Zeitschrift: Bulletin de la Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles

Herausgeber: Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles

Band: 81 (1958)

Artikel: Quelques modalités du cycle évolutif d'Opisthioglyphe ranae (Fröhlich) [Trematoda]

Autor: Joyeux, Ch. / Baer, J.G.

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-88885

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 16.12.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

INSTITUT DE ZOOLOGIE, UNIVERSITÉ DE NEUCHATEL
Directeur : Professeur Jean G. Baer

QUELQUES MODALITÉS DU CYCLE ÉVOLUTIF D'*OPISTHIOGLYPHE RANAE* (FRÖHLICH) *[TREMATODA]*

par

CH. JOYEUX ET J. G. BAER

AVEC 1 PLANCHE HORS TEXTE

Dans un précédent travail (1953), où l'on pourra trouver une mise au point de la question dont nous poursuivons ici l'étude, nous avons discuté divers aspects du cycle évolutif d'*Opisthioglyphe ranae* (Fröhlich), Trématode Plagiorchidé communément trouvé dans l'intestin de divers Amphibiens. D'après la conception classique, son développement comporte trois hôtes. Le premier, hôte intermédiaire, est un Mollusque du groupe de Limnées ; il héberge les formes larvaires, sporocystes et cercaires, armées d'un stylet. Le second, également hôte intermédiaire, contient les métacercaires issues des cercaires ayant pénétré dans les tissus et s'y étant enkystées. Enfin le troisième hôte, définitif, est un Amphibien adulte. Dans son intestin, les Trématodes deviennent sexués et pondent des œufs qui sont éliminés avec les selles.

Réalisé par SINITZIN (1905), ce cycle est assez facile à reproduire au laboratoire. L'infestation de l'hôte définitif se fait grâce au cannibalisme, par ingestion d'animaux hébergeant les métacercaires enkystées. SINITZIN a observé en captivité des Grenouilles de grande taille dévorant les petites. On sait que cet Amphibien, dans la nature, se nourrit de proies très variées. Les mœurs carnivores des Tritons, également hôtes d'*O. ranae*, ont été étudiées en détail par MARTIN et ROLLINAT (1914) dans le centre de la France, où précisément sont faites nos observations.

Cependant, malgré cette démonstration expérimentale et les observations biologiques en faveur de sa vraisemblance, le mécanisme du cycle à trois hôtes, exposé ci-dessus, semble cadrer imparfaitement avec certains faits constatés dans la nature, au moins dans notre région. Nous les avons discutés dans notre précédent travail, l'argument le plus important étant basé sur la présence de jeunes *O. ranae* dans l'intestin d'Amphibiens terminant seulement leur métamorphose et manifestement incapables encore de dévorer des hôtes intermédiaires. LOOSS (1899), avant les expériences de SINITZIN, supposait déjà que les métacercaires s'enkystant chez l'Amphibien étaient mises en liberté et passaient dans

la lumière de l'intestin où elles se développaient. Notre élève P. CARRÈRE (1935) le démontra expérimentalement à Marseille, en infestant l'Amphibien par des cercaires, sans passer par le second hôte intermédiaire, porteur de métacercaires enkystées.

Nous avons repris cette expérimentation en variant les conditions du développement et nous croyons maintenant que ce cycle condensé à deux hôtes doit avoir une importance plus grande pour assurer la pérennité de l'espèce parasitaire que celui à trois hôtes. On peut le concevoir de deux façons : suivant que l'infestation est pratiquée chez la larve de l'Amphibien ou chez l'Amphibien adulte. La première éventualité a été observée et décrite par P. CARRÈRE (1935) puis par nous-mêmes (1953). Nous la résumons rapidement ici et étudions la seconde en y ajoutant le résultat de diverses recherches sur l'éthologie et le comportement des hôtes.

Toutes nos observations sont faites, depuis une dizaine d'années, dans le centre de la France, au village de Charmes, près Gannat (Allier). Elles ont donc une valeur épidémiologique locale.

INFESTATION DE L'AMPHIBIEN A L'ÉTAT LARVAIRE

Des larves de Tritons, des têtards de Grenouilles et de Crapauds, appartenant aux espèces communément rencontrées dans la région, sont mis en contact avec des cercaires d'*O. ranae*. Celles-ci pénètrent dans les téguments du corps et de la queue et y forment des kystes sous-cutanés. Lorsque la queue des têtards régresse, ils s'accumulent dans le moignon qui persiste assez longtemps avant de disparaître. C'est par cannibalisme, quand l'animal porteur de kystes est dévoré par l'hôte définitif, que peut s'accomplir le développement du parasite à trois hôtes, à condition que l'ingestion des kystes ne tarde pas trop, car ils finissent par dégénérer plus ou moins rapidement suivant l'hôte qui les héberge et ils sont alors éliminés, notamment pendant les mues qui sont susceptibles de se produire au cours de l'existence de l'animal porteur.

Mais d'autres cercaires, dont le rôle nous semble plus important, sont introduites passivement au cours de la respiration aquatique. Elles s'enkystent, soit dans la région céphalique, soit dans la cavité buccale, notamment dans la muqueuse linguale, soit dans les culs-de-sac branchiaux. Lorsque la métamorphose se produit, que l'Amphibien adopte la vie terrestre avec respiration aérienne, les kystes se trouvant au contact de la paroi interne du tube digestif peuvent tomber dans la cavité de cet organe, notamment au moment de la disparition des culs-de-sac branchiaux. Ils libèrent leurs métacercaires, le plus souvent au début de la seconde moitié de l'intestin, et les jeunes Trématodes se développent. Mais cette migration n'est pas simultanée pour tous. A la suite d'une seule infestation, on peut constater, au moment de l'autopsie, que des métacercaires sont déjà parvenues à leur habitat normal et commencent à évoluer, tandis que d'autres sont encore dans leurs kystes et n'ont pas bougé. D'autres kystes, tombés dans la lumière intestinale, pourront être entraînés et parcourir tout le tube intestinal sans éclore.

Après un court séjour dans le rectum, ils seront évacués avec les selles. Seuls les kystes situés au voisinage de la lumière intestinale ont des chances de parvenir dans cette dernière et d'y évoluer. Ceux qui en sont éloignés, provenant de cercaires égarées au cours de leur migration, notamment dans les interstices de la cavité cranienne (ce qui est assez fréquent), sont destinés à dégénérer, à moins qu'ils ne soient fortuitement introduits par cannibalisme chez un hôte définitif ; le cycle à trois hôtes se trouve ainsi réalisé. En fait, ce sont surtout les kystes situés dans les parois buccales, la langue et plus souvent les culs-de-sac branchiaux, ainsi que dans les régions voisines, qui passeront et évolueront dans l'intestin des jeunes Amphibiens lors de la métamorphose.

Il arrive aussi que quelques cercaires absorbées ne sont pas arrêtées au niveau de la région bucco-pharyngienne ; elles passent dans l'intestin de la larve d'Amphibien. Elles peuvent alors, soit s'enkyster dans la lumière sans pénétrer dans la paroi, soit demeurer libres après perte de leur queue. Dans le premier cas, les kystes sont capables de demeurer longtemps, jusqu'à la métamorphose de leur hôte ; ils finissent par être évacués avec les selles. Dans le second cas, les cercaires sans queue s'agitent librement dans l'intestin et peuvent même s'accroître légèrement. Nous en avons trouvé qui mesuraient 400 à 410 μ, l'absorption remontant à trente-deux jours. Elles n'ont aucune tendance à se développer tant que leur hôte reste à l'état larvaire. Chez la même larve d'Amphibien, on peut trouver dans l'intestin des kystes et des formes libres non évoluées qui coexistent.

En outre, le développement des métacercaires mises en liberté dans l'intestin de leur hôte ayant terminé sa métamorphose est sous la dépendance de la susceptibilité de celui-ci, qui est favorable ou défavorable. Dans le premier cas seulement, les parasites deviennent adultes et émettent des œufs pendant une longue période ; nous reviendrons sur le point. Dans le second cas, les kystes dégénèrent sans éclore et sont expulsés dans les selles. Parfois cependant on assiste à une éclosion de jeunes Trématodes qui généralement n'arrivent pas à maturité ou, tout au plus, ont une vie assez courte. En nous basant sur cette réceptivité, nous avons classé les hôtes de la façon suivante dans notre travail précédent :

Hôtes favorables par infestation à l'état larvaire : *Rana esculenta* L. ; *Triturus helveticus* (Raz.). Expérimentalement : *Hyla arborea* (L.).

Hôte semi-favorable : *Rana dalmatina* Bonap.

Hôtes défavorables : *Pelodytes punctatus* (Daud.) ; *Alytes obstetricans* Laur.

Nous y reviendrons ci-dessous avec plus de détails.

INFESTATION DE L'AMPHIBIEN A L'ÉTAT ADULTE

Nous venons de voir que les cercaires arrivées fortuitement dans l'intestin de la larve d'Amphibien ne semblent pas pouvoir se développer. S'il s'agit d'un adulte, même jeune, il n'en est pas ainsi ; dans ce cas, la réalisation du cycle condensé que nous avons décrit s'observe avec

quelques modifications. L'hôte, pendant un séjour dans l'eau, venant à absorber des cercaires en liberté, sorties d'un Mollusque, celles-ci pénètrent dans sa cavité buccale, mais ne peuvent demeurer longtemps dans la région bucco-pharyngienne, l'appareil respiratoire aquatique étant supprimé. Elles sont rapidement avalées et entraînées jusqu'à l'estomac et à l'intestin. Elles perdent leur queue, que l'on peut même trouver dans les selles lorsqu'il s'agit d'une infestation expérimentale abondante, puis elles s'enkystent dans la paroi du tube digestif. Au bout de 6 à 7 jours, on observe les phases de développement du parasite : d'abord des kystes non éclos, récemment formés [1]. Le plus souvent, il n'existe aucune manifestation de l'hôte ; cependant quelquefois nous avons eu l'occasion de constater la présence d'une zone de réaction autour du kyste (fig. 1). Celui-ci mesure en moyenne 230 μ de diamètre et la réaction périphérique 160 μ d'épaisseur. Rappelons que les kystes dans les conditions habituelles ont de 175 à 260 μ de diamètre, la moyenne étant de 200 μ. Les causes de la formation de cette zone réactionnelle en certaines circonstances nous sont inconnues. Nous ignorons également si la métacercaire parvient à s'en dégager pour vivre en liberté et se développer dans la lumière intestinale ; cela nous semble à priori assez peu probable.

