

APPROCHE EXPÉRIMENTALE DU RÔLE DE L'HÔTE PARATÉNIQUE

dans la circulation du parasite
Bothriocephalus claviceps Goeze, 1782 (Cestoda, Pseudophyllidea)

F. DUPONT*, Cl. GABRION*

Experimental approach of the role of the paratenic host in the circulation of the parasite *Bothriocephalus claviceps* Goeze, 1782 (Cestoda, Pseudophyllidea).

SUMMARY. This article concerns an experimental work monitored in 5 species of fishes in the order to evaluate their value of paratenic hosts, in the cycle of *Bothriocephalus claviceps*, a parasite of the eel, *Anguilla anguilla*.

The intestinal localisation and the lack of development of parasites are the two principal characters of this parasitism. The second character is sometimes contradicted. The effective evolution has been observed during 20 days. The more important losses of parasites coincide with the invasion of fishes. After that stage, the decrease of effectives is slower.

The authors are led to consider that two modes of circulation are required for the parasite : the direct transmission and the transmission with intercalation of paratenic hosts.

Key-words : *Bothriocephalus*. Pseudophyllidea. *Anguilla anguilla*. Paratenic host. Parasite transmission.

RÉSUMÉ. Cet article rapporte un travail expérimental réalisé sur 5 espèces de Poissons en vue d'évaluer leur valeur d'hôtes paraténiques, dans le cycle de *Bothriocephalus claviceps* parasite de l'Anguille *Anguilla anguilla*.

Les caractéristiques principales de ce type de parasitisme sont : la localisation intestinale et l'absence de développement des larves. Ce dernier caractère est parfois mis à défaut. L'évolution des effectifs a été observée sur une période de 20 jours. Les pertes les plus importantes de parasites coïncident avec leur installation dans les Poissons. Au-delà de cette phase, la diminution des effectifs progresse plus lentement.

Les auteurs sont conduits à envisager la nécessité des deux modes de circulation du parasite : la transmission directe des larves infestantes et leur transmission par intercalation d'hôtes paraténiques.

Mots-clés : *Bothriocephalus*. Pseudophyllidea. *Anguilla anguilla*. Hôte paraténique. Transmission parasitaire.

* 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.N.R.S. (U.A. 698).

Accepté le 26 décembre 1985.

L'étude du cycle de divers Cestodes du genre *Bothriocephalus* semble indiquer l'originalité de ce genre au sein des Pseudophyllidea. Contrairement à d'autres taxons de cette famille (*Trienophorus*, *Diphyllobothrium*), les Bothriocéphales n'utiliseraient qu'un seul hôte intermédiaire (Copepoda) pour leur développement (Jarecka, 1964 ; Thomas, 1937 ; Körting, 1974 ; Granath et Esch, 1983).

Si cette hypothèse est exacte, la consommation directe de Copépodes par un hôte définitif peut apparaître, lorsque celui-ci n'est pas planctonophage, écologiquement peu probable. Ne faut-il pas alors imaginer l'intervention d'un hôte paratélique entre l'hôte intermédiaire et l'hôte définitif ?

Tel semble être le cas de *Bothriocephalus claviceps* (Goeze, 1782), parasite de l'Anguille *Anguilla anguilla*, L. En 1959, Jarecka tente l'infestation d'alevins de Cyprinidés avec un succès limité. L'auteur annonce que des larves de *B. claviceps* peuvent persister dans l'intestin pendant 14 jours.

A notre tour, nous avons abordé cette problématique mais opté pour un protocole expérimental différent de celui de Jarecka, afin d'estimer l'importance des Poissons en tant qu'agents de transmission et d'accumulation des formes larvaires infestantes.

Matériel et méthodes

Les Bothriocéphales prélevés pour les infestations proviennent d'Anguilles capturées en Camargue.

Par ailleurs, cinq espèces de poissons ont été infestées : *Gambusia affinis* (la Gambusie) récolté dans les canaux camarguais et gardé en stabulation pendant trois mois, *Lepomis gibbosus* (la Perche-soleil), *Alburnus alburnus* (l'Albette), *Phoxinus phoxinus* (le Vairon), *Gobio gobio* (le Goujon) récoltés en rivière (Le Lez) et maintenus en aquarium deux mois avant l'infestation. Avant comme après l'expérience, les poissons ont été nourris régulièrement de larves de Chironomes.

L'expérience utilise sans distinction des Copépodes porteurs de parasites infestants appartenant aux espèces suivantes : *Macrocyclops albidus*, *Macrocyclops fuscus*, *Megacyclops viridis viridis* et *Acanthocyclops robustus*.

