

Contribution à la morphologie et à la biologie de *Diplozoon paradoxum* v. Nordmann, 1832

Autor(en): **Bovet, Jacques**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Bulletin de la Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles**

Band (Jahr): **90 (1967)**

PDF erstellt am: **26.09.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-88968>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

CONTRIBUTION A LA MORPHOLOGIE
ET A LA BIOLOGIE DE
DIPLOZON PARADOXUM V. NORDMANN, 1832

par

JACQUES BOVET

AVEC 41 FIGURES DONT 5 PLANCHES

TABLE DES MATIÈRES	Pages
Avant-propos	64
Introduction	64
Première partie	
Les organes de fixation	66
L'appareil digestif	83
L'appareil excréteur	95
Le système nerveux et les organes sensoriels	99
Les organes génitaux	100
La formule chromosomique	106
L'œuf	108
La morphologie de la larve	109
Position systématique	114
Deuxième partie	
Le cycle évolutif et l'éthologie	116
L'infestation	131
Troisième partie	
La spécificité parasitaire chez <i>Diplozoon</i>	139
Considération préliminaire à l'expérimentation	141
Les résultats expérimentaux	145
Statut taxonomique des formes de <i>Diplozoon</i> du Lac de Neuchâtel	153
Bibliographie	156

AVANT-PROPOS

Au seuil de ce travail, nous tenons à assurer de notre profonde reconnaissance notre maître, le professeur Jean-G. Baer, qui sut ménager à notre recherche un climat de confiance où prima la liberté d'action, condition indispensable à l'élaboration de l'étude personnelle qui nous était proposée ; il sut prodiguer intérêt et encouragements à notre cause, mettant sans compter sa haute érudition à notre disposition.

Par deux fois, nous fûmes reçu à la Station biologique de Sète (Hérault, France) et nous eûmes l'occasion de nous familiariser avec les *Polyopisthocotylea* méditerranéens. Nous nous remémorons l'accueil chaleureux et les fructueuses discussions que nous y réservèrent M. L. Euzet, professeur à Montpellier, et ses assistants. Qu'ils reçoivent ici l'expression de notre gratitude.

Tous nos remerciements s'adressent également :

à MM. les professeurs A. Linder de Genève, J. Cardinet et W. Richter, tous deux de Neuchâtel, et R. Dessoulavy de Lausanne, qui nous secondèrent bénévolement dans l'élaboration des résultats statistiques ;

à M^{me} M. Betex de Berne, alors professeur de biochimie à l'Université de Neuchâtel, pour ses conseils et sa collaboration ;

à M. A. Quartier, Inspecteur de la chasse et de la pêche, qui nous autorisa à pêcher nous-même la majeure partie de notre matériel ;

au Centre de microscopie électronique de l'Université de Lausanne, qui mit à notre disposition appareils et personnel ;

à MM. les pêcheurs professionnels E. Sandoz, L. Widmer, P. Veuve et R. Vallélian qui nous ont fourni une partie de notre matériel.

Enfin, nous tenons à signifier toute notre gratitude à M. A. Schwab, qui nous seconda tout au long de nos recherches.

INTRODUCTION

La biologie de *Diplozoon* (classe des Monogènes) intrigue les esprits depuis plus d'un siècle. Placé au sein des *Polyopisthocotylea*, ce parasite est dulçaquicole. Son nom générique provient de ce que l'adulte vit en état de copulation permanente. L'accouplement se réalise alors que les deux partenaires du futur couple ne présentent encore aucune différenciation des gonades ou des canaux sexuels. Il s'avère par ailleurs que l'union des larves constitue une condition *sine qua non* de l'accession de l'animal à l'état d'adulte. On conçoit que les relations entre partenaires soient très étroites : la coupe histologique révèle une continuité des tissus d'un Ver à l'autre.

De l'œuf, pondu en pleine eau, éclot une larve libre, nageante, ou oncomiracidium. Celui-ci, mesurant un tiers de mm de longueur, se fixe aux branchies de son hôte, généralement un Cyprinidé. Les jeunes larves déambulent sur l'épithélium branchial, se retrouvent et constituent les couples qui accèdent ultérieurement à leur maturité sexuelle. L'adulte atteint la taille de 5 mm.

Le Ver découvert sur la Brême est décrit pour la première fois par A. VON NORDMANN (43) en 1832. Treize ans plus tard, DUJARDIN (18) le retrouve sur la Carpe ; avec raison, il suspecte de petits Helminthes, campés dans le voisinage des couples de *Diplozoon*, d'être les larves encore non accouplées du parasite : il les dénomme *Diporpa*. Deux publications de ZELLER (65, 66), en 1872 et 1888, rendent compte du cycle évolutif du Ver et de son anatomie. Par la suite, le genre *Diplozoon* est retrouvé à maintes reprises. Ainsi, WEGENER (61) le signale en 1910 sur sept espèces de Cyprinidés de la Prusse orientale.

L'intérêt se porte rapidement sur la spéciation du genre. Actuellement et à notre connaissance, 16 espèces en sont décrites (cf. p. 115).

Parmi les travaux les plus marquants traitant du genre *Diplozoon*, citons ceux de ZELLER (65, 66) mentionnés plus haut ; celui de GOTO (28) qui relève l'erreur d'interprétation de ZELLER au sujet de l'anatomie des organes reproducteurs ; celui de BYCHOWSKY et NAGIBINA (10) qui traite des problèmes de spécificité au sein du genre ; enfin celui d'OWEN (44), à propos de l'anatomie et du fonctionnement de la pince.

Les divergences d'interprétation de l'anatomie de l'appareil reproducteur furent à l'origine de ce travail. L'étude de *Diplozoon* nous fut confiée en 1958 et nous publiâmes tout d'abord quelques considérations sur l'œuf et la larve libre (6), puis quelques particularités anatomiques chez l'adulte (7). Ce dernier travail posait plus de questions qu'il n'en résolvait et nous décidâmes de poursuivre cette étude sur des bases plus larges ; nous sommes heureux de pouvoir en rendre compte ici.

C'est au professeur Jean-G. Baer que l'on doit la découverte de la fréquence élevée de *Diplozoon* sur trois Cyprinidés du Lac de Neuchâtel (Suisse). Tout notre matériel provient de ce lac. A titre de comparaison, nous avons examiné des Vers récoltés dans les lacs de Bienne et de Morat (reliés au lac de Neuchâtel respectivement par les canaux de la Thielle et de la Broye). Aucune différence n'est à signaler entre les matériels de ces trois provenances.