Sur la face interne de l'intestin, fendu et étalé, on aperçoit des métacercaires récemment écloses et encore très transparentes ; d'autres, déjà plus avancées dans leur développement (fig. 3-6). Si l'on ne veut sacrifier l'Amphibien pour constater la réussite de l'infestation, il faut attendre l'apparition d'œufs dans les selles. On les observe généralement 18 à 22 jours après absorption des cercaires, mais ces chiffres ne représentent qu'une moyenne ; nous indiquerons plus loin la grande variabilité dans la vitesse du développement d'*O. ranae*.

Nous avons dit que les cercaires arrivant dans la cavité buccale sont rapidement entraînées vers l'estomac et l'intestin. Cependant, expéri-

[1] Nous croyons devoir rappeler ici les caractères des kystes jeunes récemment formés et de ceux qui sont âgés, car nous aurons plusieurs fois à y revenir au cours de ce travail. Chez les kystes récemment formés, la membrane d'enveloppe est mince, le contenu est clair et transparent, la métacercaire bien mobile, son appareil excréteur ne contient que peu de granulations. Chez les kystes âgés, caractères opposés : membrane épaisse, contenu assez opaque, de couleur jaunâtre, métacercaire peu mobile ou morte, système excréteur souvent bourré de granulations.

Fig. 1. Kyste de métacercaire dans la partie intestinale de *Hyla arborea*, entouré d'une réaction conjonctive très marquée.

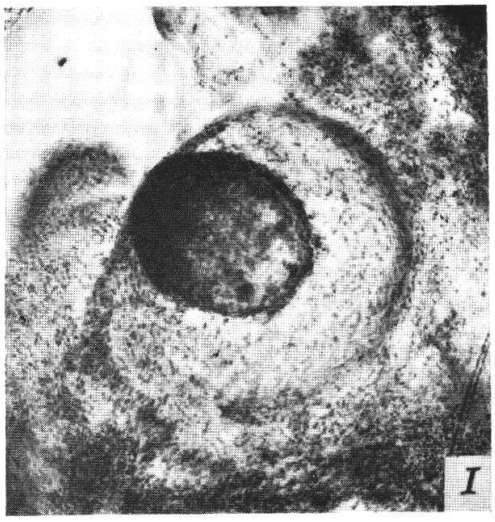
Fig. 2. Métacercaire sortie artificiellement de son kyste de la muqueuse intestinale de *Hyla arborea*.

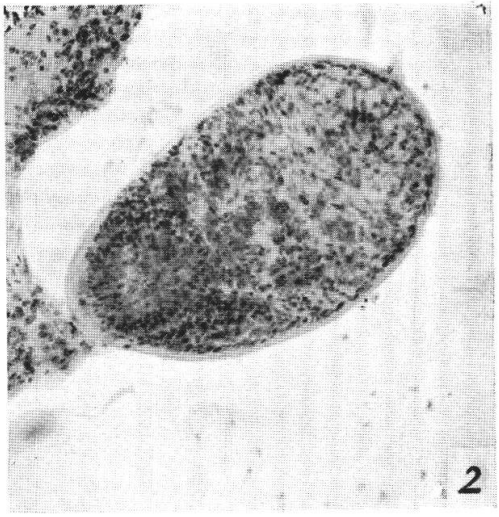
Fig. 3. Métacercaire en voie d'éclosion de son kyste dans la paroi intestinale de *Triturus helveticus*.

Fig. 4. Métacercaire rampant à la surface de la muqueuse intestinale de *Hyla arborea*.

Fig. 5. Kyste en train d'éclore dans la paroi intestinale de la Rainette.

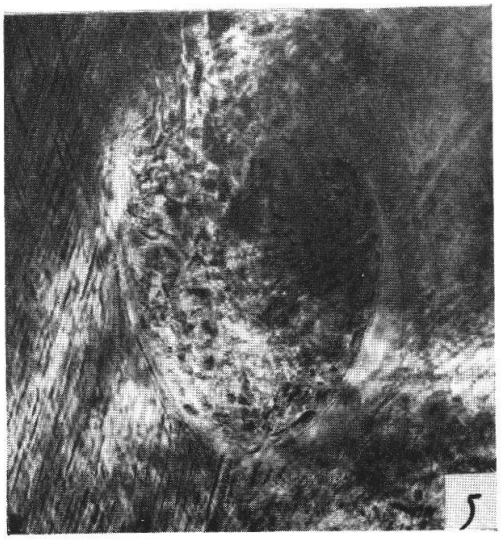
Fig. 6. Jeune *Opisthioglyphe ranae* libre dans l'intestin de la Rainette.

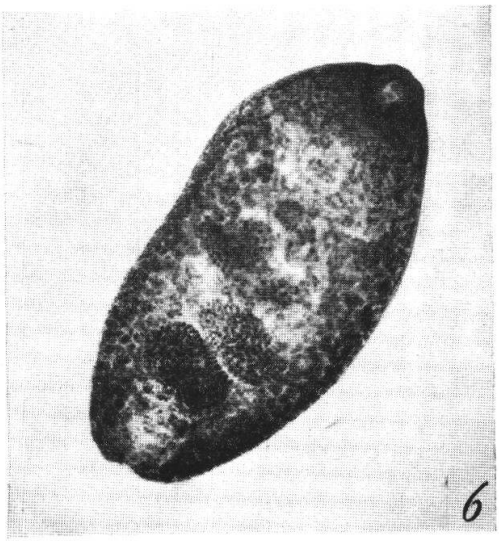

1


2

3

4


5


6

mentalement, en les déposant avec précaution dans la bouche au moyen d'une pipette, on peut obtenir l'enkystement *in situ*. Ce mécanisme semble peut-être pouvoir se produire aussi dans la nature ; en autopsiant des Amphibiens après leur capture, on trouve parfois des kystes en divers points de l'organisme, notamment dans l'encéphale ; mais nous ignorons à quel moment de l'existence de l'hôte s'est fait l'enkystement, et l'on peut nous objecter qu'il date du stade larvaire de l'Amphibien.

Le cycle condensé à deux hôtes d'*O. ranae*, sans intervention de cannibalisme, est donc capable de se réaliser aussi bien par infestation de la larve que de l'adulte au moyen de cercaires, lorsque les circonstances s'y prêtent. Toutefois, comme dans tous les cycles évolutifs, il y a souvent disproportion entre le nombre de kystes formés et d'adultes produits. On trouve aux autopsies des kystes morts et dégénérés ; parfois on les découvre sous l'épithélium intestinal, très rapprochés de la lumière intestinale qu'ils semblaient pouvoir atteindre facilement. Ils n'y sont pourtant pas parvenus. Fréquemment, le nombre de réussites est faible comparé à celui des échecs [1].

ÉVOLUTION DU CYCLE SUIVANT LES HOTES ET LES CONDITIONS ÉPIDÉMIOLOGIQUES

Nous venons de décrire, dans leurs grandes lignes, le cycle complet à trois hôtes et condensé à deux hôtes d'*Opisthioglyphe ranae*. Mais, lorsqu'on a la possibilité de les suivre pendant longtemps et toujours dans les mêmes gîtes, on constate des différences dans leur comportement, suivant des conditions épidémiologiques variables d'une année à l'autre. Ce sont ces conditions et probablement aussi d'autres que nous connaissons mal, qui contribuent à influencer la marche des épizooties.

Nous allons examiner les facteurs que nous connaissons, susceptibles d'agir sur chaque groupe d'hôtes : intermédiaires et définitifs.

Comportement des Mollusques, premiers hotes intermédiaires

Les Mollusques aquatiques nous intéressent, considérés de deux points de vue différents : premiers hôtes intermédiaires dont la glande digestive héberge les sporocystes et les cercaires qui s'y développent ; seconds hôtes intermédiaires où s'enkystent les cercaires après leur sortie.

[1] Nous avons établi autrefois (1927) que l'espèce voisine *Opisthioglyphe rastellus* (Olsson), également parasite intestinal d'Amphibiens, évolue de la même façon qu'*O. ranae* et nous avons réalisé le cycle à trois hôtes : Mollusque, têtard, intestin d'Amphibien. Mais nous avons déjà noté à cette époque que les culs-de-sac branchiaux des têtards renfermaient de nombreuses cercaires enkystées. Nous pensons aujourd'hui que cette localisation serait susceptible d'être en rapport avec un cycle condensé analogue à celui que nous décrivons ici. Peut-être d'autres Trématodes voisins pourraient-ils se comporter de même. Ces hypothèses seraient faciles à vérifier par des expérimentateurs disposant du matériel nécessaire. Voir la mise au point de ce groupe dans R. Ph. Dollfus (1957).

Dans notre région, le plus important des Mollusques hôtes intermédiaires est *Limnaea ovata* Drap. qui dissémine le parasite et surtout le conserve pendant la saison froide. Il est rare que tous les Mollusques d'un gîte soient détruits, même au cours d'un hiver très rigoureux. Il en survit toujours un certain nombre, cachés dans la vase. Ils ont conservé les formes larvaires des parasites qu'ils hébergeaient, parfaitement vivantes ; il est facile de faire évoluer les cercaires, même après des froids particulièrement marqués.

Vers la fin de l'hiver, les Limnées sortent de la vase, les Amphibiens apparaissent ; c'est l'époque de leur séjour aquatique, motivé par la reproduction. Ils ont alors l'occasion de s'infester avec les cercaires libres ou enkystées qui ont passé l'hiver et même de répandre, avec leurs selles, les œufs des Trématodes qu'ils peuvent héberger. L'indice parasitaire des Mollusques varie d'une année à l'autre. Nous pensons que l'un des principaux facteurs de ces modifications est le degré de pluviosité. Lorsque les Amphibiens, chassés de leur gîtes par la sécheresse, viennent s'accumuler dans les rares endroits où il y a encore de l'eau, il s'ensuit une arrivée de nouveaux parasites qu'ils apportent, ce qui élève l'indice. Au contraire, si l'année est pluvieuse, les gîtes aquatiques restent nombreux, peuvent même augmenter, d'où dissémination et pertes de parasites. D'une façon générale, l'indice parasitaire des Mollusques s'accroît au cours de la saison chaude ; c'est donc à l'automne qu'il atteint le plus souvent son maximum et il y a intérêt à le calculer à ce moment ; de cette façon on obtient des résultats comparables. Voici les pourcentages obtenus pendant 10 années, par examen annuel des glandes digestives de 500 *L. ovata* adultes, récoltées dans la même mare alimentée en toute saison. On remarquera les énormes écarts observés :

Année	Pourcentage de *L. ovata* parasitées	Année	Pourcentage de *L. ovata* parasitées
1948	78,03 %	1953	2 %
1949	86,02	1954	29,41
1950	100	1955	13
1951	100	1956	4,7
1952	30,03	1957	2,29

Variations de la susceptibilité au parasitisme suivant la température et l'âge de *Limnaea ovata*

Nous venons de dire que les *L. ovata*, à leur réveil printanier, hébergent encore les sporocystes et cercaires contractés l'année précédente. Dans notre dernier travail (1953) nous avons précisé expérimentalement ces faits et nous rappelons seulement ici les conclusions de nos observations. Des examens systématiquement répétés ont montré la conservation, pendant l'hiver, des larves (sporocystes et cercaires) de *L. ovata*. Mais le développement est ralenti ou même interrompu pendant les périodes de froid ; il reprend dès que les conditions météorologiques

deviennent plus favorables. Il est possible d'éviter ou au moins d'atténuer ce ralentissement ou cette interruption en conservant les *L. ovata* dans un aquarium chauffé ou simplement placé dans une chambre chaude et en les nourrissant convenablement.