Pour chaque copépode, le nombre (variable de 1 à 3) et les dimensions des procercoïdes sont notés selon une méthode développée par Dupont et Gabrion (a) (sous presse). Chaque poisson est infesté dans un cristalliseur contenant 150 ml d'eau à partir d'un seul Copépode. Après consommation, le poisson infesté est isolé dans un aquarium. Le tirage d'un échantillon a lieu 1 à 20 jours après l'exposition des poissons (P.E.) (Tableau I). Les Cestodes sont recherchés tant dans la cavité générale des poissons, les organes, la musculature et la tête que dans l'intestin.

Résultats

Chez toutes les espèces de poissons soumises à l'infestation, *Gambusia affinis*, *Lepomis gibbosus*, *Phoxinus phoxinus*, *Alburnus alburnus*, *Gobio gobio*, nous avons retrouvé des individus infestés par une ou plusieurs larves localisées généralement

TABLEAU I. — Infestation de 5 espèces de Poissons répartis au hasard en 5 lots, après exposition (P.E.). Le chiffre en caractère italique désigne le nombre de poissons infestés.

ESPÈCES \ JOURS P.E.	JOURS P.E.					TOTAUX
	1	4	8	12	20	
<i>G. affinis</i>	<i>8</i> 21	<i>7</i> 19	<i>12</i> 23	<i>10</i> 20	<i>8</i> 17	<i>45</i> 100
<i>L. gibbosus</i>		<i>11</i> 27	<i>10</i> 25			<i>21</i> 52
<i>P. phoxinus</i>		<i>12</i> 19	<i>8</i> 12			<i>20</i> 31
<i>A. alburnus</i>		<i>9</i> 14				<i>9</i> 14
<i>G. gobio</i>		<i>7</i> 14				<i>7</i> 14

Le chiffre en caractère droit désigne le nombre de larves ingérées.

dans la région antérieure de l'intestin, ou chez la perche-soleil dans les cœcums pyloriques.

Ces larves sont enfoncées dans les villosités intestinales et n'occasionnent ni réaction de l'hôte, ni action du parasite contre l'épithélium intestinal (*fig. 1, a*). Mise à part l'absence de cercomère, les larves ont une morphologie identique à celle des procercoïdes (Dupont et Gabrion (a), sous presse). Nous n'avons constaté ni croissance, ni développement des bothriums. Les tailles observées, de 170 µm sur 70 µm à 290 µm sur 100 µm sont équivalentes à celles observées dans les Copépodes (160 µm sur 85 µm à 250 µm sur 120 µm).

Cette observation admet pourtant deux exceptions :

1 – Chez une Gambusie, 4 jours après l'infestation par un Copépode porteur de deux procercoïdes, nous avons retrouvé deux larves présentant un début de strobilisation avec trois anneaux (*fig. 1, b*).

