STRATÉGIES D'INFESTATION DES HÔTES CIBLES CHEZ LES TRÉMATODES MARINS PARASITES DE *LARUS CACHINNANS MICHAELLIS* DE PROVENCE

P. BARTOLI* et G. PRÉVOT**

RÉSUMÉ. Les auteurs se réfèrent aux cycles évolutifs de 14 espèces de Digènes parasites du Goéland leucophée des côtes de Provence. Les diverses modalités de contamination des hôtes cibles par les cercaires sont examinées. Elles varient en fonction de la distance séparant l'hôte émetteur de l'hôte cible, ce dernier devant être nécessairement accessible à l'hôte définitif, le Goéland. Dans les milieux très peu profonds (rivages lagunaires), les premiers et les deuxièmes hôtes intermédiaires se répartissent évidemment dans des niveaux comparables. On constate alors, chez les cercaires des Trématodes caractéristiques de ces milieux, l'absence de tout comportement susceptible de les orienter de façon préférentielle vers le deuxième hôte. La contamination des hôtes vecteurs se réalise au hasard et correspond à une stratégie de type r. Par contre, dans les milieux plus profonds ou même très profonds, la distance séparant les hôtes émetteurs (Prosobranches benthiques) des hôtes cibles s'accroît notablement, pouvant atteindre dans certains cas plusieurs dizaines de mètres ! On observe alors, chez les cercaires des Digènes propres à ces milieux, des tropismes les amenant vers des niveaux supérieurs, dans la strate où précisément évoluent les hôtes cibles. Ces mécanismes de favoritisation s'inscrivent dans une stratégie de type K. Ainsi, pour les Trématodes du Goéland leucophée de Provence, au fur et à mesure que la profondeur de l'endémioptopie du parasite s'accroît, les modalités de l'infestation des deuxièmes hôtes passent successivement d'une stratégie de type r à une stratégie de type K.

Target host infestation strategies in marine Trematodes parasites of the *Larus cachinnans michaelis* gull in Provence

SUMMARY. Reference is made to the life cycles of 14 species of digenean parasites of the *Larus cachinnans michaelis* gulls which inhabit the Provence coast-line. The modalities through which target hosts are contaminated by cercariae are investigated. They were found to vary depending on the distance separating the first host from the target host, which must have access to the final host, the Gull. In very shallow waters (such as lagoon edges), the first and second intermediate hosts naturally occupy levels which are close together. In the Trematodes which are characteristic of this type of environment, no behaviour aimed at orienting themselves preferentially towards the second intermediate host was observed in this situation. The latter are contaminated at random through a strategy corresponding to type r. On the other hand, in deeper and even much deeper waters, the distance separating the first intermediate hosts (benthic prosobranchs)

* Centre d'Études des Ressources Animales Marines (C.E.R.A.M.), Faculté des Sciences et Techniques de Saint-Jérôme, F 13397 Marseille Cedex 13.

** Laboratoire de Biologie animale, Faculté des Sciences et Techniques de Saint-Jérôme, Marseille.

Cet article a fait l'objet d'une communication au Colloque Méditerranéen d'Ornithologie (Montpellier, France : 30 septembre-2 octobre 1985).

Accepté le 26 décembre 1985.

from the target hosts is much greater, sometimes measuring several tens of meters. In this situation, special tropisms can be observed in the cercariae of the digenean parasites characteristic of this type of environment, through which they tend towards higher levels and thus reach precisely the level in which the target hosts are to be found. These facilitatory mechanisms are part of a type K strategy.

In the Trematods of the *Larus cachinnans michaelis* gull in Provence, it can thus be said that as the depth of the parasite's endemiotope increases, the modalities involved in second host infestation correspond to a gradual change from a type r to a type K strategy.

Le Goéland leucophée *Larus cachinnans michaelis* (syn. *L. argentatus michaelis*) est parasité par un grand nombre de Digènes. Plus d'une trentaine d'espèces ont été répertoriées sur le seul littoral méditerranéen français (Timon-David, 1935, 1955, 1961 ; Rebecq, 1961 ; Rebecq et Prévot, 1962 ; Prévot, 1971 a et b, 1972 a et b, 1973, 1974 ; Prévot et Deblock, 1970 ; Pearson et Prévot, 1971 et 1985). Selon toute vraisemblance, cette liste est encore incomplète puisque dans les conditions expérimentales, un certain nombre d'espèces se développent tout à fait normalement chez cet Oiseau.

Dans la nature, si ces Digènes n'ont pas encore été signalés chez le Goéland leucophée, c'est essentiellement pour deux raisons :

- la brièveté de la durée de vie du stade adulte de ces parasites implique une autopsie des Goélands seulement quelques heures après le repas infestant ;
- d'autres Oiseaux interviennent d'une façon plus constante et intense dans le maintien du cycle de vie de ces Digènes. Le Goéland leucophée représente pour de tels parasites, un hôte définitif accessoire, non obligatoire.

La plupart des Trématodes parasites du Goéland leucophée sont recrutés dans le milieu littoral marin ; quelques autres espèces sont d'eau douce ou terrestres.

Parmi tous les Digènes marins qui ont été signalés en Provence chez *Larus cachinnans michaelis* ou qui sont susceptibles d'y être trouvés, 14 espèces ont un cycle biologique parfaitement identifié. Un tel bilan, exceptionnel pour les Trématodes marins, nous permet de nous faire une idée des différents types de stratégies utilisées par ces parasites pour assurer avec succès la transmission de leurs agents infestants d'un hôte à l'autre. Dans ce travail, nous nous proposons d'étudier les diverses stratégies impliquées dans l'infestation des deuxième hôtes intermédiaires par les cercaires.

Les Trématodes ont un cycle biologique hétéroxène. Dans le cadre de ce travail, l'hôte définitif est représenté par le Goéland leucophée. Les premiers hôtes intermédiaires sont invariablement des Mollusques tandis que les deuxième hôtes peuvent être, selon les Digènes considérés, soit des invertébrés soit des vertébrés.

Pour les parasites marins, tous les hôtes intermédiaires appartiennent à la faune marine.

Les premiers hôtes qui engendrent les cercaires sont essentiellement des Mollusques Prosobranches, plus rarement des Lamellibranches ; il s'agit donc là d'organismes exclusivement benthiques. Les cercaires pénètrent dans un deuxième hôte

pour s'y transformer en métacercaires. Ces deuxièmes hôtes doivent nécessairement être intégrés dans la chaîne alimentaire du Goéland pour que les métacercaires qu'ils renferment puissent évoluer en adultes chez cet hôte. Par ailleurs, le Goéland leucophaea n'étant pas un Oiseau plongeur, ces deuxièmes hôtes doivent lui être accessibles. Dans le cas contraire, le cycle évolutif est interrompu et ne peut donc aboutir.