L'âge du Mollusque a aussi une grande importance. D'une façon générale, on sait que les Mollusques adultes contractent plus facilement le parasitisme que les jeunes. Nous avons constaté ce fait également chez *L. ovata* [1] et pour l'établissement de nos statistiques, nous tenons compte seulement des exemplaires mesurant au moins 15 mm de longueur. Rappelons que les auteurs classiques donnent 15-35 mm comme longueur de la coquille de *L. ovata*.

Nous avons tenté de préciser ces phénomènes. Dans un petit bassin cimenté, de forme carrée, mesurant 1 m de côté, sans communication avec l'eau des ruisseaux, les froids exceptionnels de l'hiver 1955-1956 ont détruit les grandes formes de *L. ovata*, précédemment faciles à récolter ; la couche de vase de ce bassin est peu développée par suite du fond cimenté, d'où moindre résistance des Mollusques qui ne peuvent s'enfoncer profondément. Il ne restait plus au printemps 1956 que de petites *L. ovata*, probablement plus résistantes. Au cours de cette année 1956, des *Rana esculenta* ont fréquenté le bassin, tandis que les jeunes Limnées continuaient à grandir. A l'automne, les plus développées atteignaient 10 mm de long. Nous supposons que les selles émises par les *R. esculenta* ont pu contenir des œufs de *O. ranae* et que les miracidia éclos ont pénétré chez les jeunes Limnées, faute d'en trouver d'autres plus grandes, plus aptes à favoriser leur évolution. Au mois de septembre 1956, l'indice parasitaire de la glande digestive de ces Limnées était de 13,2 %, avec sporocystes et cercaires normalement constitués. Au début, nous avons pu assister à l'enkystement de ces cercaires chez les hôtes habituels, donnant des formes adultes chez les hôtes définitifs. Bientôt il a été impossible d'observer expérimentalement la pénétration des cercaires. Dans le bassin lui-même nous n'avons vu qu'une seule métacercaire enkystée sur 393 jeunes Limnées examinées, alors que les années précédentes nous trouvions des Limnées adultes hébergeant les métacercaires dans la musculature de leur pied ; leur nombre variait naturellement en proportion de l'indice parasitaire des glandes digestives. Enfin, avec l'apparition de la saison froide, les formes larvaires ont dégénéré dans la glande digestive des jeunes Limnées, tandis qu'elles résistent habituellement chez les Limnées adultes et sont encore vivantes au printemps suivant, comme nous l'avons indiqué plus haut. Au 12 novembre 1956, l'indice parasitaire était tombé à 4,7 % (contre 13,2 % mentionné en septembre). De plus, les sporocystes et cercaires, bien que visibles encore, étaient morts dans la glande digestive des Mollusques et se décomposaient.

Nous avons alors essayé d'obtenir des cercaires de vitalité normale et de les faire pénétrer expérimentalement chez les hôtes habituels

[1] Nous l'avions déjà signalé (1948) dans un groupe bien différent : chez *Sphaerium corneum* (L.). hébergeant des larves de *Gorgoderina*.

(larves de Tritons, pied musculeux de divers Mollusques). Les Limnées supposées parasitées étaient abondamment nourries, élevées en aquarium chauffé (env. 20°). Nous n'avons obtenu aucun succès : les Limnées n'hébergeaient pas de forme larvaire vivante. Cette constatation est absolument opposée à ce que nous avons dit sur la conservation des sporocystes et cercaires pendant l'hiver chez les Limnées adultes.

Nous croyons pouvoir conclure qu'en l'état actuel de nos connaissances, les larves (sporocystes et cercaires) de *O. ranae* ne sont capables d'effectuer leur développement que si elles se trouvent chez un Mollusque suffisamment âgé. Il est possible que la glande digestive de ce dernier soit seulement apte dès ce moment à assurer la vitalité de son parasite.

Autres Limnées

Outre *L. ovata*, nous rencontrons dans notre gîte *L. palustris* Müll. Elle est moins souvent parasitée, et l'on y rencontre des formes larvaires que lorsque l'indice d'infestation de la première est élevé, c'est-à-dire que le nombre de miracidia infestants est considérable. Nous avons trouvé 35,6 % de formes larvaires, alors que chez *L. ovata* nous observions 100 %.

Leptolimnaea glabra (Müll.) est aussi un hôte intermédiaire ; nous l'avons récoltée dans un gîte éloigné de ceux où nous faisons nos observations. Nous avons pu faire évoluer ses cercaires et obtenir des *O. ranae* adultes. Toutefois le nombre de Mollusques examinés est insuffisant pour nous permettre d'établir une statistique.

Comportement des hotes hébergeant les métacercaires enkystées

Nous savons que les cercaires, en sortant du Mollusque où elles se sont formées, pénètrent et s'enkystent, soit dans des seconds hôtes intermédiaires qui doivent être dévorés par des hôtes définitifs pour que s'accomplisse le cycle complet à trois hôtes ; soit dans les tissus de l'hôte définitif lui-même. Elles devront alors se libérer et arriver dans la lumière intestinale où la métacercaire deviendra adulte, dans le cycle condensé à deux hôtes.

Pour que le cycle complet à trois hôtes réussisse, il ne suffit pas que la cercaire pénètre chez le second hôte intermédiaire ; il faut encore que celui-ci soit apte à conserver en bonne vitalité les kystes qu'il héberge, jusqu'au moment, qui peut tarder plus ou moins longtemps, où des circonstances favorables les amèneront dans l'intestin de l'hôte définitif. Il faut aussi qu'il soit, dans la nature, une proie habituelle de ce dernier. D'après nos observations, ce second hôte est représenté, pour *O. ranae*, par des larves d'Amphibiens, divers Mollusques aquatiques ou semi-aquatiques, comme *Succinea putris* L., à condition que leur épithélium soit suffisamment mou, notamment celui du pied musculeux, pour se laisser pénétrer par des cercaires. Parfois celles-ci s'enkystent aussi chez

des Poissons ; nous en avons trouvé dans la musculature de l'Epinoche, *Gasterosteus aculeatus* (L.). Plusieurs autres hôtes ont été signalés par d'anciens auteurs, cités dans la thèse de SINITZIN. Leurs observations manquent peut-être de précision ; cependant l'ubiquité parasitaire des cercaires nous autorise à croire qu'elles peuvent être découvertes chez des animaux aquatiques variés. Ceci s'observe particulièrement dans les années où le nombre de cercaires libérées des Mollusques est élevé. Toutefois nous répétons que seuls les hôtes chez lesquels les métacercaires enkystées peuvent vivre longtemps et qui sont la proie des hôtes définitifs sont susceptibles de jouer un rôle actif dans le cycle vital du parasite.

Voici quelques remarques sur des seconds hôtes intermédiaires que nous avons rencontrés dans nos gîtes.

Limnaea ovata Drap., que nous connaissons déjà comme premier hôte intermédiaire hébergeant les sporocystes et les cercaires, conserve également les métacercaires enkystées qu'on trouve principalement dans la musculature du pied. Celles-ci se voient aussi bien chez les jeunes Limnées que chez les adultes âgés ; l'âge ne joue donc ici aucun rôle, contrairement à ce que nous avons mentionné pour les formes larvaires se trouvant dans la glande digestive. Le nombre de kystes est en proportion avec celui des cercaires nageant librement dans le gîte, c'est-à-dire, en définitive, avec l'indice parasitaire des glandes digestives. Lorsque celui-ci atteignait 100 %, nous trouvions 47 % comme pourcentage de kystes. Le nombre de kystes hébergés est également sous la dépendance de ce facteur. On peut l'augmenter en plaçant le Mollusque porteur de cercaires dans un très petit récipient ne contenant aucun autre animal susceptible d'être pénétré par elles, qui envahissent alors le tissu à leur portée. Nous avons dit que les kystes passent parfaitement l'hiver dans le pied musculeux de la Limnée et sont aptes à continuer leur évolution au printemps suivant. Il nous est arrivé de conserver des *L. ovata* infestées par des métacercaires enkystées au cours de l'automne. Elles ont été transportées à Marseille et exposées à la température extérieure dans une cour. Ramenées ensuite dans le centre de la France, elles ont été sacrifiées en avril et en mai, soit 6 mois après l'infestation. Leurs kystes, ingérés par des Grenouilles rainettes, *Hyla arborea*, ont produit des adultes normaux avec œufs. D'ailleurs chaque année, vers la fin de l'hiver, nous récoltons des *L. ovata* dans la vase de nos gîtes, où les Amphibiens et Mollusques en liberté sont encore absents ou rares. Nous les élevons en aquarium et nous les sacrifions plus tard, lorsqu'il nous est possible de nous procurer des *H. arborea*. Il est à peu près certain que les kystes qu'ils hébergent proviennent de l'année précédente ; cependant nous obtenons des Trématodes adultes chez l'hôte définitif. Nous pouvons donc conclure que *L. ovata* conserve les kystes à métacercaires pendant toute la durée de l'hiver.

Dans toutes ces expériences, on réalise l'infestation de l'Amphibien en sectionnant le pied du Mollusque et en le lui faisant absorber, avec les kystes qu'il contient. Mais dans la nature, au moins dans nos gîtes,

les Amphibiens ne se nourrissent guère de Mollusques, SINITZIN l'avait déjà remarqué ; leurs chances d'infestation par ce procédé sont donc diminuées.

En conclusion, *L. ovata* est un hôte favorable en ce qui concerne la conservation des kystes, mais assez défavorable quant au mode de transmission à l'hôte définitif.