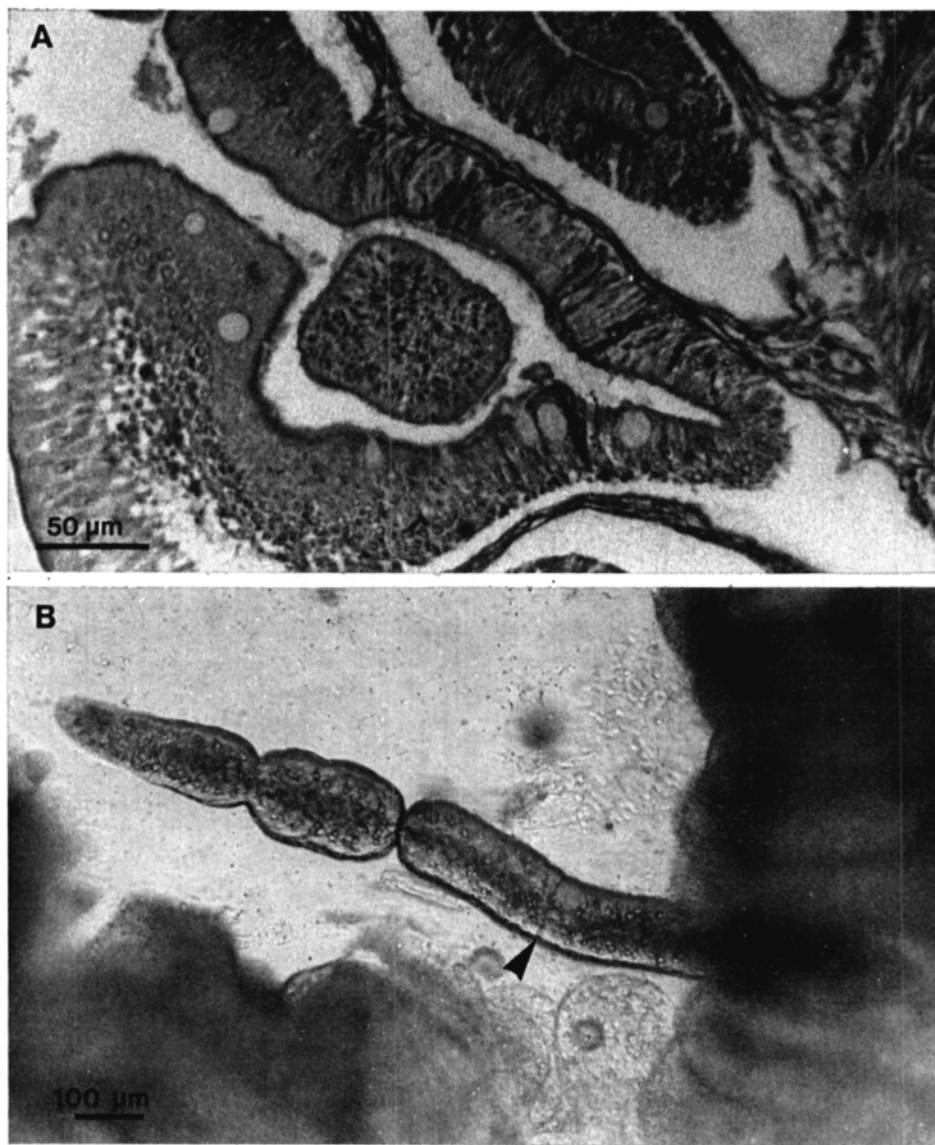


FIG. 1. — a) Coupe histologique dans la région antérieure de l'intestin de *Gambusia affinis* montrant l'implantation d'une larve dans une villosité.
b) Préparation à frais montrant une larve segmentée dans la lumière intestinale de *Gambusia affinis*. La flèche indique la limite entre le scolex et le premier anneau.

2 – Deux Perches-soleil ont été infestées chacune à partir d'un Copépode porteur soit de deux, soit de trois procercoïdes dont les tailles maximales atteignaient 250 sur 88 μm et 260 sur 70 μm ; huit jours après l'infestation, nous avons découvert dans chacune des Perches-soleil une larve mesurant soit 460 sur 70 μm , soit 380 sur 70 μm , attestant par conséquent une amorce de croissance (sans strobilisation).

La proportion du nombre de larves retrouvées, par rapport au nombre de larves introduites, pour chaque échantillon tiré entre le 1^{er} et le 20^e jour P.E., permet de décrire l'évolution des effectifs de parasites dans une population expérimentale de poissons (fig. 2).

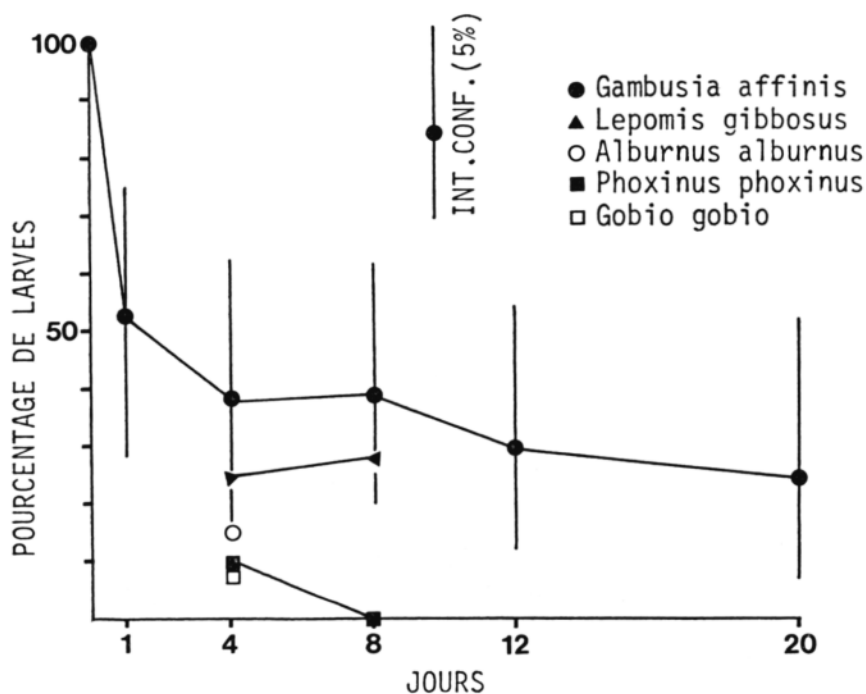


FIG. 2. — Évolution du taux de larves restant (T) au cours du temps.