Les stratégies développées par les parasites pour assurer la rencontre des cercaires avec leurs cibles ne sont pas les mêmes suivant l'importance de la distance séparant les premiers hôtes intermédiaires des seconds. Trois cas peuvent être distingués :

I — Les hôtes émetteurs et les hôtes cibles vivent au même niveau

Lorsque tous les hôtes intermédiaires vivent au même niveau, il ressort de ce qui a été exposé précédemment que l'endémiotope des Digènes qu'ils hébergent correspond à des milieux peu profonds.

En Camargue, les endémiotopes de plusieurs Trématodes marins du Goéland coïncident à peu près avec les bordures des lagunes où la hauteur de l'eau est en moyenne de quelques centimètres seulement (Lagunes de Port-Saint-Louis, Beauduc, etc...). Souvent d'ailleurs ces surfaces se découvrent sous l'effet des vents ou des marées barométriques. De tels milieux sont caractérisés par un hydrodynamisme extrêmement calme.

Dans ces endémiotopes, la rencontre des éléments infestants avec les cibles ne pose pas les mêmes problèmes suivant que tous les hôtes intermédiaires sont immobiles ou que les uns se déplacent par rapport aux autres. Trois éventualités peuvent être retenues :

A — Tous les hôtes intermédiaires sont sédentaires (fig 1).

Lorsque les hôtes émetteurs et les hôtes cibles vivent enfouis dans le sédiment, ils n'en sortent qu'exceptionnellement. La contamination d'un tel deuxième hôte ne peut se réaliser qu'en attirant à lui les cercaires émises par l'hôte source. Plusieurs exemples illustrant cette situation peuvent être observés en Camargue.

1. *Gymnophallus fossarum* Bartoli, 1966 (*Gymnophallidae*).

Le cycle biologique de cet Helminthe a été découvert par P. Bartoli (1972) ; il se déroule à travers les hôtes suivants :

— premier hôte : *Scrobicularia plana* (Lamellibranche *Scrobiculariidae*).

— deuxièmes hôtes : *Cerastoderma glaucum*, *Venerupis decussata*, *V. aurea*, *Solen marginatus*, *Acanthocardia tuberculata*, etc... (Lamellibranches).

Fig. 1 — Rives lagunaires. Tous les hôtes intermédiaires sont benthiques (hypogés) et sédentaires.

Fig. 2 — Rives lagunaires. Tous les hôtes intermédiaires sont benthiques ;
le premier est erratique, les seconds sédentaires.

Fig. 3 — Rives lagunaires. Tous les hôtes intermédiaires sont benthiques et erratiques.

Dans certaines aires adoucies des lagunes euryhalines et eurythermes de Camargue, les premiers et deuxième hôtes vivent côte à côte. Les cercaires sont chassées dans l'eau à travers le siphon exhalant du Lamellibranche émetteur. Dès leur émission, les furcocercaires se mettent à nager vigoureusement. Cependant, leur capacité natatoire est de faible importance (« poor-swimmer »). Pendant la nage, elles tendent à s'élever quelque peu au-dessus du sol. Ces périodes d'activité alternent avec des phases de repos plus ou moins longues durant lesquelles les cercaires sont attirées par gravité vers le substrat. Ainsi, la trajectoire schématisée des cercaires correspond à une succession de montées actives et de descentes passives.

Les cercaires de *Gymnophallus fossarum* sont extrêmement sensibles aux moindres courants par lesquels elles se laissent alors entraîner passivement. Dès qu'elles se font sentir, elles cessent leurs frémissements ; elles sont alors facilement aspirées par les courants branchiaux des Lamellibranches deuxième hôtes et parviennent ainsi dans leur cavité palléale. Les cercaires pénètrent ensuite dans les tissus du Bivalve, gagnent les microhabitats extrapalléaux, se sédentarisent et se transforment en métacercaires.

Par le fait que les cercaires ont la possibilité de s'élever au-dessus du substrat et de demeurer en suspension dans l'eau, elles peuvent être entraînées très facilement par les courants palléaux. Cette particularité a été démontrée expérimentalement (P. Bartoli, 1974).

Parmi les très nombreuses cercaires libérées dans le milieu (plusieurs millions pour un seul *Scrobicularia plana*), quelques-unes seulement parviennent dans les deuxième hôtes favorables. Toutes celles qui sont entraînées vers quelque autre organisme ou qui sont tout simplement emportées par les courants marins, sont perdues pour le cycle.

2. *Gymnophallus nereicola* Rebecq et Prévot, 1962 (*Gymnophallidae*).

Le cycle biologique de ce Trématode a été décrit par P. Bartoli (1972) ; il implique les hôtes suivants :

- premier hôte : *Abra ovata* (Lamellibranche, *Scrobiculariidae*)
- deuxième hôte : *Nereis diversicolor* (Annélide Polychète, *Nereidae*)

En Camargue, ces hôtes vivent côte à côte sur de très larges surfaces, principalement dans les herbiers de *Cymodocea nodosa* ou *Zostera nana* (P. Bartoli, 1981a).

Les cercaires de *G. nereicola* ont un comportement semblable à celui de l'espèce précédente. Elles sont entraînées dans les galeries des Annélides par les courants d'eau que celles-ci entretiennent par les mouvements ondulatoires de leur corps. Ce renouvellement permanent de l'eau des galeries est indispensable pour assurer l'hématose du sang des Polychètes.

B — Des hôtes intermédiaires sont erratiques (fig 2).

Le long des bords lagunaires de Camargue, près des aires de nidification des Goélands leucophées, se déroule le cycle biologique de *Himasthla quissetensis* Miller

et Northup, 1926 (*Echinostomatidae*). Découvert par G. Prévot (1974), il nécessite les hôtes suivants :

- premier hôte : *Cyclonassa neritea* (Prosobranche, *Nassidae*)
- deuxièmes hôtes : *Cerastoderma glaucum*, *Venerupis aurea*, *V. decussata*, *Scrobicularia plana*, *Solen marginatus*, etc...

Les cercaires de *H. quissetensis* n'ont pas une grande capacité natatoire. Comme dans les deux exemples précédents, elles interrompent périodiquement les mouvements de leur queue ce qui se traduit par une chute lente en direction du substrat. Dès la reprise de la nage, l'animal remonte lentement. Ainsi, les cercaires montent et descendent sans cesse. Ces cercaires sont caractérisées à la fois par un phototropisme légèrement positif et par un géotropisme positif. Le premier de ces tropismes leur permet de s'élever quelque peu au-dessus du sol, ce qui favorise leur dispersion et, comme dans les exemples précédents, rend possible leur aspiration par les courants inhalants des Lamellibranches deuxièmes hôtes. Le géotropisme positif est en rapport avec l'habitat hypogé des Bivalves.