Les hôtes sont désignés par leurs noms vernaculaires, à savoir : la Brême ou Brême franche pour *Abramis brama* (L.), le Vengeron pour *Rutilus rutilus* L. et la Brême bordelière pour *Blicca bjoerkna* (L.). En outre, les termes de « partie antérieure » et « partie postérieure » désignent les parties du corps du Ver accouplé, limitées anatomiquement au niveau de la soudure unissant les partenaires du couple. Les numéros entre parenthèses renvoient à la liste bibliographique.

Le présent travail se divise en trois parties : la 1^{re} partie comporte la description du parasite ; la 2^e traite du cycle évolutif et de l'infestation ; la 3^e aborde les problèmes de spécificité du Ver à l'égard de ses hôtes.

PREMIÈRE PARTIE

Sont envisagées successivement la morphologie externe de l'adulte avec les organes de fixation, puis la morphologie interne, avec les différents systèmes digestif, excréteur, nerveux et reproducteur ; enfin, les dimensions de l'œuf, la morphologie des larves libre et parasite et la position systématique du genre *Diplozoon*.

Les organes de fixation

On ne saurait guère trouver d'exemples d'adaptation mieux choisis que ceux des organes fixant les Monogènes à leurs hôtes respectifs. La complexité structurale et fonctionnelle de ces formations s'allie en effet de façon remarquable à leur haute précision micro-mécanique de même qu'aux exigences spécifiques des différents types d'association. Peut-être la perfection adaptative de ces organes n'est-elle pas sans relation avec le caractère de nécessité vitale qu'ils représentent pour le parasite, tant il est à considérer qu'un Monogène quittant son hôte est un organisme condamné.

LA STRUCTURE DU HAPTEUR ET SON FONCTIONNEMENT

Les représentants de la sous-classe des *Polyopisthocotylea* se caractérisent par un hapter (ou ensemble des organes de l'extrémité postérieure fixant le Monogène à son hôte) composé de pinces et de crochets localisés dans la région postérieure et ventrale du Ver.

Plusieurs travaux ont été consacrés à l'étude du hapter. EUZET (19) décrit de multiples armatures (ensemble de crochets) d'oncomiracidiums méditerranéens ; ceux-ci proviennent d'espèces recouvrant les principaux groupements taxonomiques des *Polyopisthocotylea*. L'auteur élabore une interprétation phylogénique de la sous-classe, basée sur la structure de l'armature. LLEWELLYN (37-39), d'autre part, s'attache à élucider la structure et le mécanisme des pinces de divers représentants des *Polyopisthocotylea*. Globalement, il définit trois types de pinces, dont l'un d'entre eux est retrouvé chez *Diplozoon*.

Le hapter de *Diplozoon* adulte se compose d'une paire de crochets à fléau et de deux rangées symétriques de pinces dont le nombre s'élève à quatre paires chez l'adulte (*Discocotylidae*). Les organes se localisent à la face ventrale de l'extrémité postérieure de chaque partenaire du couple.

Le développement ontogénique du hapter est connu depuis les travaux de ZELLER (65). La larve, à son éclosion, possède une seule paire de pinces. Les fléaux des crochets dépassent alors largement le contour de la région postérieure. Une deuxième paire de pinces se développe tôt après la fixation de la larve à son hôte. C'est à ce stade, généralement, qu'intervient l'accouplement. Avant que le couple n'accède à sa maturité

sexuelle, le hapter se parachève avec l'apparition des deux dernières paires de pinces.

Nous envisagerons successivement la description, puis le fonctionnement des pinces et des crochets.

La pince

VON NORDMANN (43) et GOTO (28) décrivent la pince de *Diplozoon*, sans donner de celle-ci aucune interprétation explicite de son fonctionnement. YIN et SPROSTON (64) et STERBA (54) étudient le mécanisme de la pince, respectivement chez *D. nipponicum* et *D. tetragonopterini*. Ces auteurs déclarent, l'un et l'autre à leur manière, que le principe d'occlusion repose sur l'élasticité de certains sclérites jouant le rôle de ressorts rapprochant les mors de la pince.

OWEN publie en 1963 (44) une étude plus approfondie sur la pince de *Diplozoon* infestant le Vengeron. Les recherches de cet auteur et les nôtres eurent lieu simultanément et de manière non concertée. Nous nous bornerons à résumer ici les observations communes, à relever quelques divergences de vues, à exprimer enfin quelques considérations qui nous sont propres au sujet du fonctionnement de la pince.

Outre les techniques qu'indique LLEWELLYN (37), nous mentionnerons nos fructueux résultats obtenus par dissection des pinces au moyen d'aiguilles, par l'utilisation de NaOH conférant suffisamment de souplesse aux sclérites pour permettre l'ouverture de la pince de 180° et enfin par la coloration des sclérites par le carmin acétique, doublée d'une coloration contrastante au vert de méthyle par exemple.

Les huit pinces, de structures identiques, présentent trois éléments fondamentaux qui sont les parois, constituées de ce que nous nommerons l'organe cupuliforme, d'un système de sclérites et d'un système musculaire extrinsèque à la pince.

L'organe cupuliforme consiste en un tissu fibreux d'une épaisseur moyenne de 25 μ , en forme de cuilleron à concavité externe. Un allongement de l'organe cupuliforme, transversalement à l'axe du Ver, définit les mâchoires antérieure et postérieure de la pince. L'organe est recouvert extérieurement aussi bien qu'intérieurement d'une forte membrane. Bien que déformable, celle-ci ne semble pas jouir de propriétés élastiques. L'organe cupuliforme est inséré dans les tissus par l'intermédiaire de sa membrane externe. Quant à sa membrane interne, doublée d'une cuticule, elle délimite la cavité de la pince.

Sur le plan ultrastructural, l'organe cupuliforme, anucléé, est constitué de fibres prismatiques d'orientation radiaire. En d'autres termes, les fibres s'insèrent sur les deux membranes externe et interne de l'organe cupuliforme. De fines membranes aponévrotiques circonscrivent chaque fibre. De plus, on observe des structures granulaires (amas de glycogène?) disposées sans ordre entre les fibres ou à l'intérieur même de celles-ci. La structure fine de la fibre, enfin, rappelle étroitement la constitution

de la myofibrille des faisceaux musculaires compacts, extrinsèques à la pince. En effet, des fibrilles électroniquement denses, parallèles, s'étendent dans toute la longueur de la fibre et confèrent à cet élément un caractère contractile (fig. 1).