Limnaea palustris Müll. possède un pied musculeux plus dur et, par conséquent, plus difficile à pénétrer par les cercaires ; aussi y trouve-t-on rarement des métacercaires enkystées. Parfois nous avons constaté leur présence au sein des téguments ; il n'y avait aucune forme larvaire dans la glande digestive. Nous pensons donc que ce sont des cercaires libres dans l'eau extérieure qui ont pénétré chez la *L. palustris* à la faveur d'interstices ou des particules molles pour s'insinuer dans l'intimité des tissus.

Alytes obstetricans Laur. est un type d'hôte défavorable, ainsi que nous l'avions montré dans notre travail précédent. Nous faisons pénétrer des cercaires dans ses téguments, puis, au bout d'un temps variable, nous administrons oralement les kystes formés à des Grenouilles rainettes, *Hyla arborea* L.

Voici les résultats de nos expériences :

1° Trois et cinq heures après la pénétration des cercaires, au moment où les kystes se forment, l'infestation n'est pas encore possible et leur ingestion par l'Amphibien ne donne aucun résultat.

2° Au bout de 2, 4, 6, 8 et 11 jours, les kystes sont mûrs et donnent des *O. ranae* adultes dans l'intestin de *H. arborea.*

3° Au bout de 13, 33 et 35 jours, résultats de l'infestation généralement négatifs. Pas ou peu d'adultes correspondant aux kystes ingérés.

4° Au bout de 43 jours, résultats négatifs plus nets. Des kystes sont demeurés dans des fragments de tissus ingérés. Ils sont opaques et dégénérés.

Remarquons que, dans notre précédent travail, nous avions noté la présence de jeunes formes, avec organes en formation, chez un jeune *Alytes obstetricans* à métamorphose non encore terminée, infesté à l'état de têtard depuis 22 jours. Il s'agit probablement de cercaires ayant pénétré dans l'intestin après avoir été absorbées ; nous en avons parlé ci-dessus à propos de l'infestation des têtards.

De cette étude sur les seconds hôtes intermédiaires, nous concluons que tous les animaux aquatiques chez lesquels s'enkystent les cercaires de *O. ranae*, ne sont pas, pour cette seule raison, capables de servir d'hôtes intermédiaires en conservant les métacercaires en bon état de vitalité jusqu'à absorption par un hôte définitif. Ils peuvent se comporter de diverses manières, et l'expérimentation permet seule de connaître l'importance de leur rôle respectif pour l'entretien du parasite et la continuation du cycle.

Cette évolution de type complet, dont nous avons étudié les hôtes intermédiaires, nous semble avoir moins de chances de réussite que l'évo-

lution condensée à deux hôtes. Celle-ci n'exige pas la recherche d'un second hôte intermédiaire favorable et pouvant servir de proie à l'hôte définitif d'où complication moindre. En fait, elle existe dans la nature ; on en a la preuve par la présence de jeunes *O. ranae* chez des Amphibiens dont la métamorphose est à peine terminée et qui sont incapables de dévorer les proies chez lesquelles s'enkystent les cercaires. On reproduit expérimentalement ce cycle avec facilité, à condition de ne pas forcer les doses administrées, ce qui favorise les habitats erratiques. Mieux vaut se conformer au processus naturel, en ne faisant ingérer qu'un nombre modéré de cercaires.

Comportement des hotes définitifs hébergeant les parasites adultes

Dans notre premier travail, nous avons cité des larves d'Amphibiens sensibles et insensibles à l'infestation par les cercaires d'*O. ranae*. Ces différences s'observent également chez les Amphibiens adultes. Il nous a semblé que l'éthologie de l'hôte joue un rôle dans cette susceptibilité au parasitisme. D'une façon générale, les Amphibiens faisant de fréquents séjours dans l'eau paraissent représenter des hôtes plus favorables que ceux de mœurs terrestres fréquentant les milieux aquatiques surtout pendant leur période de reproduction printanière. Cette remarque est encore en faveur du cycle condensé qui a plus de chances de se produire par absorption de cercaires chez un animal de mœurs aquatiques.

Hôtes défavorables

Nous considérons comme hôtes défavorables les Crapauds communément rencontrés sur notre territoire : *Bufo calamita* Laur., Crapaud calamite ; *Pelodytes punctatua* (Daud.), Pélodyte ponctué ; *Alytes obstetricans* Laur., Crapaud accoucheur ; *Bombina salsa* (Schr.), Sonneur à pieds épais. Quelques-uns ont été signalés comme hôtes occasionnels d'*O. ranae* par divers auteurs ; nous pensons qu'ils avaient dû contracter leur parasitisme au cours d'un séjour aquatique et qu'il s'agissait d'une infestation temporaire. Nous les avons toujours trouvés indemnes, même lorsque l'indice des hôtes favorables était élevé et que le parasitisme était répandu. Aussi n'avons-nous expérimenté sur eux qu'au début de nos recherches ; ils ont ensuite été abandonnés.

Hôtes douteux plutôt défavorables

Rana dalmatina Bonap., Grenouille agile. — Elle semble représenter un hôte douteux, probablement en raison de ses mœurs plutôt terrestres. Dans la nature, sur 30 *R. dalmatina* examinées, nous en avons trouvé une seule qui hébergeait un exemplaire d'*O. ranae* parfaitement développé et émettant de nombreux œufs (24 août 1954). Nous avons essayé sans succès d'infester 3 adultes, maintenus en vie terrestre, par ingestion de cercaires. Dans notre précédent travail, nous avons

mentionné un essai d'infestation, par contact avec des cercaires, de 7 têtards de *R. dalmatina* : 4 ont présenté après métamorphose de jeunes Trématodes en début de développement. Il existait de nombreux kystes non éclos chez les 5 autres.

Hôtes favorables

Triturus helveticus (Raz.), Triton palmé. — Sur notre territoire c'est l'espèce la plus commune de ce groupe d'Amphibiens. Au printemps on le trouve dans les mares où se fait sa reproduction. Il gagne le milieu terrestre pendant l'été, à des époques variables suivant les années. Il s'infecte de *O. ranae* pendant son séjour aquatique, ou se réinfeste s'il avait déjà contracté le parasite au cours des années précédentes, évacué ensuite pendant sa vie terrestre. Les œufs, pondus dès le printemps et ultérieurement, éclosent au cours de la saison chaude, et les larves peuvent alors s'infester à ce moment si le nombre de cercaires en liberté est suffisant. Lorsque la métamorphose des larves de Tritons a lieu avant l'hiver, on observe la migration et l'éclosion des kystes à métacercaires dans l'intestin. Si cette métamorphose n'a pas lieu avant l'hiver et que celui-ci ne soit pas rigoureux, les larves le passent dans la collection d'eau où elles sont nées et achèvent leur développement l'année suivante. Si l'hiver est rude et prolongé, elles périssent en grand nombre ; la conservation de l'espèce est alors assurée par l'arrivée au printemps suivant de nouveaux Tritons adultes qui se reproduisent dans la mare.

Nous avons étudié le comportement de *O. ranae* suivant les modifications d'habitat de son hôte, dans la nature et expérimentalement.

Dans la nature, les larves et adultes contractent le parasite en milieu aquatique. Au printemps 1955, dans notre gîte habituel, sur 56 Tritons capturés en période de reproduction, nous en trouvons 11 hébergeant des *O. ranae* dans leur intestin, soit approximativement 20 %. Quelques mois plus tard, les Tritons ayant acquis à peu près complètement l'habitat terrestre, 28 capturés aux environs de la mare dans laquelle ont été faites les recherches de printemps, sont entièrement indemnes de Trématodes intestinaux. Vu le voisinage de la mare, il est probable qu'ils avaient dû y contracter le parasitisme au cours de leur séjour printanier, dans les proportions indiquées ci-dessus ; il y a donc eu évacuation des Trématodes au moment où ils ont adopté l'habitat terrestre. Un grand nombre de Tritons à habitat terrestre ont été aussi examinés au cours de nos 10 années d'expérimentation ; ils furent récoltés en divers endroits du voisinage : sous les pierres, sous les feuilles mortes, dans les caves, etc. Nous les avons toujours trouvés indemnes d'*O. ranae*. Nous ne les mentionnons pas ici, car nous ignorons l'endroit où ils ont passé leur période aquatique de reproduction ; en tout cas ces constatations négatives concordent avec les données précédentes.

Nous nous sommes efforcés de préciser ces faits expérimentalement. Dans notre précédent travail, nous avions observé que 16 Tritons infestés à l'état larvaire montrent de jeunes Trématodes intestinaux 11 jours après avoir accompli leur métamorphose et adopté la vie

terrestre. Au bout de 54 jours, 12 Tritons, toujours en vie terrestre (terrarium) n'en hébergeaient plus. Deux jeunes Tritons, 85 jours après adoption de l'habitat terrestre, n'en hébergeaient pas non plus. Dans une autre expérience, 14 larves de Tritons ayant été en contact avec des cercaires (11 et 12 août 1955) sont placées en terrarium dès leur métamorphose terminée. Examinées au bout de 82 et 142 jours, elles n'hébergent aucune forme intestinale.

Dans toutes ces expériences, nos Tritons, quoique ne montrant pas de formes intestinales, présentaient des formes enkystées de métacercaires ; nous pouvons donc supposer qu'elles avaient passé dans le tube digestif, mais sans s'y développer.

L'infestation de Tritons adultes donne les mêmes résultats. Nous l'avons essayée dans un cas, en utilisant le cycle complet à trois hôtes. Du 10 juillet au 9 août 1954, nous faisons absorber à 6 Tritons adultes des kystes porteurs de métacercaires provenant du pied musculeux de *Limnaea ovata*. D'abord laissés en aquarium pendant quelques jours, ils sont ensuite transportés en terrarium. Après 24 jours d'habitat terrestre, 3 Tritons autopsiés montrent des *O. ranae* développés. Au bout de 63 jours d'habitat terrestre, les selles des 3 Tritons encore en vie ne contiennent plus d'œufs d'*O. ranae*. Cette absence est confirmée par les autopsies faites au bout de 70, 71 et 92 jours d'habitat terrestre. Les intestins sont indemnes de parasites.

Absence d'influence printanière réactivant les métacercaires

Les Tritons récoltés au printemps hébergent souvent des kystes à métacercaires : les premiers sous-cutanés, les seconds à habitat encéphalique, digestif, etc. Ces parasites ont été contractés l'année précédente, ainsi qu'on peut s'en assurer en gardant les Tritons en captivité à l'abri de nouvelle contamination pendant l'hiver. Souvent ces kystes sont dégénérés et manifestement hors d'état d'évoluer. Cependant on peut en trouver quelques-uns qui ont encore l'apparence de la vitalité. Nous avons cherché à savoir si les métacercaires, sous l'influence printanière, étaient susceptibles de revenir à leur activité et de poursuivre leur évolution.