Cette évolution se caractérise par une décroissance très brutale du taux de larves restant au bout d'un jour. Chez *Gambusia affinis*, près de la moitié des effectifs sont perdus ; au-delà, cette perte se poursuit plus lentement et aboutit au 20^e jour à la disparition de 75 % des larves.

Chez les autres espèces de poissons, la perte de parasites est plus accentuée encore. La comparaison des taux au 4^e jour fournit le classement suivant par ordre de valeurs croissantes : *Gambusia affinis* (la Gambusie), *Lepomis gibbosus* (la Perche-soleil), *Alburnus alburnus* (l'Ablette), *Phoxinus phoxinus* (le Vairon), *Gobio gobio* (le Goujon).

Discussion

L'infestation de divers poissons a mis en évidence trois aspects des relations entre le parasite et les hôtes paraténiques :

— Les larves ont une localisation intestinale et sont imbriquées étroitement entre les villosités.

— Les larves tentent parfois une amorce de développement (croissance ou strobilisation).

— La majorité des larves disparaissent rapidement du poisson. La perte la plus importante se situe dans le jour qui suit l'infestation.

La localisation intestinale des larves est conforme aux observations de Jarecka (1959). La première conséquence de nos observations est qu'elles ne cadrent pas avec la définition de l'hôte paraténique donnée par Baer (1951). Traditionnellement, l'hôte paraténique assure le maintien sans transformation de larves à position parentérique qui, par conséquent, s'accumulent dans leur hôte d'attente. Dans le cas présent, la présence de larves intestinales chez des hôtes inhabituels peut être considérée comme une tentative d'installation du parasite dans de nouveaux hôtes définitifs et par conséquent d'élargissement de la spécificité parasitaire. Chez *Gambusia affinis* et *Lepomis gibbosus*, deux espèces introduites qui hébergent chacune un Bothriocéphale en Amérique (Mc Daniel, 1963 ; Mondl et Rabalais, 1972 ; Granath et Esch, 1983), la survie des larves de *B. claviceps* se prolonge davantage que chez les espèces autochtones testées. Le parasite trouverait donc, chez ces deux hôtes, des conditions voisines de celles qu'il rencontre chez l'Anguille, facilitant son installation.

La deuxième conséquence est relative à la fonction de ce type d'hôte chez *B. claviceps*. Nos résultats montrent que, loin d'accumuler les parasites, l'hôte paraténique est un facteur de déperdition de larves et par voie de conséquence de sous-dispersion de la population parasitaire. Ce point coïncide avec deux caractères de la démographie des populations de *B. claviceps* (Dupont et Gabrion (b) sous presse) : 1) l'intensité du parasitisme des Anguilles dépasse rarement 1 à 6 parasites par hôte ; 2) le recrutement des parasites par les Anguilles est saisonnier, lié à la reprise de l'activité du cycle.

L'une des raisons que l'on peut invoquer pour expliquer la disparition des larves dans les hôtes paraténiques, tient à leur localisation intestinale. Par manque d'appareil de fixation suffisamment développé, les Cestodes seraient progressivement éliminés vers l'extérieur. D'autres travaux faisant état de la disparition progressive de larves intestinales chez des hôtes paraténiques (Euzet 1959 pour les Tétraphyllidea, Jarecka et Doby 1965 pour les Proteocephalidae) suggèrent qu'il s'agirait d'un phénomène répandu.

Malgré le caractère imparfait des hôtes paraténiques de *B. claviceps*, on peut s'interroger sur l'importance des deux voies de circulation du parasite : la transmission

directe Copépode-Anguille et le cheminement par un hôte paraténique*. La connaissance du régime alimentaire de l'Anguille n'apporte pas de réponse décisive. L'ichthyophagie de l'Anguille est généralement secondaire ou minime (Sinha et Jones, 1967 ; Neveu, 1981) et la consommation de Copépodes Cyclopoïdes semble rare (Dupont, 1984). Lecomte-Finiger (1983) souligne le caractère opportuniste de cette espèce qui sélectionne ses proies en fonction de leur accessibilité. Par conséquent, il faut admettre que le parasite utilise tour à tour le cycle court et le cycle long pour arriver à ses fins. Par manque d'hôtes et de processus spécialisés dans la transmission, le parasite se présenterait comme un opportuniste au même titre que l'Anguille vis-à-vis de ses proies.