Les résultats négatifs obtenus sur coupes par le réactif de Weigert font preuve de l'absence de fibres élastiques dans l'organe cupuliforme — les clichés obtenus en ultrastructure le confirment également — contrairement aux suppositions de GOTO (28, p. 164).

OWEN (44) signale une innervation de la pince par deux nerfs qui, bifurqués, pénètrent dans l'organe cupuliforme ; ces branches nerveuses inervent respectivement quatre secteurs délimités par le plan de symétrie bilatérale de la pince et le plan séparant les deux mâchoires antérieure et postérieure. Nos observations montrent que c'est à partir de cellules neuromusculaires que des fibres achromatiques (coloration hémalum-éosine) pénètrent dans l'organe cupuliforme. Les cellules neuromusculaires, dont les volumineux noyaux mesurent 20 à 30 μ de diamètre, semblent être sous la dépendance de la cinquième paire de nerfs (cf. p. 100). Les fibres achromatiques relient donc les cellules neuromusculaires aux fibres prismatiques et se rendent également à de petits corpuscules logés çà et là dans les espaces ménagés entre les fibres prismatiques ; ces corpuscules pourraient représenter des organes sensoriels sinon des corpuscules du tact (fig. 2).

Les sclérites sont composés de scléroprotéines, électroniquement denses et d'aspect homogène quant à l'ultrastructure ($\times 10.000$). Comme le relève OWEN, ils rappellent beaucoup, par leur disposition, le plan architectural sclérifié de la pince de *Discocotyle sagittata* (39). Exception faite du sclérite médian, les différentes pièces sclérifiées sont apposées à la surface externe, interne ou marginale de l'organe cupuliforme ; il s'ensuit que certaines fibres de ce tissu s'insèrent sur les sclérites, mais toujours par l'intermédiaire de la membrane délimitant la cupule. Un stéréogramme (fig. 3), complétant celui de OWEN (44), fait état de la disposition des sclérites ; l'organe cupuliforme y est omis pour des raisons de compréhension. La pièce médiane (A)¹, en forme de J, par laquelle passe le plan de symétrie de la pince (parallèle au plan de symétrie d'un partenaire du couple), sépare presque complètement l'organe cupuliforme en deux demi-cupules symétriques gauche et droite. La branche antérieure de cette pièce est creusée dans sa partie moyenne d'un canal communiquant avec l'extérieur par une vingtaine de pores irrégulièrement disposés sur deux rangs. Son extrémité offre une surface concave sur les bords antérieur et postérieur de laquelle s'articulent des sclérites lamellaires en nombre variable, reliant la pièce en J aux sclérites B. La partie profonde de la pièce en J présente deux expansions lamellaires latérales, percées de part en part de 4 à 7 pores. L'extrémité postérieure de la pièce en J, qui n'atteint pas le bord de la mâchoire mais est reliée

¹ Nous reprenons les mêmes lettres que OWEN pour désigner les différents sclérites de la pince de *Diplozoon*.

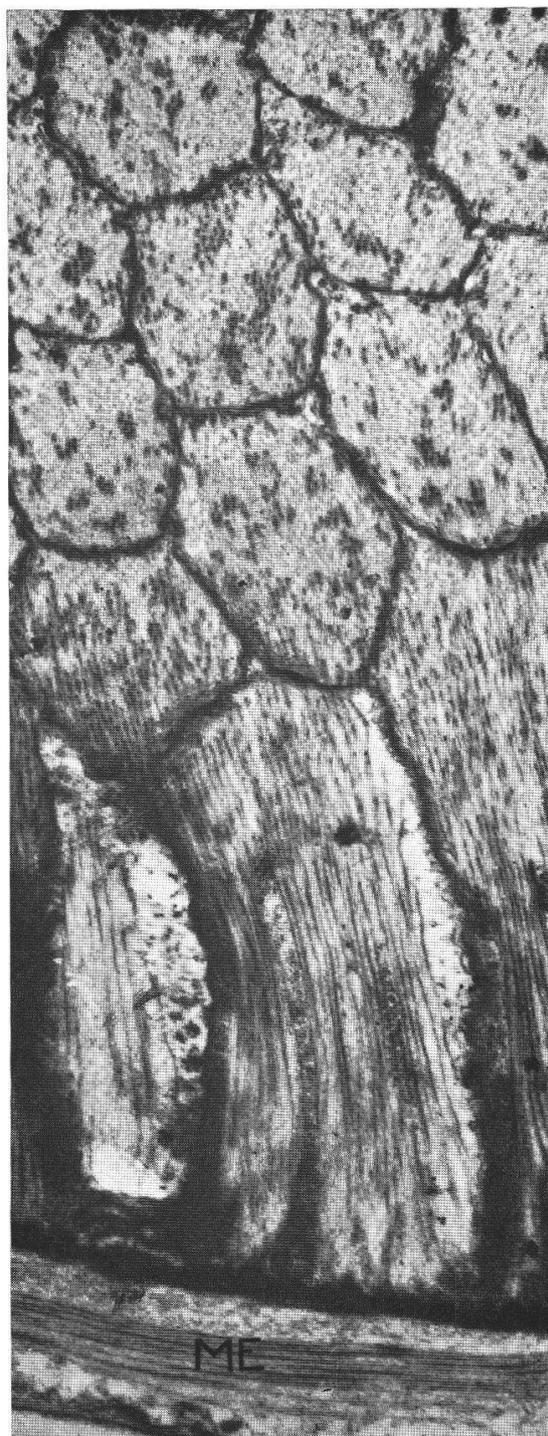


Fig. 1. Coupe au travers du tissu cupuliforme de la pince d'une *Diporpa*, coupant la membrane externe à angle droit. Du fait de la sphéricité du tissu, les prismes, en coupe longitudinale au niveau de la membrane externe (ME), sont vus en coupe transversale au-dessus. Sur ce cliché ne figurent pas les corpuscules fusiformes rencontrés dans le tissu des pinces d'adultes surtout. $\times 20\ 000$. Cliché : Centre de Microscopie électronique de l'Université de Lausanne.