Les 22 et 23 septembre 1954, nous infestons 10 Tritons adultes : 9 *Triturus helveticus* (Raz.) et un *T. cristatus* (Laur.), par ingestion de kystes à cercaires provenant du pied musculeux de *L. ovata*. En outre, 2 jeunes *T. helveticus* récemment métamorphosés absorbent des cercaires. Soit au total, 12 Tritons infestés. Ils sont placés dans un terrarium et nourris avec des Vers (Vers de terre et Enchytrées). Les 7 et 8 décembre, nous constatons la mort du *T. cristatus* et d'un grand *T. helveticus*. Les autres survivent pendant tout l'hiver et, au printemps, sont placés en milieu aquatique jusqu'au 9 mai 1955, où on les autopsie. A cette date, dans la nature, d'autres *T. helveticus* sont récoltés dans les mares ; ils hébergent des *O. ranae* bien développés et vraisemblablement contractés depuis que leur hôte est retourné en milieu aquatique.

Aucun de nos 12 Tritons en expérience n'a montré de *O. ranae* sexué dans son intestin ; il a cependant été observé chez tous des kystes à métacercaires : intestinaux, stomacaux, céphaliques, etc. Un grand nombre étaient dégénérés ; chez quelques autres, les métacercaires semblaient encore vivantes. Leur origine serait à discuter : infestations antérieures à la récolte, réencapsulement consécutif à une première infestation disparue (nous étudions plus loin ce phénomène). En l'absence de ces renseignements nous croyons inutile de formuler des hypothèses. Retenons seulement, comme faits précis, que les métacercaires enkystées ayant passé l'hiver chez les Tritons paraissent souvent dégénérées. Si cependant quelques-unes semblent conserver leur vitalité, elles sont incapables de continuer leur évolution au printemps suivant, lors du retour de l'Amphibien en milieu aquatique.

En résumé, d'observations faites dans la nature et d'expériences portant sur des larves et des adultes, nous croyons pouvoir conclure que *Triturus helveticus* (Raz.) doit être considéré comme hôte favorable pour *O. ranae* dans notre région pendant la première partie de l'année. Il cesse de jouer ce rôle lorsqu'il adopte l'habitat terrestre et perd ses Trématodes. Il est donc incapable d'entretenir le parasitisme d'une année à l'autre et se réinfeste chaque printemps pendant son séjour aquatique.

Rana esculenta L., Grenouille verte. — Cette Grenouille, sans doute en raison de ses mœurs aquatiques, nous paraît constituer un hôte favorable pour *O. ranae*. Elle l'héberge en toute saison, et il passe l'hiver dans son organisme. Ce fait est d'ailleurs fréquemment observé pour les Helminthes se trouvant chez des hôtes favorables ; ils peuvent y vivre plusieurs années. SINITZIN a réalisé le premier le cycle à trois hôtes chez cet Amphibien (1905). Celui à deux hôtes, condensé, peut aussi s'obtenir expérimentalement. On l'observe également dans la nature : on trouve des kystes aux localisations habituelles (céphaliques, intestinaux, etc.) chez des Grenouilles autopsiées aussitôt après leur capture. On peut d'ailleurs constater, chez la même Grenouille, la coexistence de kystes et de *O. ranae* adultes.

Nous avons peu expérimenté chez *R. esculenta*, vu la difficulté de nous procurer des animaux neufs, en raison du parasitisme si répandu. En outre, il est malaisé de leur donner en captivité la nourriture normale qu'elles trouvent dans la nature ; elles acceptent mal les aliments et il est souvent nécessaire de les gaver. On s'expose alors à provoquer des carences alimentaires qui influent sur le développement des parasites. Pour réaliser leur élevage dans de bonnes conditions, il serait nécessaire de posséder des installations qui nous font défaut.

Hyla arborea (L.), Grenouille rainette. — Cette Grenouille n'existe pas sur notre territoire, bien que signalée dans la contrée. Depuis longtemps nous l'observons dans la région de Marseille, où elle est très commune ; c'est là que nous nous la procurons. Elle est toujours indemne de Trématodes intestinaux dans les gîtes où nous la récoltons et constitue ainsi un animal expérimental neuf ; d'ailleurs des examens de selles

sont pratiqués avant toute expérience. En outre, son élevage est facile. Ses mœurs arboricoles favorisent sans doute la rareté de ses parasites ; on ne trouve que des kystes de Nématodes dans sa paroi intestinale et des Polystomes dans sa vessie. Elle est aisée à nourrir avec des Vers de terre et des Mouches. On s'assure par des examens de selles que ces aliments sont bien digérés : présence de débris chitineux des insectes et de soies des oligochètes, et l'on vérifie l'absence d'œufs de Trématodes. On lui confère aisément l'*O. ranae*, soit par cycle complet à trois hôtes, soit par cycle condensé à deux hôtes. Nous la considérons comme précieuse pour l'expérimentation [1].

Développement de *O. ranae* chez les hôtes des formes adultes

Le développement de *O. ranae* dans l'intestin de ses hôtes, depuis le moment où la métacercaire se libère de son kyste jusqu'à celui où l'adulte émet des œufs, a donné lieu à des remarques parfois contradictoires que nous allons tenter de concilier en utilisant les données précédentes.

Nos observations sur *R. esculenta* et nos expériences sur *H. arborea* chevauchant les unes sur les autres, nous les exposons ensemble en spécifiant chaque fois l'animal en cause.

Les anciens auteurs pensaient que le développement de *O. ranae* est très lent. Looss et Sinitzin citent des cas où, après plusieurs mois, on ne trouve que des Trématodes jeunes dans l'intestin des Grenouilles ; Brumpt arrive à des conclusions analogues. Cependant Komiya (1938) note 15 jours pour obtenir *O. ranae* adulte.

Nous avons eu l'occasion d'étudier l'importance de l'état biologique de l'hôte dans le développement de ses Helminthes (1954) et nous pensons que les divergences observées tiennent peut-être à ce que l'on ne prend pas suffisamment en considération les facteurs qui influent sur cette évolution. Les Grenouilles utilisées par les auteurs cités semblent avoir reçu une alimentation incomplète ou insuffisante et même être restées à jeun, placées dans des conditions de captivité différentes de celles dont elles bénéficiaient dans la nature. Nous croyons également que des infestations expérimentales massives, qui ont évidemment l'avantage de faciliter la recherche des parasites, risquent de nuire à leur croissance, en s'éloignant des conditions naturelles.

Pour les raisons indiquées ci-dessus, vu la difficulté d'opérer correctement avec *Rana esculenta*, nous avons préféré utiliser *Hyla arborea*. Dans les meilleures conditions que nous ayons pu réaliser : animaux bien nourris, confortablement installés, pendant la saison favorable (printemps et été) lorsque l'activité du métabolisme atteint son maximum chez l'hôte, le délai le plus court entre l'absorption des cercaires libres ou enkystées et l'apparition des œufs dans les selles provenant des Trématodes développés a été de 16, 17, 19, 20, 22, 23, 25 et 27 jours, ce

[1] Nous ne parlons pas de *Rana temporaria* L., Grenouille rousse, à peu près inconnue dans notre région, surtout en plaine.

qui correspond à peu près aux données de KOMIYA. Il est bien entendu que nos chiffres représentent des minima qui pourront encore être réduits dans des expériences ultérieures, grâce à des facteurs plus favorables. Mais on peut observer aussi le contraire : développement traînant en longueur, sans émission d'œufs dans les selles, ou même évolution des organes génitaux stationnaires. De plus, tous les parasites ne se développent pas au même rythme, même après absorption de cercaires ou métacercaires provenant d'une seule origine. L'autopsie de l'Amphibien les montre à différents stades de développement. Ces diverses éventualités existent dans la nature ; on observe de jeunes *O. ranae* chez des *R. esculenta*, à des époques où le cannibalisme par animaux porteurs de métacercaires enkystées est peu vraisemblable. Ce fait peut être dû à une infestation récente par ingestion de cercaires pendant un séjour aquatique ; ou infestation ancienne par des cercaires qui se sont enkystées et se sont libérées récemment ; ou encore infestation ancienne, mais dont les adultes n'ont pu se développer par suite des mauvaises conditions biologiques de l'hôte, de la saison défavorable, etc. Voici quelques exemples de développements inégaux :

20 septembre 1957. Trois *H. arborea* absorbent des kystes à métacercaires provenant de têtards d'*Alytes obstetricans* infestés depuis 11 jours par des cercaires de *Limnaea ovata*.

Les œufs apparaissent dans les selles au bout de 16, 17 et 27 jours. Dans ce dernier cas, ils étaient très nombreux ; peut-être existaient-ils auparavant dans les selles, mais nous ont échappé.

La première *H. arborea*, autopsiée au bout de 24 jours après infestation, hébergeait :

36 *O. ranae* mesurant 1200 à 1800 μ de longueur ; moyenne 1586 μ.
5 *O. ranae* mesurant 500 à 900 μ de longueur ; moyenne 705 μ.

La deuxième *H. arborea*, autopsiée au bout de 31 jours après infestation, hébergeait :

30 *O. ranae* mesurant 1100 à 1500 μ de longueur ; moyenne 1300 μ.
6 *O. ranae* mesurant 500 à 800 μ de longueur ; moyenne 600 μ.

La troisième *H. arborea*, autopsiée au bout de 32 jours après infestation, hébergeait :

7 *O. ranae* mesurant 900 à 1300 μ de longueur ; moyenne 1255 μ.
3 *O. ranae* mesurant 600 à 700 μ de longueur ; moyenne 656 μ.

La survie des parasites chez leur hôte est difficile à préciser, car on peut toujours objecter que cet hôte en liberté les aurait gardés plus longtemps. Voici quelques chiffres empruntés aux observations chez *H. arborea*. Nous avons trouvé des œufs dans les selles pendant 242, 286 et 312 jours. Ils n'ont plus été revus ensuite, et les autopsies postérieures ont montré les intestins indemnes. Nous supposons que la disparition des parasites a coïncidé avec celle des œufs dans les selles.

D'autre part, nous avons constaté des survies supérieures à 50, 163, 201 et 311 jours, les *H. arborea* ayant été sacrifiées à ces diverses époques ; ils auraient donc pu persister encore plus longtemps. Dans cette expérience, les infestations avaient eu lieu en juillet ; quelques parasites ont été évacués au cours de l'hiver, les autres ont survécu pendant l'année suivante. Ces recherches avaient pour objet d'étudier les phénomènes de protection dont nous allons parler ; elles ont donc servi à deux buts à la fois.

