauvages, juvéniles (dont le sexe est indiscernable) hébergeaient uniquement des kystes cérébraux.

— La première infestation expérimentale a été effectuée avec des *G. aequicauda*. Leur âge n'avait pas fait l'objet d'une sélection particulière, mais la grande majorité était des adultes. Sur 15 individus infestés, le nombre total de métacercaires cérébrales était de 1 celui des métacercaires corporelles de 59.

— Chez les *G. insensibilis* adultes, les formes jeunes de *M. papillorobustus* sont hébergées dans les ganglions cérébroïdes, chez les *G. aequicauda* adultes elles sont dans le corps.

Des infestations expérimentales ont été pratiquées d'une part avec des juvéniles, d'autre part avec des adultes pour les deux espèces de Gammare. A la fin de la période de contact avec les *Hydrobia* parasitées, les juvéniles sont âgés au plus de 9 jours, ils ont donc effectué leur 2^e ou 3^e mue (Helluy, 1981). Les résultats groupés des infestations (tableau IV) montrent que chez les juvéniles des deux espèces, plus de 90 % des larves se sont enkystées dans le cerveau. Chez les *G. insensibilis* adultes 85 % des larves se sont enkystées dans ce même microhabitat. Les 9 métacercaires retrouvées chez des *G. aequicauda* adultes étaient toutes situées dans le thorax ou l'abdomen.

TABLEAU IV. — Nombre de métacercaires de *M. papillorobustus* dans le cerveau et dans le corps de Gammare infestés expérimentalement, en fonction de l'espèce et de l'âge des hôtes.

| espèces | âge | nb. de Gammare disséqués N | nb. de Gammare parasités n _p | nb. de métacercaires | |
|------------------------|-----------|-------------------------------------|--|---------------------------|-------------------------|
| | | | | cerveau n _a | corps n _a |
| <i>G. insensibilis</i> | Juvéniles | 32 | 15 | 23 | 1 |
| | Adultes | 15 | 6 | 75 | 10 |
| <i>G. aequicauda</i> | Juvéniles | 76 | 16 | 21 | 1 |
| | Adultes | 19 | 5 | 0 | 9 |

Lors des infestations massives L₁ et L₂, à 26 jours d'intervalle, chez des *G. aequicauda* adultes de la même génération le nombre de métacercaires cérébrales est multiplié par 2,6 celui des métacercaires corporelles par 18.

De cette juxtaposition de données éparses mais convergentes nous concluons que le facteur âge, ou plus exactement rang de mue, est prépondérant dans la localisation des métacercaires de *M. papillorobustus* chez *G. aequicauda*.

Chez les deux espèces les juvéniles s'infestent dans le cerveau ; chez *G. aequicauda* adulte les larves s'enkystent principalement dans le corps ; chez *G. insensibilis* adulte, elles s'enkystent surtout dans le cerveau. Les *G. aequicauda* adultes parasités dans le cerveau et dans le corps ont été infestés aux stades juvéniles et réinfestés aux stades adultes.

Un deuxième paramètre influençant la répartition des kystes de *M. papillorobustus* est apparu ; il est quantitativement moins important, c'est la capacité d'accueil de la tête. Lors d'une infestation de juvéniles le seul individu qui hébergeait un kyste corporel était aussi le seul individu porteur de 3 kystes cérébraux. Le nombre maximum de métacercaires trouvées dans la tête chez un vieux *G. insensibilis* est de 35 (pour *G. aequicauda*, 10). Un juvénile en deuxième intermue est environ dix fois plus petit qu'un adulte âgé. Donc au fur et à mesure de la croissance des Gammare une plus grande place est disponible dans la tête pour l'enkystement des larves de *M. papillorobustus*.

Il semblerait par ailleurs qu'il existe un phénomène de facilitation intra et interspécifique. Les *G. aequicauda* à comportement modifié hébergeaient plus de métacercaires corporelles de *M. papillorobustus* que les *G. aequicauda* à comportement normal. Les *G. aequicauda* et les *G. insensibilis* à comportement modifié hébergeaient plus de métacercaires de *Maritrema subdolum* que les individus normaux*.