Tandis que les hôtes cibles vivent enfouis dans le sédiment, le premier hôte est erratique. Ses déplacements ont pour conséquence une augmentation de l'aire d'essaimage des cercaires, ce qui accroît les chances de contamination d'un nombre plus important de deuxièmes hôtes sédentaires.

C — Tous les hôtes intermédiaires sont erratiques (fig 3).

Ce cas peut être illustré par trois espèces de *Microphallidae* caractéristiques des lagunes de Camargue. Leurs cycles ont tous été décrits par G. Prévot (1974). Ces trois espèces admettent non seulement le même hôte définitif (*Larus cachinnans michaelis*) mais aussi le même deuxième hôte, *Carcinus mediterraneus* (Crustacé Décapode); seuls les premiers hôtes intermédiaires sont différents.

- *Microphallus bittii* Prévot, 1972
premier hôte : *Bittium reticulatum* (Prosobranche *Cerithiidae*)
- *Megalophallus carcini* Prévot et Deblock, 1970
premier hôte : *Cerithium mediterraneum* (Prosobranche, *Cerithiidae*)
- *Gynaecotyla longiintestinata* Leonov, 1958
premier hôte : *Cyclonassa neritea* (Prosobranche, *Nassidae*)

Les cercaires microcerques de ces trois *Microphallides* ont une nage peu efficace, alternant avec des périodes de repos au cours desquelles le parasite tend à se rapprocher du substrat. Ce comportement natatoire associé à un géotropisme légèrement positif est à l'origine d'une répartition des cercaires juste au-dessus du sol ce qui favorise leur entraînement vers les deuxièmes hôtes intermédiaires par les courants respiratoires.

Dans les milieux lagunaires très calmes et de très faible profondeur, les divers hôtes intermédiaires des différentes espèces de Trématodes appartiennent à la faune

du benthos ; ils se répartissent donc dans des niveaux comparables. Des mécanismes comportementaux favorisant l'infestation des deuxièmes hôtes ont été sélectionnés par les parasites. Dans la plupart des cas, ces mécanismes consistent simplement en une nage ascensionnelle peu efficace alternant avec des phases de repos. Cette succession ininterrompue de montées actives et de descentes passives a pour effet de maintenir en permanence les cercaires « entre deux eaux » ce qui facilite leur entraînement physique vers les deuxièmes hôtes intermédiaires par les courants respiratoires qu'ils engendrent.

Il est remarquable de noter qu'un tel mécanisme a été sélectionné par des parasites appartenant à des familles totalement différentes : *Gymnophallidae*, *Echinostomatidae* et *Microphallidae*.

II — Les hôtes émetteurs et les hôtes cibles vivent à des niveaux différents

Certains Trématodes du Goéland leucopnée ont leur cycle biologique qui se déroule dans des milieux dont la profondeur oscille entre quelques dizaines de centimètres et plusieurs mètres. Dans tous les cas connus, les Mollusques émetteurs sont des Prosobranches, donc des organismes benthiques. Pour être accessibles aux Goélands, les deuxièmes hôtes doivent se répartir plus ou moins près de l'interface. Par voie de conséquence, il est indispensable que les cercaires, émises au niveau du substrat, gagnent les horizons supérieurs ; c'est seulement là qu'elles peuvent rencontrer les deuxièmes hôtes et les infester.

Les endémiotopes de tels parasites se répartissent sur deux types de substrats, les substrats meubles et les substrats rocheux.

A — Les endémiotopes sur substrats meubles

Parmi les endémiotopes sur substrats meubles, certains correspondent à la partie profonde des lagunes et non plus, comme précédemment, à leur périphérie. D'autres sont localisés dans le milieu purement marin, en des lieux dont la profondeur peut atteindre des valeurs importantes. Que l'endémiotope se situe dans l'un ou dans l'autre de ces deux types de milieux, les cercaires doivent quitter le niveau benthique pour se rapprocher de l'hôte cible. Ces cibles ne se répartissent pas uniformément ; schématiquement, elles se localisent à deux niveaux différents.

1. L'hôte cible vit en pleine eau (fig. 4)

Cet exemple peut être illustré par le cycle biologique d'un Trématode fréquent chez le Goéland leucopnée, *Cardiocephalus longicollis* Szidat, 1928 (*Strigeidae*). Le cycle de ce Digène a été découvert par G. Prévot et P. Bartoli (1980). Dans la lagune du Brusc (Var), il se déroule dans des fonds s'échelonnant entre une vingtaine de centimètres et un ou deux mètres de profondeur.

Fig. 4 — Centre lagunaire. Le premier hôte est benthique et erratique;
les hôtes cibles sont nectoniques (Poissons de pleine eau).

Fig. 5 — Centre lagunaire. Le premier hôte est benthique et erratique;
les hôtes cibles sont des Poissons de surface.

Fig. 6 — Milieu marin ouvert de mode agité. Le premier hôte est benthique et
erratique; les hôtes cibles sont épipélagiques.

Ce cycle admet les hôtes intermédiaires suivants :

- premier hôte : *Amyclina corniculum* (Prosobranche, *Nassidae*)
- deuxièmes hôtes : *Diplodus annularis*, *D. vulgaris*, *Sarpa salpa*, *Pagellus erythrinus* (Téléostéens Sparidés) et *Belone belone* (Téléostéens Scombresocidés).

Dès leur émission, les furcocercaires s'élèvent au-dessus de la strate benthique. La nage, réalisée par des vibrations caudales extrêmement rapides, leur permet de s'élever efficacement assez au-dessus du sol. Lorsque la nage s'arrête, la cercaire retombe lentement vers le sol, la flottaison étant assurée par des soies caudales. L'alternance de périodes de repos et de phases natatoires actives a pour résultat de maintenir la cercaire toujours en pleine eau, là où évoluent précisément les deuxièmes hôtes intermédiaires. De petite taille, elles sont facilement aspirées par les courants d'eau provoqués par l'ouverture du pharynx branchial des poissons passant à proximité.

Les probabilités de rencontre entre les cercaires de *Cardiocephalus longicollis* et un hôte nectonique erratique sont minimales. Cependant, l'euryxénie de ces parasites vis-à-vis des deuxièmes hôtes intermédiaires augmente les chances de rencontre et assure au cycle biologique un bilan positif.

2. L'hôte cible vit près de la surface de l'eau.

La distance séparant l'hôte émetteur de l'hôte cible devient maximale quand le deuxième hôte est épipélagique. En effet, ce dernier évolue dans une strate diamétralement opposée à la strate benthique au niveau de laquelle émergent les cercaires. Parmi les espèces de Trématodes ayant conquis des deuxièmes hôtes vivant très près de la surface de l'eau, certaines sont lagunaires, d'autres purement marines.

a — Les espèces lagunaires (fig. 5).