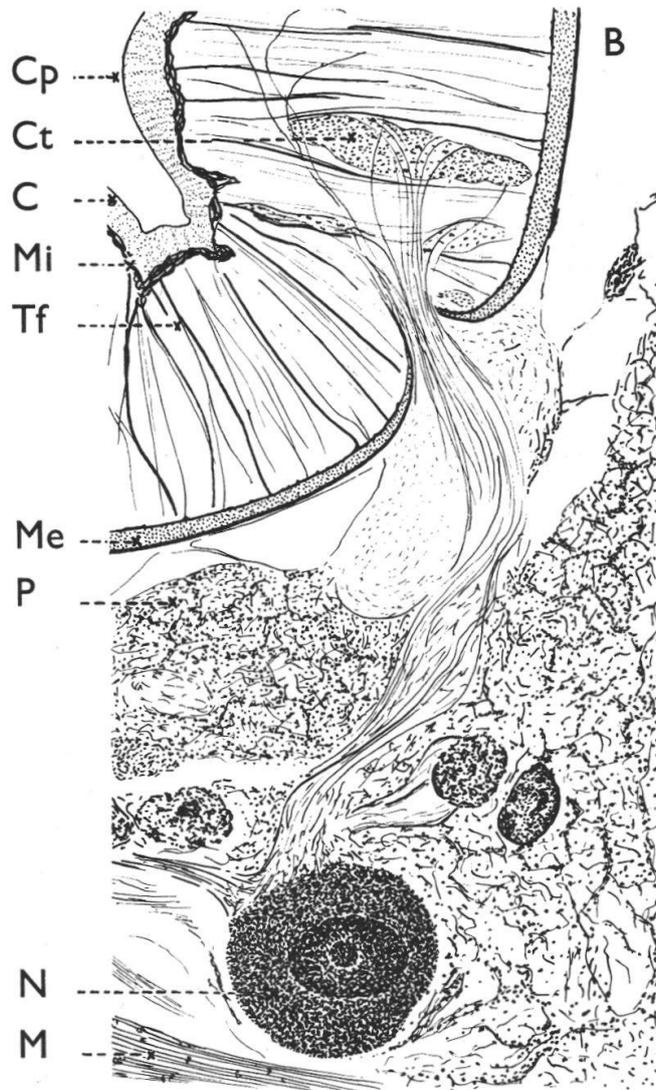
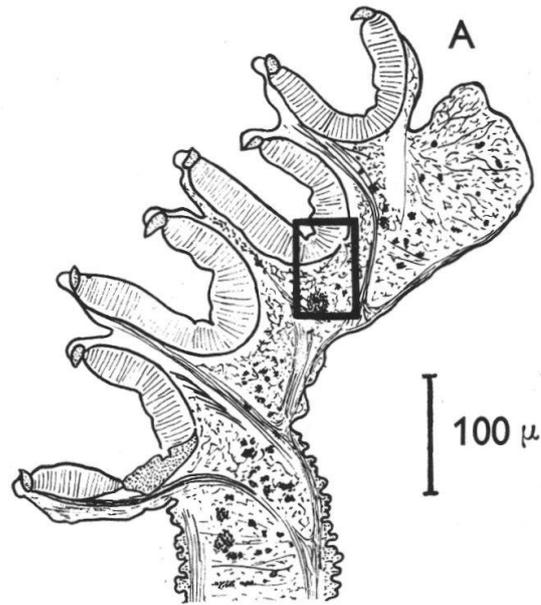


Fig. 2. Coupe longitudinale du haptor passant par une perforation de la membrane externe de la 2^e pince. A : croquis de situation; B: on remarque nettement les fibres de connexion entre la cellule neuro-musculaire et le tissu fibreux, les supposés corpuscules du tact entre autres; C: cuticule; Cp: cavité de la pince; Ct: corpuscule tactile(?); M: faisceau musculaire; Me: membrane externe; Mi: membrane interne; N: noyau d'une cellule neuro-musculaire; P: parenchyme. (Microscopie optique, immersion).