Ces résultats expérimentaux concordent avec les observations faites dans la nature chez *R. esculenta* qui héberge des parasites pendant toute l'année, comme nous l'avons dit plus haut. La conclusion épidémiologique est que *R. esculenta* représente un réservoir du parasite, capable de le conserver d'une année à l'autre pendant l'hiver.

Phénomènes de protection

Une première infestation par *O. ranae* peut-elle protéger contre les suivantes ? D'une façon générale, chez les parasites, la protection, lorsqu'elle s'exerce, ne s'observe que pendant leur présence dans l'organisme de l'hôte ; elle cesse quand ils sont expulsés. C'est la prémunition, telle qu'elle a été définie par Ed. SERGENT et ses collaborateurs à propos des *Plasmodium* agents du paludisme ; elle a été ensuite appliquée à de nombreux autres cas. En Helminthologie, elle ne se présente pas toujours d'une façon typique. Parfois un seul Ver suffit pour la réaliser ; d'autres fois il en faut une quantité plus ou moins considérable, surtout s'ils sont de petite taille par rapport au volume de l'organe qui les héberge.

Il y a naturellement deux expériences à réaliser pour vérifier l'existence de la prémunition : épreuve et contre-épreuve. Dans l'épreuve, la seconde infestation est pratiquée lorsque les parasites de la première ont été évacués ; elle doit donner un résultat positif. Dans la contre-épreuve, cette seconde infestation est pratiquée lorsque les parasites de la première sont encore vivants dans l'intestin ; elle devrait donc théoriquement donner un résultat négatif, mais en fait, le problème est plus complexe comme nous le verrons plus loin.

Voici quelques observations répondant à ces différentes éventualités. Il est utile que la première infestation au moins soit faite suivant la technique du cycle complet, avec des fragments de tissus contenant des kystes à métacercaires ; ils sont comptés préalablement au microscope et leur vitalité est vérifiée. On est ainsi renseigné sur le matériel absorbé.

Parasites de la première infestation, évacués lorsque la seconde est pratiquée

Nous donnons deux observations de ce cas ; elles nous paraissent suffisamment démonstratives pour justifier des conclusions.

A. 21 juillet 1955. — Infestation d'*H. arborea* avec 10 kystes à métacercaires provenant de la musculature du pied de *L. ovata* ; la glande digestive de ce Mollusque n'hébergeait aucune forme larvaire.

11 août 1955. — Apparition d'œufs dans les selles. Ils persistent pendant tout l'hiver, mais disparaissent des selles à partir du 20 mars 1956.

22 mai 1956. — Malgré de multiples examens les selles restent négatives. Seconde infestation à la pipette, non plus de kystes, mais de cercaires provenant de *L. ovata*.

28 mai 1956. — Autopsie de la Grenouille rainette. On ne trouve plus trace de la première infestation (21 juillet 1955) dont les parasites avaient émis des œufs du 10 août 1955 au 20 mars 1956.

La seconde infestation, datant de 6 jours, est représentée par des kystes intestinaux ayant les caractères de jeunesse qui permettent de reconnaître leur origine récente : minceur de l'enveloppe kystique, grande mobilité des métacercaires, vésicule excrétrice à contenu pauvre. On en compte 10 dans la musculature de la langue, 6 dans l'estomac et la première partie de l'intestin, donc 16 au total. De plus, il existe dans la lumière intestinale des métacercaires libérées, rampant sur la muqueuse ; d'autres, sorties de leurs kystes depuis plus longtemps, s'agitent dans le mucus. Nous observons donc ici le début de développement des adultes par cycle condensé, qui n'est aucunement gêné par la précédente infestation.

B. 21 juillet 1955. — Infestation d'une *H. arborea* avec 10 kystes prélevés dans la musculature du pied de *L. ovata*. La glande digestive de ce Mollusque était indemne de formes larvaires.

15 août 1955. — Apparition d'œufs dans les selles. Ils persistent pendant l'hiver et durent jusqu'au 28 mai 1956. Après quoi on n'en voit plus.

4 juin 1956. — Deuxième infestation avec 10 kystes à métacercaires, provenant d'une autre *H. arborea* en expérience.

12 juin 1956. — Autopsie de la *H. arborea*. Aucune trace de la première infestation, ce qui cadre avec la disparition d'œufs émis du 15 août 1955 au 28 mai 1956.

La seconde infestation est représentée par 6 jeunes Trématodes (10 kystes avaient été ingérés, mais il y a toujours des pertes). Ces jeunes Trématodes mesurent 500-800 μ de long sur 250-300 μ de large. L'ébauche des testicules et de l'ovaire est visible ; celle de la poche du cirre peu distincte. Ils correspondent donc à la deuxième infestation datant du 4 juin (8 jours).

Nous interprétons ces résultats comme analogues aux précédents : possibilité d'une seconde infestation quand les effets de la première ont cessé.

On remarquera que les deux secondes infestations ont été pratiquées avec des techniques différentes ; la première en utilisant le cycle condensé par administration de cercaires, la seconde avec le cycle à trois hôtes, par absorption de kystes à métacercaires. Le résultat a été le même dans les deux cas : absence de prémunition lorsque les parasites de la première infestation ont disparu.

Ces résultats sont corroborés par les observations faites dans la nature sur *Triturus helveticus* et citées précédemment. Les Tritons ayant perdu leurs parasites au cours du séjour terrestre d'été, peuvent en contracter d'autres dans les mares pendant la période aquatique du printemps suivant.

Parasites de la première infestation encore vivants dans l'intestin lorsque la seconde est pratiquée

Il est difficile de formuler des règles précises sur le comportement des parasites dans le cas où la seconde infestation est pratiquée alors que les agents de la première sont encore vivants dans l'intestin. Pour des raisons qui nous échappent actuellement, ce comportement est variable et nous ne pouvons que noter les faits observés.

Nous avons dit que, dans la nature, on peut observer dans le même intestin des *O. ranae* à des stades différents d'évolution ; les uns émettent déjà des œufs, les autres sont encore jeunes. Nous en avons même cité un exemple expérimental. On conçoit la difficulté d'interprétation lorsqu'il s'agit d'infestations successives, pour distinguer ce qui correspond à chacune. Cependant on a l'impression générale que la première infestation réussit seule ; les parasites de la seconde sont évacués ou se réencapsulent.

Voici une observation de double infestation, la première seule semble avoir réussi :

6 avril 1957. — Un Triton, *Triturus helveticus* adulte, récolté en milieu aquatique, mais dont les selles ont toujours été indemnes d'œufs de *O. ranae* (le parasitisme est rare cette année), absorbe des cercaires provenant de la glande digestive d'une *L. ovata*. Ses selles demeurent négatives dans la suite.

10 mai 1957. — Trente-quatre jours après l'infestation, les selles étant toujours négatives, on pratique une seconde infestation, également avec des cercaires de *L. ovata*. Quelques-unes sont prélevées à titre de témoins et donnent chez un têtard d'*A. obstetricans* des métacercaires typiques.

13 mai 1957. — Autopsie du Triton. Huit kystes sont répartis dans l'estomac et l'intestin, présentant des caractères de sénilité qui indiquent une infestation ancienne : paroi épaisse, cercaires immobiles paraissant mortes, système excréteur bourré de granulations. Le reste du corps du Triton ne contient aucune kyste, ce qui s'explique par le fait qu'il a ingéré le matériel à l'aide d'une pipette enfoncée assez profondément dans le tube digestif. Dans le canal intestinal on trouve 3 *O. ranae* presque adultes, mesurant 500-850 sur 180-375 μ. Les organes génitaux sont à peu près formés, mais il n'y a pas encore émission d'œufs, ce qui correspond à leur absence dans les selles.

Quelle est l'origine de tous ces parasites ; première ou deuxième infestation ? Nous les attribuons, kystes et formes adultes, à la première infestation ; en effet, la deuxième datant seulement de 3 jours avant l'autopsie, les adultes presque mûrs n'auraient pas eu le temps de se former ; les kystes ne devraient pas présenter les caractères de sénilité énumérés ci-dessus, qui indiquent une infestation ancienne. Nous croyons pouvoir établir ainsi les faits : les cercaires de la première infestation ont commencé le cycle condensé en s'enkystant dans la paroi intestinale ; mais le cycle s'est mal accompli (manque de vitalité des cercaires, déficience de l'hôte, etc.), ce qui fait que 3 métacercaires seulement ont pu se libérer ; leur développement a d'ailleurs été lent, puisque la ponte n'était pas encore établie au bout de 37 jours (6 avril à 13 mai) ; les autres cercaires ont été incapables de sortir de leur kystes et elles dégénéraient au moment de l'autopsie. Quant aux cercaires de la deuxième infestation, ingérées depuis 3 jours à cette époque, il n'en reste pas

trace ; elles ont dû être évacuées sans pouvoir pénétrer, gênées probablement par la présence des kystes et des adultes de l'infestation précédente. Elles étaient cependant en bon état de vitalité, puisque quelques-unes d'entre elles se sont enkystées expérimentalement chez des têtards d'*Alytes obstetricans*.

Nous donnons enfin de curieux exemples de réencapsulement des métacercaires, lors de la seconde infestation. Les parasites adultes de la première infestation étant en vie dans l'intestin, lorsque les kystes de la seconde y parviennent, les métacercaires se libèrent et, probablement sous l'influence des premiers occupants, pénètrent dans la paroi de l'intestin et s'y réencapsulent. Naturellement ces expériences demandent certaines précautions : ne faire ingérer que des fragments de tissus contenant des kystes préalablement vérifiés au microscope, afin de s'assurer que des cercaires libres ne se sont pas glissées dans le matériel absorbé ; en outre, avoir la certitude que la glande digestive du Mollusque sacrifié ne contient pas de formes larvaires. Voici quelques observations de réencapsulement, dont la première manque de précision, car le fait était inattendu ; on peut néanmoins reconstituer son histoire en se basant sur les suivantes.

A. 15 juillet 1955. — Infestation d'une jeune *H. arborea*, ne mesurant que 20 mm de long, avec des kystes à métacercaires provenant de la musculature du pied d'une *L. ovata*. La glande digestive du Mollusque est indemne de formes larvaires.

21 juillet 1955. — Deuxième infestation avec kystes de même origine en prenant les mêmes précautions.