Chez ces espèces, la distance séparant les hôtes émetteurs des cibles varie entre quelques dizaines de centimètres et un ou deux mètres tout au plus. Parmi les Trématodes lagunaires ayant sélectionné des cibles épipélagiques, deux espèces ont un cycle biologique totalement élucidé :

- *Renicola lari* Timon-David, 1933 (*Renicolidae*). Le cycle biologique de cet Helminthe a été découvert par G. Prévot et P. Bartoli (1978) ; il admet les hôtes intermédiaires suivants :

- premiers hôtes : *Cerithium mediterraneum* et *C. rupestre* (Prosobranches, *Cerithiidae*).

- deuxièmes hôtes : *Atherina hepsetus* et *A. boyeri* (Téléostéens, Athérinidés).

Dès leur sortie de l'hôte émetteur, les cercaires nagent vigoureusement en direction de la surface. Quand elles entrent en contact avec l'interface, leur queue cesse aussitôt ses mouvements ; elles retombent alors en direction du fond pendant quelques instants. La nage reprend ensuite jusqu'à ce que les cercaires atteignent de nouveau l'interface ; dès cet instant, la nage s'arrête et la gravité les attire alors vers le bas. Ces incessantes montées et descentes, ininterrompues pendant près de 48 heures, se localisent dans la partie tout à fait superficielle des eaux de la lagune, là où préci-

sément évoluent les Athérines deuxièmes hôtes. Les cercaires de *Renicola lari* ont une taille assez importante puisqu'elle dépasse 500 μm ; elles sont donc nettement visibles pour les Athérines qui sont des poissons microphages. En effet, nous avons démontré que ces larves pouvaient servir de proies à plusieurs espèces de Poissons, et en particulier à *Atherina hepsetus* et *A. boyeri* (G. Prévot et P. Bartoli, 1978).

- *Galactosomum timondavidi* Pearson et Prévot, 1971 (*Heterophyidae*).

Le cycle évolutif de ce parasite a été mis en évidence par G. Prévot (1973) ; il se déroule à travers les hôtes intermédiaires suivants :

- premier hôte : *Cerithium mediterraneum* (Prosobranche, *Cerithiidae*).
- deuxièmes hôtes : *Belone belone* (Téléostéens Scombresocidés) et plusieurs autres Téléostéens comme *Liza aurata*, *Diplodus annularis*, *Pomatoschistus microps*, *Syngnathus abaster* et *Anguilla anguilla*.

Aussitôt après leur émission, les cercaires gagnent la surface des eaux de la lagune. Ce comportement est essentiellement lié à un phototropisme très fortement positif, comme l'attestent les deux volumineuses taches oculaires qu'elles possèdent. Comme dans le cas précédent, on observe une alternance entre les périodes de nage active et les phases de repos. Pendant toute la durée de leur activité (12 heures), les cercaires montent et descendent dans la strate tout à fait superficielle des eaux lagunaires. Les cercaires de *Galactosomum timondavidi* sont volumineuses, puisque leur longueur totale dépasse 750 μm ; leur queue, extraordinairement développée, est 7 à 8 fois plus longue que le corps (cercaires macrocerques). Pendant la nage, cette longue queue se tortille à la manière d'un ver attirant ainsi l'attention des Poissons microphages qui avalent la cercaire en tant que proie.

Les jeunes *Belone belone* microphages exploitent la partie superficielle des eaux de la lagune ; ces Poissons représentent donc des deuxièmes hôtes de choix pour ce parasite. Quand les cercaires ont épuisé la plus grande partie de leurs réserves, les mouvements de la queue se ralentissent et elles ne peuvent plus se maintenir en surface. Aussi retombent-elles petit à petit mais inexorablement vers le substrat. Au cours de cette lente descente, elles sont avalées par des hôtes microphages nectoniques de pleine eau tels *Liza aurata* ou *Diplodus annularis*. Par les dernières convulsions de leur queue, les cercaires qui parviennent sur le substrat attirent l'attention de quelques jeunes poissons benthiques microphages comme *Pomatoschistus microps*, *Syngnathus abaster* ou *Anguilla anguilla*. Malgré l'existence de deuxièmes hôtes benthiques ou nectoniques, soulignons que l'adaptation caractéristique de cette larve est manifestement orientée vers la conquête de cibles épipélagiques.

b — *Les espèces marines* (fig. 6).

Pour les espèces marines, la distance séparant les premiers hôtes des cibles peut, dans certains cas, dépasser très largement une dizaine de mètres. Dans la région de Marseille, entre le cap Croisette et l'île Maire, au-dessus des fonds détritiques se déroulent les cycles biologiques de deux Trématodes *Heterophyidae* :

- Knipowitschetrema nicolai* (Issaïtschikow, 1927) et
- Condylolocotyle pilodorus* Pearson et Prévot, 1985.

Ces deux Helminthes ont en commun leurs hôtes définitif et intermédiaires (G. Prévot, 1974 ; J. C. Pearson et G. Prévot, 1985).

- premier hôte intermédiaire : *Cerithium vulgatum* (Prosobranche *Cerithiidae*)
- deuxième hôte : *Belone belone* (Téléostéen Scombresocidé)

Aussitôt après leur émergence, les cercaires des deux espèces montent vers la surface, attirées par la lumière (phototropisme très positif). Leur queue, énorme, est de 11 à 13 fois plus longue que le corps cercarien (cercaires macrocerques) ; elle leur assure une nage dont la puissance est exceptionnelle. G. Prévot (1974) estime que les dix mètres séparant le substrat de la surface sont franchis en moins d'une heure. Quand la cercaire atteint l'interface, ses mouvements se ralentissent et, par voie de conséquence, tend à retomber. Quelques instants plus tard, l'activité natatoire reprend son rythme initial ce qui fait remonter l'animal et ainsi de suite. Ainsi, pendant plus de 24 heures, les cercaires de ces deux espèces explorent inlassablement les eaux très superficielles qui représentent le domaine de *Belone belone*. La grande taille des cercaires (entre 1 300 μm et 2 100 μm), les mouvements ondulatoires de leur queue ainsi que leur couleur rougeâtre attirent l'attention des jeunes *Belone* microphages qui les avalent comme des proies. Parvenues dans le pharynx branchial de leur hôte, elles perdent leur queue, gagnent l'espace péricardique et s'enkystent dans l'attente d'être avalées par un Goéland pour y évoluer en un adulte.

B — Les endémiotopes sur substrat rocheux

Sur le bord immédiat du littoral rocheux de Provence se déroulent les cycles biologiques de *Aporchis massiliensis* et de *Microphallus pachygrapsi*.

- 1 — *Aporchis massiliensis* Timon-David, 1955 (*Echinostomatidae*) (fig. 7).