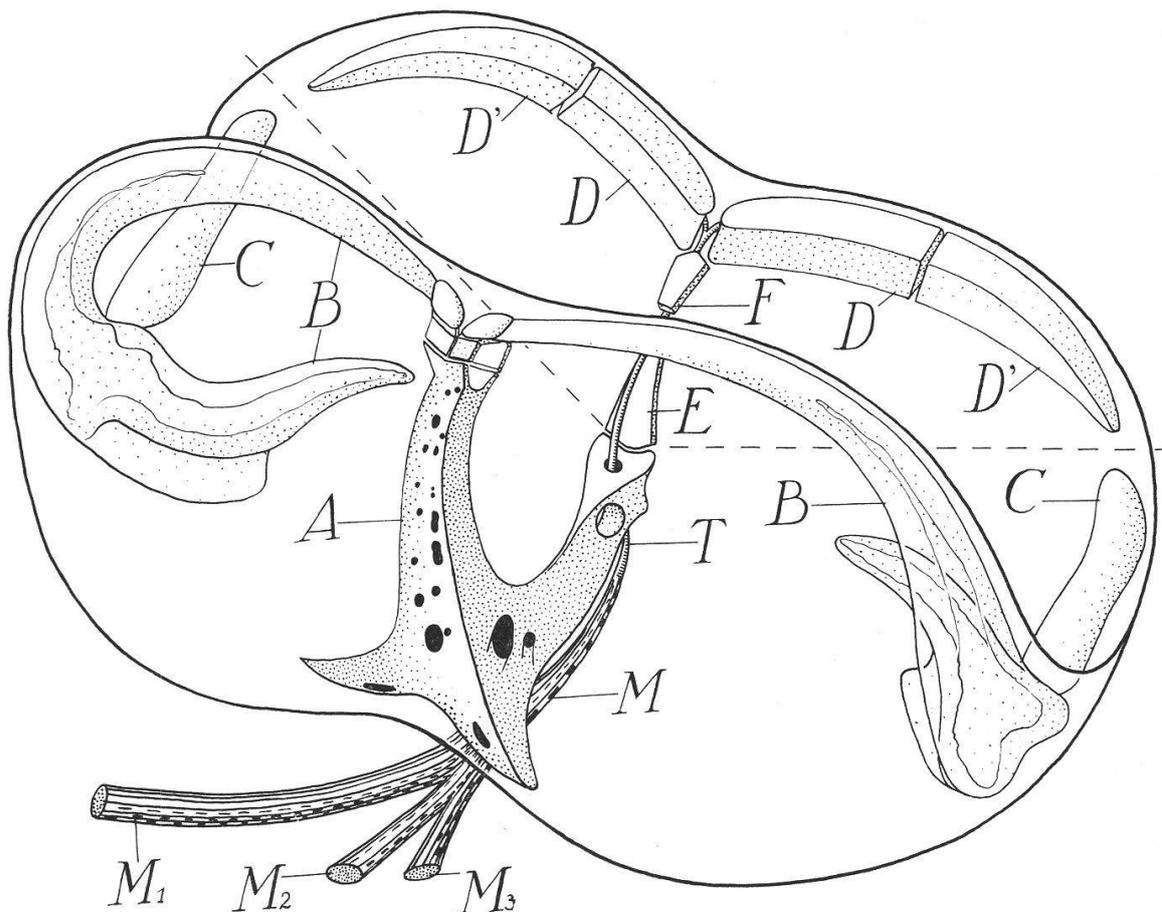


Fig. 3. Stéréogramme montrant la disposition des sclérites de la pince. A : pièce en J ; B : sclérites du bord libre de la mâchoire antérieure ; C : sclérites intermédiaires ; D et D' : complexe des sclérites bordant la mâchoire postérieure mobile ; E et F : sclérites conducteurs du tendon T ; M : muscle extrinsèque ; M₁ : branche ventrale, M₂ : branche dorsale antérieure, M₃ : branche dorsale postérieure. La ligne brisée de traits interrompus délimite la portion mobile de la mâchoire postérieure.

à celui-ci par l'intermédiaire des deux sclérites lamellaires E et F, est percée d'un canalicule à l'intérieur duquel coulisse le tendon T du complexe musculaire extrinsèque M. Le tendon passe sur la pièce E, articulée elle-même à la pièce en J (fig. 3 et 4) et sous la pièce F. Après s'être bifurqué, il s'insère sur les sclérites D. Signalons que les complexes sclérifiés D-D', bordant la mâchoire postérieure mobile, présentent un nombre inconstant de pièces ; alors que chez *Discocotyle* ils sont constitués chacun d'une ou rarement de deux pièces, chez *Diplozoon* âgé de deux ans, seules les pinces de la première paire n'en présentent qu'une. Assez rapidement, le complexe D-D' se brise (par des effets naturels et non sous la pression du couvre-objet, comme le pense OWEN) pour former le plus souvent deux, parfois trois, exceptionnellement quatre pièces (notamment chez les 2^e et 3^e pinces de gros Vers adultes parasites du Vengeron) étroitement jointes les unes aux autres (articulations pratiquement immobiles). Ces sclérites sont profilés en lame de couteau, le fil

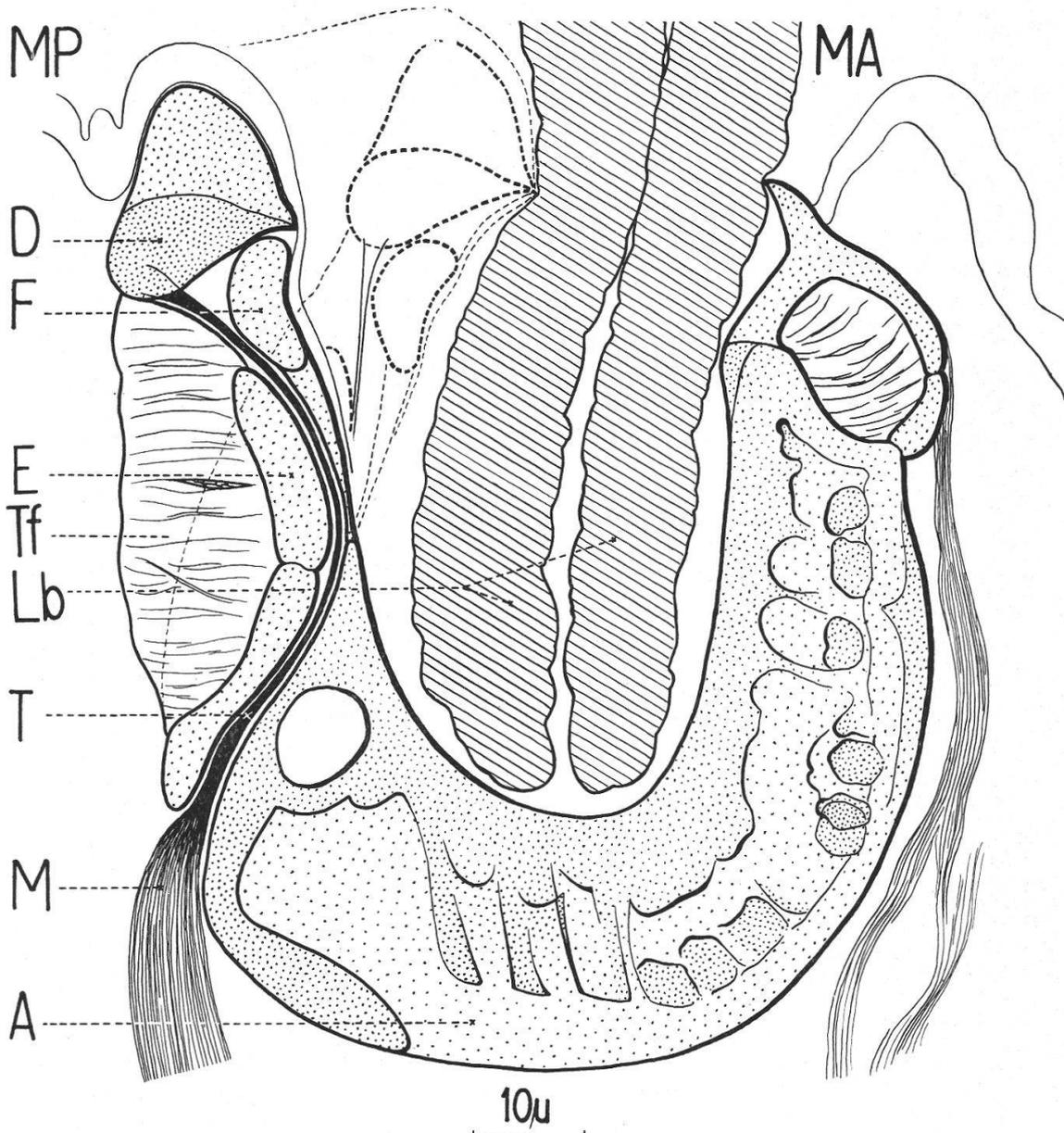


Fig. 4. Coupe passant par le plan de symétrie bilatérale de la pinça. A, D, E, F : sclérites (voir le texte) ; Lb : lamelles branchiales de l'hôte ; M : muscle extrinsèque ; MA : mâchoire antérieure ; MP : mâchoire postérieure ; T : tendon du muscle extrinsèque ; Tf : tissu fibreux. En pointillé, mâchoire postérieure de la pinça fermée.