15 septembre 1955. — Les selles de la *H. arborea* montrent des œufs d'*O. ranae*, qui persistent jusqu'au 29 octobre. A partir de ce jour, tous les examens de selles sont négatifs.

10 décembre 1955. — La *H. arborea* a toujours la même taille (20 mm) depuis le début de l'expérience. Elle est autopsiée : pas de Trématodes dans l'intestin. Il y a 2 kystes à métacercaires, l'un pharyngien, l'autre intestinal ; tous deux sont morts. Aucun autre parasite.

Cette expérience peut être ainsi expliquée. La *H. arborea* n'ayant ingéré que des kystes, ceux trouvés à l'autopsie ne peuvent provenir que de réencapsulements de leurs métacercaires libérées. Ces réencapsulements doivent avoir été causés par la présence d'adulte *O. ranae*, qui ont émis des œufs du 15 septembre au 29 octobre. Nous pensons donc que ce premier parasitisme a provoqué le réencapsulement dans la seconde infestation. En tout cas, un fait est certain : la *H. arborea* n'a absorbé que des kystes, et ce sont des kystes au sein des tissus du pharynx et de l'intestin qui ont été trouvés à son autopsie ; ils ne peuvent donc provenir que de métacercaires préalablement libérées et ensuite réencapsulées.

B. 21 juillet 1955. — Infestation d'une *H. arborea* par des kystes à métacercaires, provenant de la musculature du pied de *L. ovata*, à glande digestive indemne.

9 août 1955. — Apparition des œufs dans les selles. Ils persistent pendant tout l'hiver et le printemps suivant.

22 mai 1956. — Dix mois après la première infestation, les œufs sont toujours présents dans les selles. Absorption de 10 kystes à métacercaires provenant du pied

musculeux de *L. ovata*. Ce Mollusque est probablement infesté depuis l'année précédente, les cycles évolutifs étant encore peu actifs ; sa glande digestive ne contient aucune forme larvaire.

28 mai 1956. — La *H. arborea* est autopsiée 6 jours après la deuxième infestation, 310 jours après la première.

La première infestation est représentée par 7 *O. ranae* à maturité, logés dans la seconde moitié de l'intestin. Leurs dimensions atteignent 1-2 mm sur 0,3-0,6 mm ; moyenne 1,55 sur 0,4 mm. Les œufs sont au nombre de 26 à 54, moyenne 38 dans les utérus. Ils ne peuvent correspondre qu'à la première infestation.

La deuxième infestation est représentée par 3 métacercaires enkystées dans les 14 premiers millimètres après l'estomac. Les kystes mesurent 240-375 sur 200-250 μ ; on voit qu'ils sont ovalaires et non régulièrement arrondis. Les membranes de ces kystes sont très minces, sans aucune réaction autour d'eux. Les métacercaires sont bien mobiles. L'appareil excréteur ne contient pas encore de granulations. Ce sont donc des kystes récemment formés ; ils correspondent à la seconde infestation.

Ce réencapsulement semble bien avoir pour cause la présence d'adultes sexués vivant dans l'intestin depuis 10 mois au moment de la seconde infestation.

C. 15 juillet 1955. — Une *H. arborea* adulte absorbe 10 kystes à métacercaires provenant de la musculature du pied de *L. ovata*, dont la glande digestive est indemne de formes larvaires.

21 juillet 1955. — Au bout de 6 jours, deuxième infestation avec 10 kystes présentant les mêmes caractères.

6 août 1955. — Soit 22 jours après la première absorption de kystes, apparition d'œufs dans les selles.

9 avril 1956. — Soit 207 jours après la première infestation, 201 jours après la deuxième, troisième absorption de métacercaires, toujours de même origine et dans les mêmes conditions.

19 avril 1956. — Soit 217 jours après la première infestation, 211 jours après la deuxième, 10 jours après la troisième, les œufs persistent depuis le 6 août 1955, la *H. arborea* est autopsiée.

La première infestation est représentée par 6 adultes à maturité, mesurant 1,5-2 mm sur 0,5-1 mm. Ils contiennent tous des œufs dans l'utérus au nombre de 10 à 52, moyenne 29.

La seconde infestation, faite 6 jours après la première, est représentée par 7 kystes, dont 4 dans la première partie de l'intestin, 3 dans la seconde. Ils mesurent 180-230 sur 170-195 μ, soit légèrement ovalaires. Les membranes sont épaisses ; les métacercaires sont mortes, à contours mal délimités ; leur système excréteur très distendu est bourré de grains d'excrétion. Ces caractères de sénilité correspondent à une infestation ancienne ayant été précédée d'une autre qui a donné des adultes ayant conféré la protection, ainsi que nous l'avons vu à propos des observations précédentes ; ces kystes se rapportent donc à la seconde infestation du 21 juillet 1955.

La troisième infestation datant de 10 jours n'a laissé aucune trace.

Ainsi, dans cet exemple, en présence d'*O. ranae* vivant dans l'intestin, les métacercaires de la seconde infestation se sont réencapsulées ; celles de la troisième ont été évacuées ou digérées sans s'être fixées.

D. 3 septembre 1956. — Une *H. arborea* adulte absorbe un seul kyste contenant une métacercaire provenant de la musculature du pied de *L. ovata*, dont la glande digestive est indemne de formes larvaires.

5 octobre 1956. — Trente-deux jours après infestation, apparition de rares œufs dans les selles, correspondant à l'unique Trématode développé.

11 octobre 1956. — Encore rares œufs dans les selles. Absorption de 3 kystes à métacercaires, provenant d'une larve de Triton palmé.

17 octobre. — Autopsie de la *H. arborea*, 48 jours après la première infestation, 6 jours après la deuxième.

La première infestation a donné 1 adulte, actuellement à maturité, mesurant 1,7 sur 0,4 mm. L'utérus contient une cinquantaine d'œufs.

La seconde infestation est représentée par 2 kystes intestinaux, dont la paroi est mince, l'une partiellement déchirée au cours de la manipulation. Les métacercaires sont vivantes ; l'appareil excréteur contient peu de granulations. Ce sont donc de jeunes kystes, ce qui correspond à leur récente formation datant seulement de 6 jours.

Donc, dans cette dernière observation, la présence d'un seul adulte dans l'intestin a suffi pour provoquer le réencapsulement au cours de la seconde infestation.

En résumé, au cours de ces nouvelles infestations pratiquées alors que l'hôte hébergeait déjà des parasites, nous avons observé :

1° La disparition des parasites de la deuxième infestation, probablement par évacuation ou digestion ; ceux de la première persistent.

2° Le réencapsulement de métacercaires de la deuxième infestation ; également avec persistance de la première.

Dans une observation, ce réencapsulement a été obtenu par la présence d'un seul parasite de la première infestation.

Les parasites d'une troisième infestation n'ont laissé aucune trace. On remarquera que le nombre des adultes développés des métacercaires réencapsulées est toujours inférieur à celui des parasites ingérés. Il y a inévitablement des pertes, comme dans tous les cycles évolutifs d'Helminthes.

Considérations sur le réencapsulement

Le réencapsulement que nous venons d'étudier chez les métacercaires d'*O. ranae* est déjà connu dans d'autres groupes d'Helminthes. Ce phénomène a été découvert par L.-G. Seurat en 1912, chez les larves du Nématode *Physocephalus sexalatus* (Molin) et revu chez divers Cestodes, Acanthocéphales, Gordiacés.

Nous considérons que le réencapsulement d'une larve est une mesure de défense de celle-ci, empêchée de poursuivre son évolution et d'arriver à l'état adulte.

Cet obstacle au développement du parasite peut être dû à plusieurs causes. La plus fréquemment observée est l'arrivée de la larve chez un animal ne pouvant lui servir d'hôte définitif. Le réencapsulement peut se produire dans la paroi intestinale, la cavité générale, etc. Ce processus est bien connu maintenant. Nous avons proposé (1934) le terme d'hôte d'attente pour désigner l'animal hébergeant la larve réencapsulée ; celle-ci « attend », pour ainsi dire, que des circonstances plus favorables lui permettent de passer chez son hôte normal. L'hôte d'attente est donc caractérisé par le fait qu'il n'est pas nécessaire à l'accomplissement du cycle qui peut parfaitement s'accomplir sans lui, contrairement à l'hôte intermédiaire dont le rôle est obligatoire, et qui ne peut être supprimé. L'un de nous (Baer 1951) a traduit ce terme en anglais par « paratenic host ».

Sans connaître notre travail, Yokogawa (1938, p. 171), à propos du cycle de la Filaire *Wuchereria bancrofti* (Cobb.), emploie le terme « Waiting Host » pour désigner le second hôte intermédiaire d'un parasite, précédant l'hôte définitif. Toutefois ce terme de Yokogawa a un sens différent du nôtre ; nous venons d'expliquer que l'hôte d'attente n'a aucun rôle obligatoire, contrairement au second hôte intermédiaire [1]. Sans doute on peut supposer qu'au cours d'une évolution peut-être lente, l'hôte d'attente a fini par se muer en second hôte intermédiaire, son rôle facultatif devenant ainsi obligatoire. Mais ce n'est là qu'une simple hypothèse non vérifiée.

Outre ce motif de réencapsulement, introduction dans un hôte impropre, il en existe un autre dont nous venons de donner des exemples. Une larve pénétrant chez son hôte définitif normal, trouve, pour ainsi dire, la place occupée par les agents d'une première infestation appartenant à la même espèce. Elle peut alors se comporter suivant diverses alternatives. Dans un premier cas, elle s'installe à côté des premiers arrivés ; il s'ensuit un parasitisme plus intense qui pourra s'accroître ultérieurement, par suite de continuelles infestations, jusqu'à ce que la saturation soit atteinte. On en connaît de nombreux exemples : affections du groupe des ankylostomiases, bilharzioses, etc., dont le mécanisme a été étudié par de nombreux auteurs. Dans un autre cas, les nouveaux arrivés sont simplement évacués sans s'être développés et sans laisser de traces ; c'est la prémunition typique. Enfin, comme nous venons de le voir, il peut y avoir réencapsulement dans la paroi intestinale d'une partie des larves nouvellement arrivées, les autres étant évacuées.