* Nous avons eu connaissance de l'article de Moravec (1985) *Folia Parasitologica*, 32 : 113-125 alors que ce travail était sous presse. Les éléments de dynamique de population de *B. claviceps* donnés par l'auteur, notamment les valeurs d'intensité très élevées, montrent que les mécanismes d'infestation sont probablement très différents au lac Mácha. Nous sommes d'accord avec l'auteur lorsque celui-ci suggère l'intervention d'un hôte paraténique, *Perca fluviatilis*. Cependant la consommation de Perches de 13 à 16 cm de long (voir Scholz, 1984 in Moravec, *op. cit.*) par des Anguilles de 30 à 45 cm, paraît peu vraisemblable !

BIBLIOGRAPHIE

- BAER J. G. : Ecology of animal parasites. *The University of Illinois Press*, Urbana, 1951, 224 p.
- DUPONT F. : Biologie des populations de *Bothriocephalus claviceps* Cestode Pseudophyllidea, parasite de l'Anguille européenne *Anguilla anguilla*. Thèse de 3^e cycle, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, 1984, 199 p.
- DUPONT F., GABRION C. (a) : The concept of specificity in the procercoïd-copepod system : the case of *Bothriocephalus claviceps*, a parasite of the eel *Anguilla anguilla*. *Z. Parasitenkd* (sous presse).
- DUPONT F., GABRION C. (b) : Dynamique de populations de *Bothriocephalus claviceps* (Cestoda Pseudophyllidea), parasite de l'Anguille *Anguilla anguilla* en Camargue. *Vie et Milieu* (sous presse).
- EUZET L. : Recherches sur les Cestodes Tetraphyllides parasites des Sélaciens des côtes de France. Thèse d'État, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, 1959, 263 p.
- GRANATH W. O., ESCH G. W. : Seasonal dynamics of *Bothriocephalus acheilognathi*. In : Ambient and thermally altered Areas of a North Carolina Cooling Reservoir. *Proc. Helminthol. Soc. Wash.*, 1983, 10, 205-218.
- JARECKA L. : On the life cycle of *Bothriocephalus claviceps* (Goze, 1782). *Acta Parasit. Pol.*, 1959, 7 : 527-537.
- JARECKA L. : Cycle évolutif à un seul hôte intermédiaire chez *Bothriocephalus claviceps* (Goeze, 1782) Cestode de *Anguilla anguilla* L. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 1964, 39, 149-156.
- JARECKA A. L., DOBY J. M. : Contribution à l'étude du cycle évolutif d'un Cestode du genre *Proteocephalus* parasite de *Coregonus fera.*, en provenance du lac Léman. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 1965, 40, 433-443.
- KÖRTING W. : Larval development of *Bothriocephalus* sp. (Cestoda Pseudophyllidea) from Carp (*Cyprinus carpio*) in Germany. *J. Fish. Biol.*, 1975, 7, 727-733.
- LECOMTE-FINIGER R. : Contribution à la connaissance de l'écobiologie de l'Anguille *Anguilla anguilla* L., 1758 des milieux lagunaires méditerranéens du golfe du Lion : Narbonnais et Roussillon. Thèse d'État, Université de Perpignan, 1983, 203 p.
- MAC DANIEL J. J. : Parasites from the genus *Lepomis* (Centrarchidae) in lake Texoma, Oklahoma. *Tr. Am. Micr. Soc.*, 1963, 82, 423-425.
- MONDL M. C., RABALAIS F. C. : Helminth parasites of *Ictalurus melas*, *Lepomis cyanillus* et *Carasius auratus* from the Ottawa National Wildlife Refuge Ohio. *Am. Midland. Naturalist.*, 1972, 87, 543-545.
- NEVEU A. : Variations saisonnières et journalières de l'alimentation de l'Anguille dans les conditions naturelles. *Acta Oecol. (Oecol. applic.)*, 1981, 2, 99-116.
- SINHA V. R. P., JONES J. W. : On the food of the freshwater eels and their feeding relationships with the Salmonids. *J. Zool., Lond.*, 1967, 113, 119-137.
- THOMAS L. J. : Environmental relations and life history of the tapeworm *Bothriocephalus varus* (Thomas, 1937). *J. Parasitol.*, 1937, 23, 133-152.
-