Ce cycle évolutif a été découvert par G. Prévot (1969, 1971) ; il admet comme premier hôte intermédiaire *Vermetus triqueter* (Mollusque Prosobranche). Les cercaires ne s'enkystent pas dans un hôte précis mais seulement sur un support qui peut être animal, végétal ou minéral. Le deuxième hôte n'est donc pas rigoureusement défini.

Vermetus triqueter est un Prosobranche sessile vivant dans l'étage infralittoral, sous plusieurs dizaines de centimètres d'eau, parmi une abondante végétation où dominant les Cystoseires (*Cystoseira stricta*, *C. crinita*, *C. fimbriata*). Ce milieu est caractérisé par un hydrodynamisme important (mode battu).

Les cercaires de *Aporchis massiliensis* ne nagent pas car elles seraient emportées par les courants mais rampent sur le substrat. Malgré le déferlement des vagues, les cercaires se maintiennent fermement sur leur support, grâce à leurs puissantes ventouses et aux cellules glandulaires qui garnissent les extrémités de leur queue. Ces cercaires sont extrêmement sensibles aux contacts : elles se fixent sur tout ce qui les effleure. Ainsi, dans le milieu battu, les mouvements répétés des algues voisines (flux et reflux) assurent leur dispersion. Par ailleurs, les cercaires sont caractérisées par un culminotropisme (G. Prévot, 1974) qui les conduit le plus souvent vers les extrémités des frondes alguales. Le Goéland leucopnée se contamine à son tour en

Fig. 7 — Milieu marin de mode agité (substrat rocheux). Le premier hôte est sessile. Le culminotropisme des cercaires les pousse vers les extrémités des frondes des algues qui représentent le deuxième hôte.

Fig. 8 — Milieu marin de mode agité (substrat rocheux). Le premier hôte est sessile; les hôtes cibles vivent dans le médio-littoral.

consommant la région apicale des Cystoseires. L'introduction de cette fraction végétale dans le régime alimentaire du Goéland est rendue nécessaire lorsque celui-ci ne dispose pas d'une nourriture suffisante (P. Bartoli et G. Prévot, 1976 b).

2 — *Microphallus pachygrapsi* Deblock et Prévot, 1968 (*Microphallidae*) (fig. 8).

Le cycle biologique de cet Helminthe a été découvert par G. Prévot (1971 b); il admet les hôtes intermédiaires suivants :

— premier hôte : *Vermetus triqueter* (Prosobranche *Vermetidae*)

— deuxième hôte : *Pachygrapsus marmoratus* (Crustacé Décapode)

Pachygrapsus marmoratus vit préférentiellement dans l'étage médiolittoral, souvent à demi immergé.

Lorsque les cercaires émergent du Mollusque, elles nagent aussitôt vers la surface en raison d'un géotropisme négatif. Quand elles atteignent l'interface, la plupart s'y maintiennent fixées en s'aidant de leurs deux ventouses. Dès cet instant, les cercaires deviennent passives et se laissent entraîner par les courants et les vagues qui les dispersent alors. Plusieurs cependant parviennent sur le bord même, là où se tiennent les crustacés deuxièmes hôtes. Les cercaires sont alors entraînées vers les branchies par les courants respiratoires.

III — Les hôtes émetteurs et les hôtes cibles appartiennent à des écosystèmes différents

Dans les exemples qui nous ont occupé jusqu'à maintenant, les hôtes cibles sont situés soit à proximité des hôtes émetteurs (I), soit au-dessus d'eux, à des distances plus ou moins importantes (II). Dans ce troisième paragraphe, nous exposons le cas d'un parasite dont le cycle se déroule dans des hôtes intermédiaires appartenant à des écosystèmes différents.

Le cycle de vie de ce parasite, *Maritrema misenensis* Palombi, 1940 (*Microphallidae*) a été découvert par G. Prévot, P. Bartoli et S. Deblock (1976). Il se déroule dans deux milieux différents : le milieu lagunaire de mode calme et le milieu marin de mode semi-battu qui est adjacent à la lagune du Brusc (Var). Dans ces deux types de milieux, les modalités de la transmission des cercaires au deuxième hôte ne sont pas identiques (P. Bartoli et G. Prévot, 1978 ; P. Bartoli, 1985).

a — *Le cycle en milieu lagunaire calme* (fig. 9).

Dans ce milieu lagunaire calme, les hôtes intermédiaires sont :

— premier hôte : *Cerithium mediterraneum* (Prosobranche, *Cerithiidae*)

— deuxième hôte : *Orchestia mediterranea* (Crustacé Amphipode).

Cerithium mediterraneum vit dans l'étage infralittoral, sur le sable, dans l'herbier de

Fig. 9 — Milieu lagunaire de mode calme (substrat sableux). Le premier hôte est benthique et erratique. Les hôtes cibles vivent dans l'étage supralittoral mais vont s'immerger périodiquement.

Fig. 10 — Milieu marin de mode semi battu (substrat rocheux). Le premier hôte est erratique, benthique ; les cibles vivent en permanence dans l'étage supralittoral.

Cymodocea nodosa. Par contre, *Orchestia mediterranea* se réfugie dans l'étage supralittoral, sous les laisses de *Cymodocea nodosa* et *Zostera nana*.

Les cercaires de *Maritrema misenensis* ont de faibles capacités natatoires en raison de la petitesse de leur queue (cercaires microcerques). Dès leur émergence, elles gagnent la surface et viennent se coller par leurs deux ventouses à la face inférieure de l'interface, comportement qui rappelle celui des cercaires de *Microphallus pachygrapsi*. Le vent et les vaguelettes les dispersent alors. Beaucoup sont perdues mais un certain nombre d'entre elles s'accumulent le long de la grève. Les laisses de *Cymodocea* ne conservent pas longtemps l'humidité (laisses à dessiccation rapide) ce qui contraint les *Orchestia* à s'immerger périodiquement. C'est en traversant l'interface, là où précisément les cercaires sont accumulées, que se réalise la rencontre hôte-parasite et l'infestation des Amphipodes.

b — *Le cycle en milieu marin semi-battu (fig. 10).*

Dans ce milieu faisant la transition entre la lagune du Brusc et la mer, les hôtes intermédiaires ne sont pas identiques aux précédents. Ce sont :

— premier hôte : *Cerithium rupestre* (Prosobranchie, *Cerithiidae*)

— deuxième hôte : *Orchestia montagui* (Crustacé Amphipode).

Les *Cerithium rupestre* se répartissent dans l'étage infralittoral, sur des fonds rocheux légèrement ensablés, parmi *Halopteris scoparia*. *Orchestia montagui* occupe la strate supérieure des laisses de *Posidonia oceanica* qui sont édifiées en banquettes dans l'étage supralittoral lors des tempêtes. Ces laisses stratifiées sur une assez grande épaisseur se dessèchent rarement et, tout au plus, seulement en surface. Il en résulte que *O. montagui* ne quitte pas cet habitat.