En effet, il ne faut pas considérer le réencapsulement comme une règle absolue, s'appliquant à toutes les larves sans exception, quand elles sont dans le cas justifiant ce phénomène. D'abord nous savons qu'il y a toujours du déchet dans une infestation, des parasites évacués sans développement. En outre, pour des raisons qui nous échappent, des larves ingérées ensemble, provenant de la même origine, peuvent évoluer

[1] Texte de Yokogawa : « It is generally known that certain parasites require besides an intermediate host in which it undergoes development and metamorphosis, a waiting host by which when a chance occurs they are transmitted to the final host. »

différemment. En voici des exemples pris dans d'autres groupes d'Helminthes :

1° Chez les Cestodes du genre *Mesocestoides* Vaillant, les anciens auteurs (NEUMANN 1896, HENRY 1927, etc.) avaient remarqué que les larves de *M. lineatus* (Goeze) pouvaient, chez les hôtes définitifs Carnivores (Chien, Chat), donner, soit le Ver adulte, soit les larves réencapsulées, soit les deux formes simultanément. Nous avons répété ces expériences avec l'espèce voisine *Mesocestoides ambiguus* Vaillant. Chez le Chat (1933), nous avons aussi obtenu ce double résultat : développement d'adultes et réencapsulement de larves. Notons que la vitesse de développement des *Mesocestoides* présente une grande variabilité suivant les exemplaires ; mais nous ignorons si les plus avancés peuvent jouer un rôle protecteur vis-à-vis de ceux dont le développement n'est pas encore commencé.

2° D'autre part, à l'autopsie d'une *Viverra zibetha* L., Civette d'Indochine, nous avons constaté (1934) la présence du Cestode *Diphyllobothrium erinacei europaei* (Rud.) probablement var. *mansoni* (Cobb.) : exemplaires adultes dans l'intestin et plérocercoïdes réencapsulés dans la cavité abdominale. Ce parasitisme ayant été contracté dans la nature, nous ignorons s'il s'agit d'une seule ou de plusieurs infestations successives.

En définitive, le réencapsulement est un phénomène complexe, pouvant être dû à plusieurs causes. Certaines nous sont connues, et nous pouvons le reproduire à volonté ; d'autres nous sont inconnues. Son mécanisme nous échappe, et il peut ou non se manifester sans que nous en comprenions le motif.

RÉSUMÉ

Le cycle évolutif du Trématode Plagiorchidé *Opisthioglyphe ranae* (Fröhl.) vivant dans l'intestin d'Amphibiens a été suivi pendant une dizaine d'années dans un village du centre de la France. Des observations faites dans la nature, expérimentalement confirmées, nous ont permis de formuler les remarques suivantes, qui ont une valeur épidémiologique locale.

Le cycle évolutif classique utilisant trois hôtes (SINITZIN 1905) peut être condensé sur deux hôtes, les cercaires sorties du Mollusque s'enkystant chez l'Amphibien : soit larvaire, l'enkystement se faisant au cours de la respiration aquatique, surtout dans la cavité buccale et les culs-de-sac branchiaux, puis les métacercaires se libèrent dans le tube digestif à la fin de la métamorphose de l'hôte et se développent ; soit adulte, les cercaires absorbées au cours d'un séjour aquatique, s'enkystent dans la paroi intestinale, et les métacercaires se libèrent au bout de quelques jours, puis se développent.

Ce cycle est sous la dépendance de facteurs épidémiologiques et éthologiques agissant sur les hôtes du parasite.

Le Mollusque *Limnaea ovata* Drap., principal hôte intermédiaire dans notre région, constitue le plus important réservoir du parasite,

dont il conserve les formes larvaires pendant tout l'hiver. Le développement de ces dernières ralentit ou s'interrompt pendant les périodes de froid (à moins de conservation des Mollusques dans un aquarium chauffé avec nourriture abondante). Il continue au printemps, et l'infestation des Amphibiens recommence. Les Limnées adultes sont seules capables d'assurer l'entretien des larves du parasite pendant l'hiver ; elles dégénèrent chez les jeunes Mollusques. D'autres Limnées jouent un rôle secondaire.

Dans le cycle complet à trois hôtes, les cercaires peuvent s'enkyster chez un assez grand nombre d'animaux aquatiques ; mais pour que ceux-ci représentent réellement des seconds hôtes intermédiaires, il est essentiel qu'ils puissent conserver les métacercaires en bon état de vitalité assez longtemps pour qu'elles aient des chances d'être ingérées par les hôtes Amphibiens définitifs. Il faut également qu'ils constituent des proies naturelles pour ces derniers. Ces deux conditions diminuent les occasions de réussites du cycle complet.

Les hôtes de la forme sexuée sont défavorables ou favorables. Les hôtes défavorables sont les Amphibiens de mœurs terrestres, ne pouvant s'infester que pendant le séjour aquatique printanier : Crapauds, Grenouille agile, *Rana dalmatina* Bonap. Le Triton palmé, *Triturus helveticus* (Raz.), est un hôte favorable pendant la première partie de l'année, il dissémine le parasite ; mais lorsqu'il adopte le milieu terrestre, ils devient indemne. La Grenouille verte, *Rana esculenta* L., est aussi un hôte favorable, car elle héberge le parasite pendant toute l'année. La Grenouille rainette, *Hyla arborea* (L.), est un hôte expérimental de choix. En l'élevant dans de bonnes conditions, on obtient les œufs du Trématode dans les selles de l'Amphibien au bout de 16 à 27 jours après infestation. En mauvaises conditions, ces chiffres sont beaucoup plus élevés et les œufs peuvent même ne jamais être émis. Les parasites peuvent vivre longtemps chez l'animal en captivité : ils ont pu dépasser 311 jours comme maximum, l'animal étant sacrifié à cette date.

On met en évidence les phénomènes de protection par infestations successives en utilisant le cycle à trois hôtes de façon à éviter les causes d'erreur.

Lorsque les parasites de la première infestation sont évacués au moment où l'on pratique la seconde, cette dernière réussit parfaitement. Si les parasites de la première infestation sont encore vivants dans l'intestin lorsqu'on pratique la seconde, celle-ci peut échouer complètement ou bien quelques métacercaires libérées vont se réencapsuler dans la paroi intestinale, à côté des parasites de l'infestation précédente. Ces phénomènes, sans être identiques à la prémunition typique, y ressemblent cependant beaucoup.

Summary

The life-cycle of the trematode *Opisthioglyphe ranae* (Fröl.) from the gut of amphibians has been followed over a period of 10 years in the village of Charmes situated in the center of France (Allier). The following observations are therefore of local value from an epidemiological standpoint.

The classical life-cycle involving 3 hosts may be condensed to 2 hosts, *viz* : the cercariae encyst : *a.* within the mouth of larval amphibians and excyst, to enter the gut, during metamorphosis ; *b.* in the gut wall of adult amphibians when the latter enter the water to reproduce. The metacercariae excyst after a short time and grow into adult trematodes.

This life-cycle is influenced by epidemiological and ethological factors that affect both the hosts and the parasites.

L. ovata is the principal larval reservoir, remaining infested during the Winter. Development of cercariae is retarded or inhibited when the temperature drops, but is resumed in the Spring. Only adult snails are able to conserve the larval forms and the latter die off in young snails.

In the 3-host cycle, it is found that cercariae encyst in several aquatic animals. For these to become potential intermediate hosts they must be able to conserve viable metacercariae long enough for the amphibians to become infested but must also represent the latter's normal prey. Favourable and unfavourable definitive hosts are discussed and proved experimentally. The Tree-frog, *Hyla arborea*, is a very favourable experimental host in captivity in which the parasites have been found to remain active for more than 311 days. Premunition is shown to exist and re-encystment of metacercariae has been observed under certain circumstances that are discussed.

BIBLIOGRAPHIE

BAER, J. G. — (1951). Ecology of animal parasites. 224 p., *Urbana (Univ. Illinois Press).*

BRUMPT, E. — (1943). Recherches biologiques diverses concernant le cycle évolutif du Trématode *Opisthioglyphe ranae (Plagiorchidae). Ann. Parasit.* **20**, p. 209, 243.

CARRÈRE, P. — (1933). Rapport entre le développement des Batraciens anoures et la destinée de leurs métacercaires. *C. R. Soc. Biol.* **120**, p. 155.

DOLLFUS, R. Ph. — (1957). Sur trois Distomes *(Telorchis, Opisthioglyphe, Astiotrema)* de couleuvres du genre *Natrix. Ann. Parasit.* **31** : 41-55.

JOYEUX, Ch. et BAER, J. G. — (1927). Recherches sur le cycle évolutif du Trématode *Opisthioglyphe rastellus* (Olsson, 1876). *Bull. biol. France et Belgique* **61** : 359-373.

— (1934). Les hôtes d'attente dans le cycle évolutif des Helminthes. *Biol. méd.* **24** (9), 24 p.

— (1948). Sur une cercaire de *Gorgoderina* (Trématodes). *Bull. Soc. neuch. Sc. nat.* **71** : 13-27.

— (1953). Quelques particularités du cycle évolutif de *Opisthioglyphe ranae* (Fröhlich, 1791) *(Trematoda, Plagiorchiidae). Ibid.* **76** : 63-86.

— (1954). Les rapports des Helminthes et de leurs hôtes. *Biol. méd.* **40** (N° 4, juin, juillet) : 230-261.

JOYEUX, Ch., BAER J. G. et MARTIN, R. — (1933). Sur le cycle évolutif des *Mesocestoides. C. R. Soc. Biol.* **114**, p. 1179.

JOYEUX, Ch., HOUDEMER, E. et BAER, J. G. — (1934). Recherches sur la biologie des *Sparganum* et l'étiologie de la sparganose oculaire. *Bull. Soc. path. exot.* **27** : 70-78.

KOMIYA, Y. — (1938). Die Entwicklung des Exkretionssystems einiger Trematodenlarven aus Alster und Elbe, nebst Bemerkungen über ihren Entwicklungszyklus. *Zeitsch. f. Parasit.* **10** : 340-385.

LOOSS, A. — (1889). Über die Betheiligung der Leucocyten an dem Zerfall der Gewebe in Froschlarvenschwanze während der Reduktion derselben. 28 p., *Leipzig.*

MARTIN, R. et ROLLINAT, R. — (1914). Description et mœurs des Mammifères, Oiseaux, Reptiles, Batraciens et Poissons de la France centrale. 465 p., *Paris, Lechevalier.*

SINITZIN, Th. — (1905). Matériaux pour servir à l'Histoire naturelle des Trématodes. Les Distomides des Batraciens et des Poissons des environs de Varsovie. (Thèse.) 210 p., *Varsovie.* (En russe.)

— (1907). Observations sur les métamorphoses des Trématodes. *Arch. zool. expér. et génér.* **7** : 21-37.

YOKOGAWA, S. — (1938). Investigations on the mode of Infection of *Wuchereria Bancrofti. Japan J. med. Sc.* **3** (3) : 167-181.