Discussion

Le seul autre cas connu de métacercaires cérébrales induisant des modifications de comportement est celui des larves de Dicrocoelides chez les Fourmis (Romig *et al.*, 1980 ; Lucius *et al.*, 1980 ; Carney 1969, 1970). Il existe en règle générale 1 métacercaire de *Dicrocoelium dendriticum* dans le ganglion sous-œsophagien chez les Fourmis du genre *Formica*, 2 métacercaires de *D. hospes* dans les lobes antennaires chez les Fourmis du genre *Camponotus*, 1 ou 2 métacercaires de *Brachylecithum mosquensis* enkystées dans ou à proximité du ganglion supra-œsophagien chez les Fourmis du genre *Camponotus*. Il existe en outre, dans les trois cas de nombreuses larves abdominales qui diffèrent morphologiquement des larves cérébrales.

La répartition cerveau-corps de ces trois Dicrocoelides est expliquée de la manière suivante : lors de l'infestation toutes les postcercaires migreraient jusqu'au cerveau mais après qu'une ou deux larves aient envahi la place les autres larves retourneraient dans l'abdomen pour continuer leur développement. La localisation cérébrale ou corporelle des larves de *M. papillorobustus* procède d'un mécanisme différent impliquant l'âge de l'hôte (la littérature ne fournit pas d'exemple analogue).

La distribution des métacercaires corporelles de *M. papillorobustus* chez *G. aequicauda* adulte est très semblable à celle de *M. subdolum* malgré la différence d'habitat (tissu nerveux-hémocoèle) (*fig. 1*). Tous les segments des Amphipodes sont trouvés porteurs de kystes, cependant il existe un pic d'abondance dans la région de la jonction mésosome-métasome. Il paraît douteux que les larves de *M. subdolum* « choisissent » un site particulier dans l'hémocoèle ; c'est l'hôte qui « imposerait » une localisation par exemple par des contraintes mécaniques. De sorte que chez les *G. aequicauda* adultes, la postcercaire de *M. papillorobustus* ne sélectionnerait plus un microhabitat particulier, en l'occurrence le cerveau, mais s'établirait en fonction des contraintes du milieu.

Szidat (1969) étudiant la localisation parfois très sélective des métacercaires de Strigeatoidea chez les Poissons émet l'hypothèse que les larves sont guidées vers leur site d'infestation par un « engramme » ou mémoire spécifique développé et fixé au cours de nombreuses générations. L'attraction des postcercaires pour le cerveau est interprétable en termes d'« engramme » mais ce qui est sous forme de mémoire est obligatoirement la réponse à un ou des stimulus perçus par les postcercaires. Nom-

* *M. subdolum* possède les mêmes hôtes définitifs Oiseaux que *M. papillorobustus* (REBECQ, 1964). Qu'il y ait facilitation ou non, *M. subdolum* au niveau de l'individu-hôte intermédiaire se trouve bénéficier de la stratégie adaptative de *M. papillorobustus*. Serait-ce du « commensalisme » entre parasites ?