Comme précédemment, lorsque les cercaires atteignent la surface, elles s'attachent à l'interface et sont dispersées. Beaucoup sont rejetées vers la côte et plusieurs d'entre elles sont projetées par les vagues sur les banquettes de Posidonies. C'est là que se réalise la rencontre hôte-parasite, en dehors du milieu marin, dans l'étage supralittoral.

Discussion

Pour que le cycle biologique d'un Digène puisse se poursuivre avec succès, il est indispensable que les cercaires trouvent le deuxième hôte favorable le plus tôt possible après leur émission. Dans l'immense majorité des cas, ce sont les cercaires elles-mêmes qui se placent dans la sphère où cette rencontre a le plus de chances de se réaliser, là où précisément évolue l'hôte cible. L'emplacement de cette cible n'est pas le même pour toutes les espèces de Digènes. Pour les unes, la cible est liée à la strate benthique, pour d'autres elle est située au contraire à la surface de l'eau, pour d'autres enfin elle se place à des niveaux intermédiaires. Pour certaines espèces de Trématodes du Goéland leucophée, les hôtes cibles appartiennent à la faune du benthos et dans ce cas, la profondeur du milieu est forcément limitée à quelques centimètres seulement ; pour d'autres espèces, les cibles ont tendance à se rapprocher de la surface de l'eau quand la profondeur du milieu s'accroît.

De nombreux obstacles s'opposent au succès du rendez-vous des cercaires avec le deuxième hôte. Parmi ceux-ci les plus importants sont liés :

a — au caractère sédentaire de certains hôtes intermédiaires ;

b — à l'hydrodynamisme du milieu ;

c — à la distance séparant l'hôte émetteur de l'hôte cible

Dans tous les cas, les parasites ont sélectionné des mécanismes ou des comportements spécifiques leur permettant de contourner ces obstacles afin de réussir au mieux leur rencontre avec la cible.

a — Pour éviter l'obstacle que constitue la SÉDENTARITÉ DES HÔTES INTERMÉDIAIRES la plupart des parasites ont développé de *grandes potentialités biotiques*. L'accroissement de la production de cercaires est réalisé par des moyens divers :

— augmentation du nombre de cercaires engendrées par chaque Lamellibranche premier hôte ; ainsi, un seul Pélécy-pode peut donner naissance à plusieurs millions de cercaires de *Gymnophallidae* (P. Bartoli, 1974, 1981 a).

— accroissement de la prévalence du parasitisme des Bivalves premiers hôtes ; cette valeur peut s'élever jusqu'à 40 % chez certaines espèces de *Gymnophallidae* (P. Bartoli, 1974, 1981 a).

— allongement de la période durant laquelle les premiers hôtes Lamellibranches peuvent être infestés (toute l'année chez certaines espèces de *Gymnophallidae* P. Bartoli, 1974, 1981 a et b).

Un second moyen permettant de surmonter le handicap de la sédentarité des hôtes intermédiaires réside dans l'acquisition par les parasites de la *sténoxénie* ou de l'*euryxénie* au niveau des hôtes cibles (*Gymnophallidae*, *Echinostomatidae*). Pour un Digène d'une espèce donnée, la conquête de nouveaux hôtes intermédiaires, même si ceux-ci sont encore sédentaires, augmente dans une très large proportion les chances de succès du cycle biologique.

Un troisième mécanisme s'ajoute aux précédents pour contourner l'obstacle de la sédentarité des hôtes intermédiaires : c'est la *nage des cercaires*. Le comportement natatoire des cercaires joue en effet un rôle fondamental dans le problème du rendez-vous hôte-parasite. Si l'hôte cible ne se déplace pas, il a par contre la possibilité d'attirer à lui les éléments infestants. La nage intermittente des cercaires, réalisée juste au-dessus du substrat, donne à sa trajectoire un profil en dents de scie. L'intérêt d'une telle trajectoire est de placer le parasite en permanence dans une situation où il peut être facilement aspiré par le deuxième hôte. Cette attraction, purement mécanique, est réalisée grâce aux courants respiratoires des hôtes cibles (Lamellibranches, Annélides, Crustacés, Téléostéens).

b — Dans certains cas, l'HYDRODYNAMISME peut constituer un facteur très handicapant dans le phénomène de la rencontre hôte-parasite. Dans les endémiotopes très calmes, tels ceux situés sur les bordures extrêmes des lagunes, les cercaires de tous les Digènes ont de très faibles aptitudes natatoires et se laissent entraîner par le moindre courant, en particulier par les courants respiratoires des deuxième hôtes. Tel est le comportement sélectionné par les parasites de ces endémiotopes pour assurer leur rencontre avec l'hôte cible. Dans des milieux aussi calmes, l'apparition de la moindre perturbation sous l'influence des vents ou des marées barométriques, a pour résultat l'entraînement d'un nombre important de cercaires en dehors de l'endémiotope. Celles-ci sont évidemment perdues à moins que de nouveaux deuxième hôtes soient trouvés par hasard au cours de leur transport. Sauf cas exceptionnels (P. Bartoli, 1974), ces nouveaux deuxième hôtes ne sont pas intégrés dans la chaîne alimentaire du Goéland leucophée, et les métacercaires sont alors perdues pour le cycle.

Dans les endémiotopes confinés de Camargue (lagune de Beauduc), l'hydrodynamisme quasiment nul se traduit par un parasitisme réellement explosif aux conséquences désastreuses pour les deuxièmes hôtes (P. Bartoli 1973 a et b, 1976). Ainsi donc, dans les milieux lagunaires calmes, l'hydrodynamisme apparaît comme un facteur régulateur relatif, en éliminant les excès de cercaires.

Dans le milieu marin, à l'inverse des précédents, les courants sont souvent assez importants. Les cercaires qui possèderaient de faibles capacités natatoires seraient facilement emportées et ne pourraient jamais atteindre leur cible. C'est pourquoi, les parasites qui se sont adaptés à ces conditions particulières ont sélectionné une queue extraordinairement puissante et de très grande longueur. Cette acquisition présente un double avantage : elle confère au parasite une nage d'une efficacité exceptionnelle tandis que ses mouvements attirent l'attention des hôtes cibles, des Poissons microphages, qui l'avalent alors.

En dépit de son caractère perturbateur, l'hydrodynamisme a été sélectionné par différentes espèces de Trématodes comme un mécanisme favorisant dans la rencontre des cercaires avec leur cible. Ainsi, l'Échinostomatidé *Aporchis massiliensis* est remarquablement adapté à la bordure rocheuse battue du milieu marin (G. Prévot, 1974). Sans l'agitation intense de ce milieu, les cercaires ne se disperseraient pas et ne parviendraient pas à gagner l'extrémité des frondes des Cystoseires, seules accessibles aux Goélands. Pour ce Trématode, il est tout à fait évident que le mode battu est un facteur indispensable au bon déroulement du cycle biologique puisque la saison des émergences coïncide avec la période de plus grande agitation des eaux (octobre à février), ce qui est tout à fait rare chez les Digènes marins.