dirigé vers la mâchoire opposée, et s'articulent avec les pièces B par l'intermédiaire d'un sclérite C en forme de clavicule. Les pièces B, enfin, symétriques, longent le bord libre de la mâchoire antérieure et s'incurvent latéralement pour se terminer à la surface interne de la cupule aux centres des deux hémimâchoires postérieures. Ces pièces, en lame de couteau sur leur tiers antérieur, sont creuses sur leurs deux derniers tiers. Leur cavité centrale est en relation avec l'extérieur par quelques très fins pores situés dans la région de l'articulation de ces pièces avec les sclérites C. C'est à ce niveau également qu'une expansion lamellaire,

borde chaque sclérite B, expansion (fig. 3) dont les limites se définissent aisément par une coloration spécifique des scléroprotéines. La surface d'insertion des prismes du tissu fibreux, côté interne de la cupule, s'en trouve ainsi augmentée ; ce dispositif de renforcement confère à la base de l'articulation son indispensable stabilité.

C'est à propos des sclérites que semble devoir être mentionnée, à la surface de la membrane interne, la présence de certains épaissements dont nous n'avons pu éclaircir la nature (scléroprotéines, cuticule, replis de la membrane ?) en nombre variable (jusqu'à une dizaine sur de grosses pinces) et perpendiculaires au plan de symétrie de la pince. Ces épaissements n'ont malheureusement pu être identifiés sur les clichés d'ultrastructure de la pince. Y aurait-il lieu d'y voir une homologie avec les rangées de petits sclérites de la pince de *Cyclocotyla bellones* (*Diclidophoridae*) (21) ?

Les muscles extrinsèques à la pince représentent le troisième élément de la pince à considérer. Nous envisagerons le situs de ces muscles en corrélation avec leur fonction.

Au tendon T, s'insérant sur les sclérites D, fait suite un muscle adducteur externe qui, passant sous la pince, se divise en trois branches et non deux comme l'indique OWEN. (LLEWELLYN en observe deux également, chez *Discocotyle sagittata*.) Celles-ci rejoignent la musculature périphérique ventrale, pour la branche la plus longue, dorsale, pour les deux autres (fig. 5). De la branche dorsale antérieure M² s'élève une branche musculaire M⁴ venant s'insérer sur les sclérites lamellaires externes de l'extrémité antérieure du sclérite médian. Il ressort clairement de cette disposition que la contraction des quatre branches musculaires extrinsèques entraîne l'occlusion de la pince (en pointillé, fig. 4), tout en maintenant son orientation par l'effet compensatoire de la branche M⁴.

Les branches musculaires dont l'insertion est ventrale (M¹) sont courtes au moment de la formation de la pince. Par la suite, le développement d'une nouvelle pince (antérieure à la précédente), avec la disparition de la musculature périphérique sous-jacente qu'il implique, oblige la branche ventrale du muscle de la pince plus âgée à s'allonger en direction antérieure. C'est ainsi que chez l'adulte, la branche M¹ de la première pince (pince postérieure extrême d'une des rangées du hapter) passe sous les deuxième, troisième et quatrième pinces, avant de s'insérer dans la musculature périphérique ventrale (fig. 5).

L'axe des branches ventrales M¹ des pinces en formation est repoussé latéralement (et antérieurement) par rapport à l'axe des branches pré-existantes.

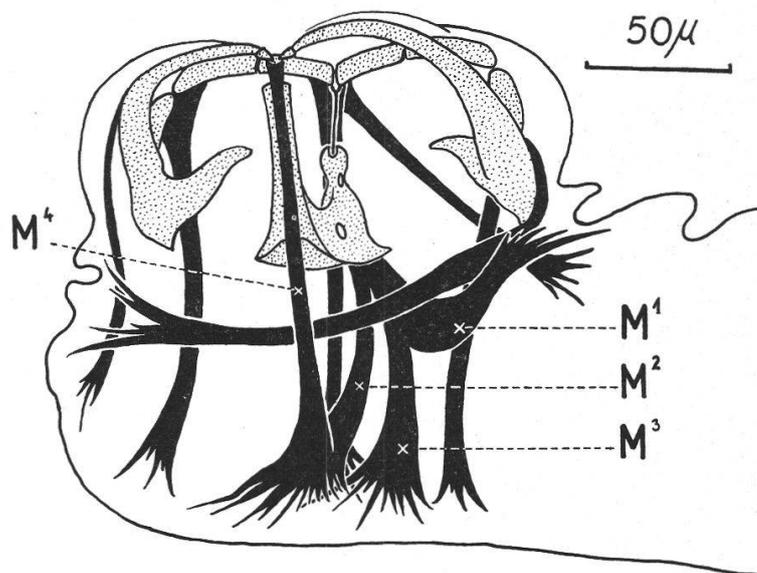
Il peut paraître curieux que le parasite ait à soutenir une contraction musculaire permanente pour demeurer fixé à son hôte. En est-il bien ainsi ?

La poussée rythmique du courant d'eau de respiration de l'hôte sur

Les muscles adducteurs intrinsèques, reliant les sclérites B et C, présents chez *Discocotyle sagittata* (39) (OWEN les signale chez *Diplozoon* également), ont fait l'objet de recherches minutieuses mais vaines. Leur absence s'explique du reste suffisamment par le fait de la rigidité du complexe B-C.

Outre la musculature s'insérant sur la pièce médiane responsable de l'occlusion de la pince, existent deux systèmes musculaires déterminant l'orientation, l'ouverture et l'exsertion de l'organe. L'un d'entre eux, dont nous avons renoncé à reproduire la disposition anatomique, est représenté par une multitude de micro-faisceaux musculaires, plus ou moins anastomosés les uns aux autres et formant un réseau contractile qui s'insère principalement sur les sclérites marginaux de la pince. Ce système musculaire doit trouver son origine parmi les différentes couches circulaire, oblique et longitudinale de la musculature périphérique. Deux festons de trois brides chacun, reliant les huit pièces B, latéralement, de part et d'autre d'une rangée de pinces, représentent les régions où ces faisceaux sont les plus denses. Ici, leur fonction d'orientation individuelle des pinces, de même que leurs exsertions, paraît hors de doute. Le second de ces systèmes musculaires se compose de faisceaux compacts ; leur disposition dissymétrique semble résulter du décrochement des plans de symétrie du Ver et de la pince ; nous n'insisterons pas au sujet de leurs différents effets sur l'ouverture et l'orientation de la pince, qui se déduisent de la figure 7.