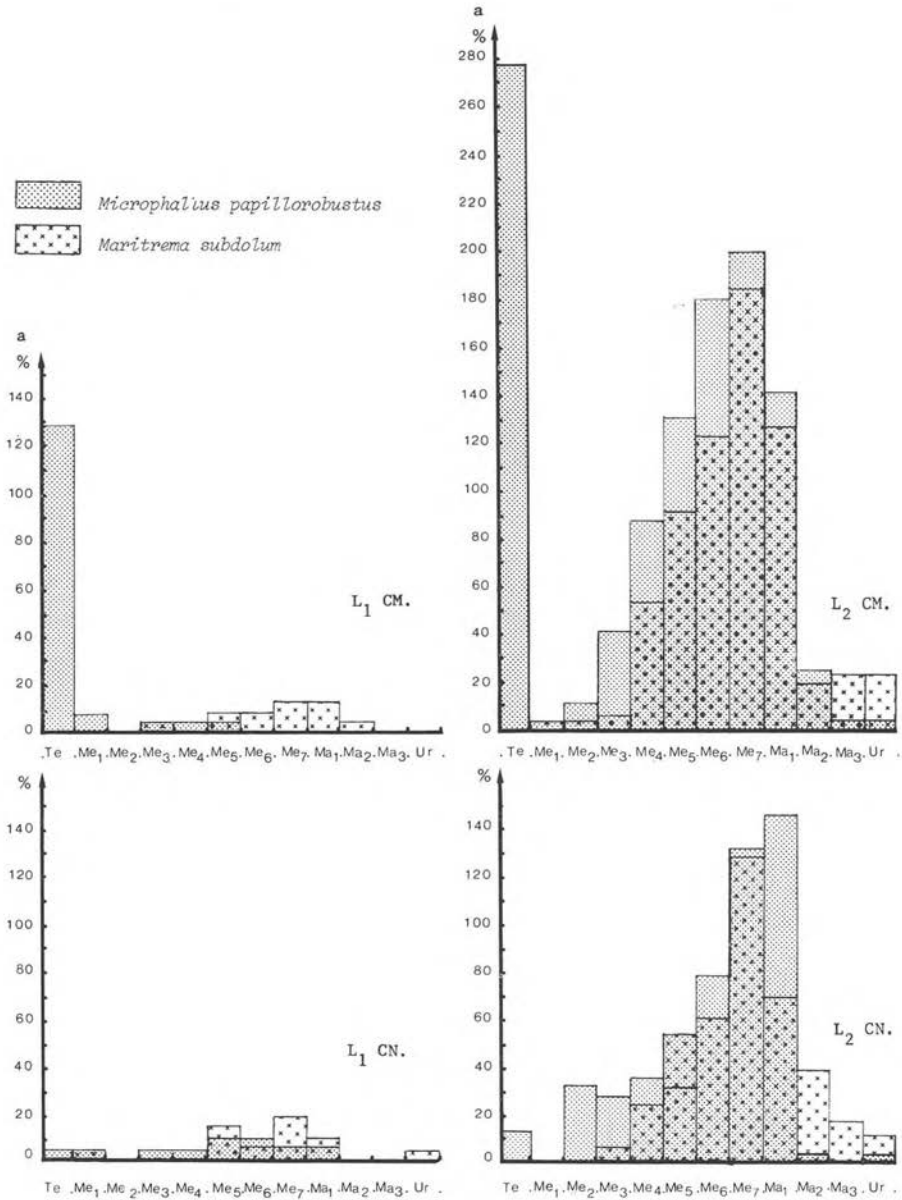


FIG. 1. — Abondances (a) des métacercaires matures de *M. papillorobustus* et de *M. subdolum* dans les différents segments du corps de *G. aequicauda* adultes de la même génération, à 26 jours d'intervalle (L₁-L₂), chez des individus à comportement modifié (CM.) et à comportement normal (CN.) (Te : Tête ; Me : Mesosome ; Ma : Metasome ; Ur : Urosome 1, 2, 3).

breux sont les auteurs cités par Ulmer (1971) à suggérer l'influence de substances chimiques ou d'hormones élaborées par l'hôte dans la localisation des Trématodes larvaires et adultes. L'attirance pour les ganglions cérébroïdes pourrait être une réponse positive à des neurosécrétions émanant de ces ganglions. Les postcercaires de *M. papillorobustus* possèderaient une double affinité : affinité pour le tissu nerveux en général et affinité pour des neurosécrétions émanant des medulla terminalis puisqu'il semblerait que cette partie du protocerebron soit le site d'enkystement préférentiel des larves.

Les postcercaires après avoir envahi les lamelles incubatrices paraissent se déplacer activement à travers les tissus. Les modalités de la migration n'ont pas été suivies, il n'en reste pas moins qu'elle aboutit au cerveau chez les juvéniles des deux espèces et chez les *G. insensibilis* adultes. Ces faits sont explicables si l'on admet que la substance qui attire les larves dans le cerveau est une neurosécrétion de type hormonal, caractéristique des stades juvéniles et que *G. insensibilis* présente des caractères « néoténiques ».