Pour les Microphallidés *Maritrema misenensis* et *Microphallus pachygrapsi*, l'hydrodynamisme joue aussi un rôle favorisant dans la rencontre hôte-parasite. Les cercaires, accrochées par leurs ventouses à la face inférieure de l'interface, sont transportées passivement jusque vers la côte le long de laquelle vivent les cibles. Dans le cas particulièrement remarquable de *M. misenensis*, l'hydrodynamisme est l'unique facteur responsable de la rencontre hôte-parasite puisque les cercaires sont projetées avec les embruns vers les deuxièmes hôtes, dans le supralittoral (P. Bartoli, 1986).

c — Il est évident que la DISTANCE SÉPARANT L'HÔTE ÉMETTEUR DE LA CIBLE représente un obstacle difficile à surmonter lorsque celle-ci devient importante. Dans le cas où cette distance est HORIZONTALE, elle ne peut être franchie qu'à la faveur d'adaptations particulières. Ainsi, pour *Maritrema misenensis*, la distance séparant les premiers hôtes des cibles dépasse souvent une centaine de mètres. Les cercaires de cette espèce ayant une très petite taille, microcerques de surcroît, ne pourraient jamais franchir une telle étendue par leurs propres moyens. Le comportement insolite de ces larves qui les pousse à s'attacher sous l'interface pour se laisser ensuite passivement transporter jusqu'à la grève, résoud ce problème.

Lorsque la distance VERTICALE séparant les hôtes intermédiaires est faible, les cercaires caractéristiques de ces milieux ont une nage peu efficace (cercaires microcerques) et sont généralement dépourvues de tropismes. Par contre, lorsque cette

distance s'accroît beaucoup, la nage devient extraordinairement puissante (cercaires macrocerques) tandis que se développe un géotropisme négatif associé à un phototropisme très fortement positif.

Conclusions

En s'appuyant sur les 14 cycles biologiques passés en revue dans ce travail, il ressort que dans les endémiotopes caractérisés par un *mode très calme* et sous une faible hauteur d'eau (bordures lagunaires), les parasites confient la rencontre cercaire-hôte cible au seul hasard. Le nombre de cercaires libérées dans ce milieu est souvent extraordinairement élevé (plusieurs centaines de milliers et même plusieurs millions pour un seul individu émetteur). Les cercaires ont de faibles dimensions et une queue réduite. Dans ces milieux très calmes, les pertes cercariennes dues à l'aspiration par des hôtes inadéquats ou à leur dispersion sous l'effet d'un hydrodynamisme même très faible, sont considérables. Cette stratégie de rencontre parasite-hôte cible appartient de toute évidence au type r. Parmi ces parasites nous citons *Gymnophallus fossarum*, *G. nereicola*, *Himasthla quissetensis*, *Gynaecotyla longiintestinata*, *Microphallus bittii* et *Megalophallus carcini*.

Dans les *milieux plus agités* (zones lagunaires plus profondes, milieu marin) la rencontre hôte-parasite n'est plus exclusivement liée au hasard. En effet, des mécanismes favorisants ont été sélectionnés par les parasites. Ainsi, après leur émergence, les cercaires ne se répartissent pas n'importe où dans le milieu mais seulement dans une strate bien définie correspondant à celle dans laquelle évolue la cible. Grâce à cette orientation, les chances de rencontre se voient considérablement multipliées. Deux stades évolutifs peuvent être reconnus :

1 — Quelques espèces, après avoir placé leurs cercaires sur la strate idéale, confient cependant encore au hasard les derniers instants de la rencontre avec l'hôte cible. Cette rencontre se réalise grâce à l'aspiration branchiale des deuxièmes hôtes. De telles cercaires sont de petite taille et leur nombre est toujours élevé (quelques dizaines de milliers). Ces Trématodes sont plutôt caractéristiques des aires lagunaires plus ou moins profondes ; ce sont : *Cardiocephalus longicollis*, *Maritrema misenensis* et *Microphallus pachygrapsi*.

2 — Les autres espèces, plutôt marines, ont des cercaires énormes. Ces grandes dimensions sont dues au grand développement de la queue, tandis que le corps cercarien conserve une taille normale (cercaires macrocerques). Après avoir rejoint la strate où évolue l'hôte cible, ces cercaires attirent l'attention des Poissons prédateurs microphages deuxièmes hôtes et sont avalées comme des proies. C'est là le mimétisme de proie qui a été retenu par C. Combes (1980) comme un facteur favorisant la rencontre cercaire-hôte cible. Chez de tels parasites, l'essentiel des potentialités biotiques sont détournées pour l'édification de queues volumineuses ; par voie de conséquence, le nombre de cercaires diminue considérablement (quelques centaines seulement !).

Ces parasites sont l'objet d'une véritable prédation par l'hôte cible ; aussi les pertes sont relativement faibles. Ces Helminthes sont donc des stratèges de type K. Ce sont : *Renicola lari*, *Galactosomum timondavidi*, *Knipowitschetrema nicolai* et *Condylcotyle pilodorus*.

Ainsi, au fur et à mesure que l'on quitte le bord des lagunes en direction des aires plus profondes, les espèces de Digènes caractéristiques de chaque milieu adoptent des stratégies de rencontre cercaires-hôtes cibles qui passent progressivement du type r au type K.