Fig. 7. Semi-schématiquement : détail de la musculature principale d'une pince obtenu par reconstitution à partir de coupes sériées transversales. (4^e pince gauche en vue antéro-postérieure d'un Ver adulte de Brême.) M¹, M², M³, M⁴ : branches musculaires médianes de la pince en question.



Il paraît très vraisemblable, à première vue, que la portion proximale des sclérites B, apposée à la surface interne de la pince, joue en tant que ressort de torsion écartant les mors de la pince lorsque la traction antagoniste exercée par le système de muscles extrinsèques sur le tendon médian ne contrecarre pas cet effet. Cette interprétation est corroborée par le fait que les sclérites B sont excavés dans leur portion proximale, ce qui donne à penser que ces pièces, rigides dans leur segment marginal, se montrent plus flexibles dans leur extrémité profonde. Pourtant, les coupes sagittales de Vers fixés ne démontrent pas la chose : jamais nous

n'avons observé le tissu fibreux d'une pince, en place sur le tissu branchial, repoussé par l'extrémité profonde des sclérites B. Remarquons en outre que pour assumer cette fonction supposée, les extrémités profondes des sclérites B devraient au moins atteindre la ligne de traits interrompus (fig. 3) représentant la charnière théorique de la mâchoire mobile, ce qui n'est pas le cas.

LLEWELLYN, dans ses travaux sur les pinces de différents *Polyopisthocotylea*, ne se prononce pas quant à la fonction — qui nous semble primordiale — de l'organe cupuliforme composant les parois et le fond de la pince.

Cet organe, bien qu'anuéclé (mais nous avons vu qu'il se trouve en connexion avec des cellules neuromusculaires), nous a paru nettement contractile. En voici des preuves :

L'observation sur le vivant de la contractilité de l'organe cupuliforme est réalisée sur de jeunes couples dont la motilité de l'extrémité postérieure est plus forte que celle de couples adultes (l'observation suivant immédiatement l'extraction du Ver est de première nécessité). Par effleurement de la rangée de pinces avec un cil dégraissé, il est ainsi possible de reconstituer la succession des mouvements de préhension d'une pince sur une extrémité postérieure fraîchement sectionnée au niveau de la soudure entre les deux individus : la figure 8 montre tout

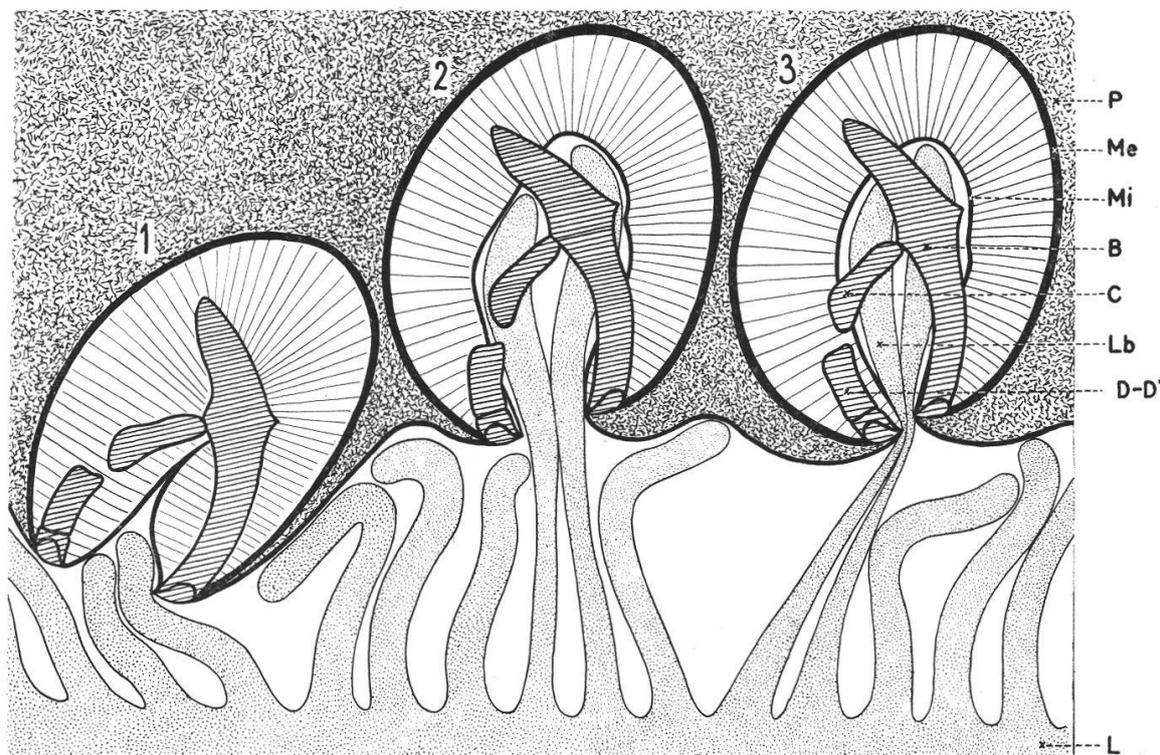


Fig. 8. Fonctionnement de la pince, décomposé en trois temps. 1 : exsertion de la pince, la lumière de celle-ci s'efface ; 2 : rétraction de la pince et mouvement de succion des lamelles branchiales ; 3 : occlusion des mâchoires emprisonnant l'extrémité des lamelles branchiales. B, C, D-D' : sclérites bordant les mâchoires ; L : lame branchiale ; Lb : lamelle branchiale ; Me : membrane externe délimitant le tissu fibreux ; Mi : membrane interne ; P : parenchyme.

d'abord l'exsertion de la pince. La cavité de celle-ci s'efface simultanément par un effet, semble-t-il, de décontraction complète des fibres prismatiques. Certaines fibres, d'orientation oblique, contribuent peut-être par leur seule contraction, à l'effacement de la cavité de la pince. Un mouvement de succion est ensuite déterminé par la contraction de l'ensemble des fibres prismatiques, accompagné du retrait de la pince et de son occlusion (contraction des muscles extrinsèques) sur le substrat fortement maintenu par les mors de la pince. C'est sur l'appui de la membrane externe non élastique et par la contraction simultanée de la totalité des fibres prismatiques que la cavité de la pince passe de l'état virtuel à son volume maximum.