En règle générale, chez les Arthropodes, les hormones jouent un rôle dans les processus vitaux non par le biais de leur présence-absence mais par leur quantité variable à tel stade du cycle d'intermue ou à tel stade du cycle biologique. L'hormone serait sécrétée en abondance chez les juvéniles, son taux décroîtrait avec les rangs de mue ; elle serait encore présente en grande quantité chez les *G. insensibilis* adultes, en faible quantité chez les *G. aequicauda* adultes. Les postcercaires trouveraient ou ne trouveraient pas leur site d'élection en fonction du taux d'hormone sécrétée au moment de l'infestation. Il serait intéressant d'étudier, chez *G. aequicauda* à partir de quel stade de mue les larves cessent de gagner le cerveau pour s'installer dans le corps.

L'étude comparée des espèces-sœurs *G. aequicauda* et *G. insensibilis* fournit quelques arguments à l'appui du caractère « néoténique » de *G. insensibilis*. Les juvéniles des deux espèces jusqu'à la maturité sexuelle sont dépourvus de calcéoles. Seuls les *G. aequicauda* (mâles) en acquièrent. L'ornementation pigmentaire de la cuticule qui devient visible à la 5^e mue chez *G. aequicauda* (Helluy, 1981) n'existe pas chez *G. insensibilis*.

Il reste à relier ces hypothèses aux données concernant le fonctionnement du système neuroendocrinien des Crustacés.

Conclusion

La métacercaire cérébrale mature de *M. papillorobustus* — et non la larve jeune — induit d'importantes modifications de comportement chez *G. insensibilis* et *G. aequicauda*. Sous l'influence de ce parasite les Gammare sont amenés à fréquenter les algues de surface et leur comportement de fuite est transformé. Les kystes localisés dans le corps des Gammare en l'absence de larves cérébrales n'induisent pas de modifications de comportement. *Maritrema subdolum*, Microphallide hémocoelien, ne provoque pas non plus de perturbations éthologiques. Chez les juvéniles

des deux espèces et chez les adultes de *G. insensibilis* les larves de *M. papillorobustus* s'enkystent dans les ganglions cérébroïdes. Chez les adultes de *G. aequicauda* les larves s'enkystent principalement dans la chaîne nerveuse. Les *G. aequicauda* qui s'infestent aux stades adultes sont donc « normaux » (fig. 2).

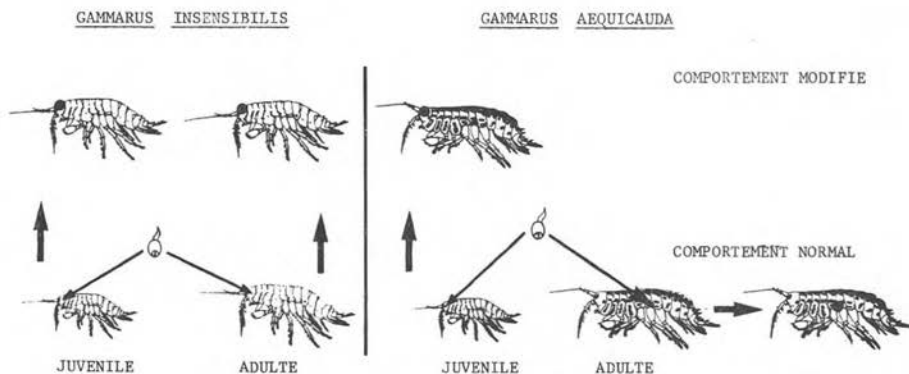


FIG. 2. — Schéma récapitulatif : espèce de Gammare-hôte, âge au moment de l'infestation par la cercaire de *M. papillorobustus* et modifications du comportement. (Dessins d'après BRUN, 1971).

En admettant que chez *G. aequicauda*, *M. papillorobustus* s'enkyste dans le cerveau jusqu'à la maturité sexuelle, que la durée des stades immatures des deux espèces de Gammars est égale au tiers de la durée de vie (moins d'un an), à effectif égal de populations, il y aura trois fois plus de *G. insensibilis* à comportement modifié en surface que de *G. aequicauda*.