BIBLIOGRAPHIE

- BARTOLI P. : Développement expérimental d'une métacercarie nouvelle de la famille des *Gymnophallidae* Morozov, 1955 (*Trematoda* : *Digenea*), parasite de Lamellibranches marins. *Bull. Soc. Zool. France*, 1966, 90, 571-580.
- 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. : La pénétration et l'installation des cercaires de *Gymnophallus fossarum* P. Bartoli, 1965 (*Digenea*, *Gymnophallidae*) chez *Cardium glaucum* Bruguière. *Bull. Mus. Hist. nat. Paris*, 3^e sér., n° 117, Zoologie, 1973 a, 91, 319-334.
- BARTOLI P. : Les microbiotopes occupés par les métacercaires de *Gymnophallus fossarum* P. Bartoli, 1965 (*Trematoda*, *Gymnophallidae*) chez *Tapes decussatus* L. *Bull. Mus. Hist. nat. Paris*, 3^e sér., n° 117, Zoologie, 1973 b, 91, 335-349.
- BARTOLI P. : Recherches sur les *Gymnophallidae* F. N. Morozov, 1955 (*Digenea*), parasites d'Oiseaux des côtes de Camargue : systématique, biologie et écologie. Thèse de doctorat d'État. Université de Droit, d'Économie et des Sciences d'Aix-Marseille, 1974, n° CNRS AO : 9429.
- BARTOLI P. : Modification de la croissance et du comportement de *Venerupis aurea* parasité par *Gymnophallus fossarum* P. Bartoli, 1965 (*Trematoda*, *Digenea*). *Haliothis*, 1976, 7, 23-28.
- BARTOLI P. : Ségrégation biologique et écologique de deux espèces jumelles sympatriques de Trématodes (*Trematoda*, *Gymnophallidae*). *Z. Parasitenkd.*, 1981 a, 61, 167-180.
- BARTOLI P. : 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. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 1981 b, 56, 261-270.
- BARTOLI P. : Rôle favorisant de l'hydrodynamisme dans la contamination des deuxièmes hôtes intermédiaires de *Maritrema misenensis* (A. Palombi, 1940) (*Digenea*, *Microphallidae*). *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 1986, 61, 35-41.
- BARTOLI P., PRÉVOT G. : Relations entre le profil du liseré côtier, les ressources alimentaires et le parasitisme de *Larus argentatus* par deux espèces de Trématodes. *Trav. Sci. Parc nation. Port-Cros*, 1976, 2, 29-38.
- BARTOLI P., PRÉVOT G. : Recherches écologiques sur les cycles évolutifs de Trématodes dans une lagune de Provence (France). II. Le cycle de *Maritrema misenensis* (A. Palombi, 1940). *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 1978, 53, 181-193.
- COMBES C. : Les mécanismes de recrutement chez les Métazoaires parasites et leur interprétation en termes de stratégies démographiques. *Vie Milieu*, 1980, 30, 55-63.
- DEBLOCK S., PRÉVOT G. : Contribution à l'étude des *Microphallidae* Travassos, 1920 (*Trematoda*). XVII *Microphallus pachygrapsi* n. sp. adulte expérimental d'une métacercarie de *Pachygrapsus marmoratus* Stempis (Crustacé Brachyoure). *Bull. Soc. Zool. France*, 1968, 93, 603-610.
- PEARSON J. C., PRÉVOT G. : *Galactosomum timondavidi* sp. n. (*Trematoda* : *Heterophyidae*) from *Larus argentatus* with a note on metacercaria. *J. Parasitol.*, 1971, 57, 1227-1230.
- PEARSON J. C., PRÉVOT G. : A revision of the subfamily *Haplorhinae* Looss, 1899 (*Trematoda* : *Heterophyidae*). III — Genera *Cercarioides* and *Condylcotyla* n. g. *Systematic Parasitol.*, 1985, 7, 169-197.
- PRÉVOT G. : Les Trématodes larvaires parasites de *Vermetus triquetus* Bivone (Gastéropode proso-branche marin) du golfe de Marseille. *Bull. Soc. Zool. France*, 1969, 92, 515-523.
- PRÉVOT G. : Cycle évolutif d'*Aporchis massiliensis* Timon-David, 1955 (*Digenea*, *Echinostomidae*), parasite du Goéland *Larus argentatus*. *Bull. Soc. Zool. France*, 1971 a, 96, 197-208.
- PRÉVOT G. : Contribution à l'étude des *Microphallidae* Travassos, 1920 (*Trematoda*). Cycle évolutif de *Microphallus pachygrapsi* Deblock et Prévot, 1969, parasite du Goéland à pieds jaunes (*Larus argentatus*). *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 1971 b, 46, 453-461.

- PRÉVOT G. : Contribution à l'étude des *Microphallidae* Travassos, 1920 (*Trematoda*). Cycle évolutif de *Megalophallus carcini* Prévot et Deblock 1970, parasite du Goéland (*Larus argentatus*). *Bull. Soc. Zool. France*, 1972 a, 97, 157-163.
- PRÉVOT G. : Contribution à l'étude des *Microphallidae* Travassos, 1920 (*Trematoda*). Cycle évolutif de *Microphallus bittii* n. sp. parasite du Goéland à pieds jaunes *Larus argentatus michaelis* Naumann. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 1972 b, 47, 687-700.
- PRÉVOT G. : Cycle évolutif de *Galactosomum timondavidi* Pearson et Prévot, 1971 (*Trematoda* : *Heterophyidae*), parasite du Goéland à pieds jaunes *Larus argentatus*. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 1973, 48, 457-467.
- PRÉVOT G. : Recherches sur le cycle biologique et l'écologie de quelques Trématodes nouveaux parasites de *Larus argentatus michaelis* Naumann dans le midi de la France. *Thèse d'État* soutenue le 12 mars 1974 devant l'Université d'Aix-Marseille III, 1974, N° CNRS AO 9436.
- PRÉVOT G., BARTOLI P. : Le cycle de développement de *Renicola lari*. J. Timon-David, 1933 (*Trematoda*, *Renicolidae*). *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 1978, 53, 561-575.
- PRÉVOT G., BARTOLI P. : Démonstration de l'existence d'un cycle marin chez les Strigéides : *Cardiocephalus longicollis* Szidat, 1928 (*Trematoda* : *Strigeidae*). *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 1980, 55, 407-425.
- PRÉVOT G., BARTOLI P., DEBLOCK S. : Cycle biologique de *Maritrema misenensis* (A. Palombi, 1940) n. comb. (*Trematoda* : *Microphallidae* Travassos, 1920) du midi de la France. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 1976, 51, 433-446.
- PRÉVOT G., DEBLOCK S. : Contribution à l'étude des *Microphallidae*, Travassos, 1920 (*Trematoda*). XX. *Megalophallus carcini* n. sp. adulte expérimental d'une métacercarie de *Carcinus maenas* Pennant. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 1970, 45, 213-222.
- REBECQ J. : Sur un Trématode nouveau de *Larus argentatus michaelis* Naumann, appartenant à la sous-famille des *Gynaecotylinae* Guschanskaia, 1952. *C. R. Congrès Soc. Sav. Paris*, 1961, 669-678.
- REBECQ J., PRÉVOT G. : Développement expérimental d'un *Gymnophallus* (*Trematoda*, *Digena*). *C. R. Acad. Sc. Paris*, 1962, 255, 3272-3274.
- TIMON-DAVID J. : Sur une nouvelle espèce de *Renicola*, trématode parasite du rein des Laridés. *Bull. Instit. Océanogr. Monaco*, 1933, 616, 1-16.
- TIMON-DAVID J. : Quelques observations sur les Oiseaux de l'île de Riou et leurs parasites. *Bull. Soc. Linn. Provence*, 1935, 6, 1-8.
- TIMON-DAVID J. : Trématodes des Goélands de l'île de Riou. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 1955, 30, 446-476.
- TIMON-DAVID J. : Contribution à l'étude de l'écologie et du peuplement des îles de la région marseillaise. *Coll. Banyuls-sur-mer*, sept. 1959, *Édit. C.N.R.S.*, 1961, 217-239.