D'après les observations de Brun (1971) dans les étangs côtiers provençaux et d'après nos propres observations dans la région languedocienne, les *G. insensibilis* sont plus abondantes en surface que les *G. aequicauda*. Les données de Janssen *et al.* (1979) obtenues dans les étangs du Roussillon vont dans le même sens : 76 % des Gammars de surface sont des *G. insensibilis* et 24 % des *G. aequicauda*. *G. aequicauda* fréquente principalement des profondeurs comprises entre 20 et 110 cm, moins fréquemment la zone superficielle de 0 à 10 cm. A des profondeurs supérieures à 110 cm, *G. aequicauda* a presque disparu. *G. insensibilis* est le plus souvent trouvé dans les 10 cm superficiels et au-dessous de 110 cm.

Nous pensons que le parasitisme par *M. papillorobustus* permet d'expliquer le découpage dans la répartition spatiale de *G. insensibilis* et sa prépondérance en surface.

REMERCIEMENTS : Nous tenons à remercier M. le Pr. Euzet (Montpellier) pour son soutien permanent et ses conseils, M. le Dr. Holmes (Alberta, Canada) dans le laboratoire duquel cette publication a été rédigée, M. le Pr. Deblock (Lille) et M. le Dr. Brun (Marseille) qui ont eu l'amabilité de vérifier les déterminations des Microphallides et des Gammars respectivement.

BIBLIOGRAPHIE

- ANOKHIN I. A. : Daily rhythm in ants infected with metacercariae of *Dicrocoelium lanceatum*. *Dokl. Akad. Nauk SSSR* (A.I.B.S.S. transl.) 1966, 166, 757-759.
- BETHEL W. M., HOLMES J. C. : Altered evasive behaviour and responses to light in amphipods harboring acanthocephalan cystacanths. *J. parasitol.*, 1973, 59, 945-956.
- BETHEL W. M., HOLMES J. C. : Correlation of development of altered evasive behavior in *Gammarus lacustris* (Amphipoda) harboring cystacanths of *Polymorphus paradoxus* (Acanthocephala) with the infectivity to the definitive hosts. *J. parasitol.*, 1974, 60, 272-274.
- BETHEL W. M., HOLMES J. C. : Increased vulnerability of amphipods to predation owing to altered behavior induced by larval acanthocephalans. *Can. J. Zool.*, 1977, 55, 110-115.
- BRUN B. : Variations intraspécifiques et spéciation chez deux espèces de Gammarees d'eau saumâtre du groupe *Gammarus locusta* (Crustacés, Amphipodes). *Thèse Doctorat d'État*, Université de Provence, 1971, 165 p.
- CAMP J. W., HUIZINGA H. W. : Altered color, behavior and predation susceptibility of the isopod *Asellus intermedius* infected with *Acanthocephalus dirus*. *J. Parasitol.*, 1979, 65, 667-669.
- CARNEY W. P. : Behavioral and morphological changes in carpenter ants harboring *Dicrocoelium* metacercariae. *Am. Midl. Nat.*, 1969, 82, 605-610.
- CARNEY W. P. : *Brachylecithum mosquensis* : infections in vertebrate, molluscan and arthropod hosts. *Trans. Am. Microsc. Soc.*, 1970, 89, 233-250.
- COMBES C. : Les mécanismes de recrutement chez les métazoaires parasites et leur interprétation en termes de stratégies démographiques. *Vie Milieu*, 1980, 40, 55-63.
- DEMONT R. J., CORNUM K. C. : The life cycle of *Octosporiniferoides chandleri* Bullock, 1957 (Acanthocephala : Neoechinorhynchidae) with some observations on parasite-induced photophilic behavior in Ostracods. *J. Parasitol.*, 1982, 68, 125-130.
- HELLUY S. : Parasitisme et comportement. Étude de la métacercarie de *Microphallus papillorobustus* (Rankin, 1940) et de son influence sur les Gammarees. *Thèse de 3^e Cycle*, Université de Montpellier, 1981, 164 p.
- HELLUY S. : Relations hôtes-parasite du Trématode *Microphallus papillorobustus* (Rankin, 1940). I. Pénétration des cercaires et rapports des métacercaires avec le tissu nerveux des *Gammarus* hôtes intermédiaires. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 1982, 57, 263-270.
- HINDSBO O. : Effects of *Polymorphus* (Acanthocephala) on colour and behaviour of *Gammarus lacustris*. *Nature*, 1972, 228, 333.
- HOLMES J. C., BETHEL W. M. : Modifications of intermediate host behavior by parasites. In : Behavioral aspects of parasite transmission, CANNING E. U., WHRIGHT C. A. (eds), pp. 123-149. *Academic Press*, London, 1972.
- JANSSEN H., SCHEEPMAKER M., VAN COUWELAAR M., PINKSTER S. : Biology and distribution of *Gammarus aequicauda* et *G. insensibilis* (Crustacea, Amphipoda) in the lagoon system of Bages-Sigean (France). *Bijdragen tot de Dierkunde*, 1979, 49, 42-70.
- KAGAN I. G. : Aspects in the life history of *Neoleucochloridium problematicum* (Magath, 1920) new comb. and *Leucochloridium cyanocittae* McIntosh, 1932 (Trematoda : Brachylaemidae). *Trans. Am. Microsc. Soc.*, 1951, 70, 281-318.
- KENNEDY C. R., BROUGHTON P. F., HINE P. M. : The status of brown and rainbow trout, *Salmo trutta* and *S. gairdneri* as hosts of the acanthocephalan, *Pomphorhynchus laevis*. *J. Fish. Biol.*, 1978, 11, 265-275.
- LUCIUS R., ROMIG T., FRANK W. : *Camponotus compressicapus* André (Hymenoptera, Formicidae) an experimental second intermediate host of *Dicrocoelium hospes* Looss, 1907 (Trematodes, Dicrocoeliidae). *Z. Parasitenkd.*, 1980, 63, 271-275.
- MOORE J. K. : The ecology of the acanthocephalan (*Plagiorhynchus cyclindraceus*) in the isopod (*Armadillidium vulgare*) and the starling (*Sturnus vulgaris*). *Ph. D. Thesis*, University of New-Mexico, 1981, Albuquerque.
- MUZZALL P. M., RABALAIS F. : Studies on *Acanthocephalus jacksoni* Bullock 1962 (Acanthocephala : Echinorhynchidae). III. The altered behavior of *Lirceus lineatus* (Say) infected with cystacanths of *Acanthocephalus jacksoni*. *Proc. Helm. Soc. Wash.*, 1975, 42, 116-118.
- PEARRE S. : Gigantism and partial parasitic castration of chaetognatha infected with larval trematodes. *J. Mar. Biol.*, Ass. U.K., 1976, 56, 503-513.
- PEARRE S. : Niche modification in chaetognatha infected with larval trematodes (Digenae). *Int., Rev. Hydrobiol.*, 1979, 64, 193-206.
- REBECQ J. : Recherches systématiques, biologiques et écologiques sur les formes larvaires de quelques Trématodes de Camargue. *Thèse Doctorat d'État*, Faculté des Sciences de Marseille, 1964, 222 p.

- ROMIG T., LUCIUS R., FRANK W. : Cerebral larvae in the second intermediate host of *Dicrocoelium dendriticum* (Rudolphi, 1819) and *Dicrocoelium hospes* Looss, 1907 (Trematodes, Dicrocoeliidae). *Z. Parasitenkd.*, 1980, 63, 277-286.
- STARK G. T. C. : *Diplocotyle* (Eucestoda), a parasite of *Gammarus zaddachi* in the estuary of the Yorkshire Esk, Britain. *Parasitology*, 1965, 55, 415-420.
- SWENNEN C. : Crawling-tracks of trematode infected *Macoma balthica* (L.). *Neth. J. Sea Res.*, 1969, 4, 376-379.
- SWENNEN C., CHING H. L. : Observations on the trematode *Parvatrema affinis*, causative agent of crawling tracks of *Macoma balthica*. *Neth. J. Sea Res.*, 1974, 8, 108-115.
- SZIDAT L. : Structure, development and behaviour of new Strigeatoid metacercariae from subtropical Fishes of South America. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 1969, 26, 753-786.
- ULMER M. J. : Site-finding behavior in helminths in intermediate and definitive hosts. In : Ecology and physiology of parasites. Fallis (ed.), pp. 123-160. *Adam Hilger Ltd.*, London, 1971.