Nous n'avons pu observer les mouvements de déplacement d'adultes sur leur support normal ; néanmoins, la succession des mouvements de préhension a pu être observée pour chaque pince d'une même rangée, sur des Vers détachés de la branchie. Les tentatives de préhension des différentes pinces ne sont pas livrées au hasard, mais se produisent dans un ordre postéro-antérieur, c'est-à-dire de la première à la quatrième pince en une demi à deux secondes environ.

Il ressort de ces observations que l'organe cupuliforme, bien que strictement anucléé (il est par là difficile de le considérer en tant que tissu musculaire typique), fait preuve d'une incontestable contractilité¹. Par souci d'une démonstration plus objective, nous avons réalisé *in vitro* la contraction de cet organe selon les méthodes de SZENT-GYÖRGYI (57).

On sait les effets de contraction de l'ATP (adénosine-triphosphate) sur l'acto-myosine, la myosine jouant le rôle d'enzyme de déphosphorylation de l'ATP et libérant ainsi l'énergie manifestée dans la contraction musculaire. Après l'avoir isolée par dissection, une pince est mise à sécher à l'air quatre heures durant, sur lame creuse. Une macération de 48 heures à + 4° C en glycérine pure tamponnée au pH7 met en solution l'ATP encore présent dans le tissu. La pince est ensuite passée dans plusieurs bains aux concentrations de glycérine décroissantes pour aboutir à une solution pure de KCl isotonique tamponnée. L'adjonction d'une solution d'ATP de 2.10^{-3} molaire détermine aussitôt une contraction des fibres prismatiques qui se traduit, dans son ensemble, par une augmentation du volume de la cavité de la pince.

Signalons en outre que la contraction de l'organe cupuliforme produite par l'ATP sur des pinces dont tous les muscles extrinsèques avaient été sectionnés, n'a pas induit de mouvements des sclérites les uns par rapport aux autres : puisque seul le volume de la cavité de la pince s'est modifié, il faut admettre que seuls les muscles extrinsèques actionnent les différentes pièces sclérifiées ; il paraît peu probable, après les bains ramollissants prolongés dans la solution de KCl, que les articulations aient gardé l'ankylose provoquée par la déshydratation préalable.

Il paraît hors de doute que les fonctions du tissu cupuliforme se limitent à la capture, par succion, des bords libres des lamelles branchiales. Dès que ces dernières sont en place dans la cavité de la pince, le

¹ Et non comme le considèrent YIN et SPROSTON (64, p. 83) « ... the wall of the clamp-capsule, not in itself contractile... »

système d'occlusion par la contraction de la musculature extrinsèque assume alors la fixation définitive. Il ne faut donc voir dans la fonction de l'ensemble des prismes contractiles qu'une action temporaire strictement délimitée, ne déterminant que la capture des lamelles de l'hôte.

Les crochets

A son éclosion, l'oncomiracidium de *Diplozoon* ne comporte pour toute armature qu'une seule paire de crochets, médians et articulés, dont on retrouve la présence homologue chez les représentants des *Discocotylidae* et *Microcotylidae*. La paire de pinces complétant le hapter de la larve libre semble compenser chez *Diplozoon* l'absence des classiques crochets à conducteur. On sait que — chez certaines espèces des familles susmentionnées tout au moins — les crochets marginaux tombent lors de la métamorphose du hapter larvaire, pour être remplacés par des pinces. Chez *Diplozoon*, cette métamorphose post-larvaire se limite à l'apparition des deuxième, troisième et quatrième paires de pinces. Ainsi, nous avons été conduit à supposer que la transformation du hapter devait débiter dans la période embryogénique. Mais ni les embryons écrasés dans leur coque protectrice à différents stades de leur développement, ni les centrifugations du fond des cristallisoirs d'incubation ne nous permirent de retrouver d'hypothétiques crochets à conducteur rejetés par la larve avant son éclosion. Ces deux méthodes sont certes peu satisfaisantes : seule une étude embryologique, qui n'a pas été entreprise dans le cadre de ce travail, serait à même de résoudre cette question.

La larve libre a la faculté de protracter ses crochets — lors de la nage active — et de les rétracter — lors des reptations sur le fond, quelques heures après l'éclosion, ou après s'être dûment fixée par ses pinces à son hôte. La figure 9 rend compte de l'extension des mouvements des

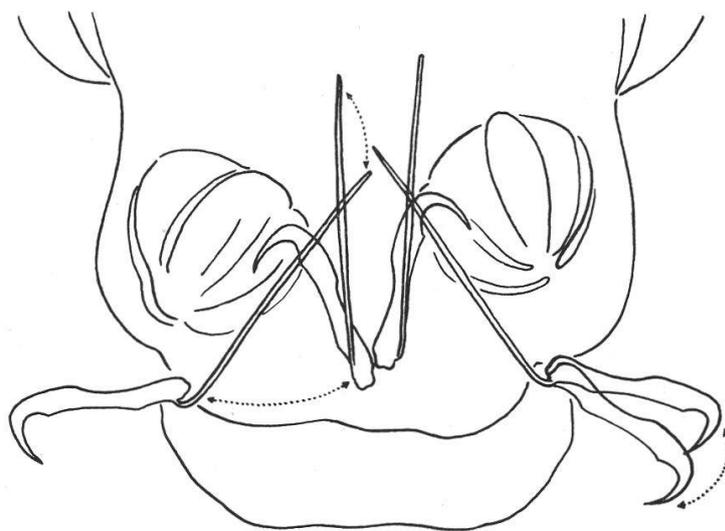


Fig. 9. Position du crochet rétracté et protracté (à gauche) et les mouvements d'oscillation du fléau (à droite) chez l'oncomiracidium. (Les crochets ont été ramenés en position horizontale.)

crochets (voir aussi fig. 30 A, où les crochets, protractés, sont vus de profil). Une rapide oscillation de faible amplitude anime fréquemment le fléau lors des phases de nage très active. Quelle que soit leur position, le manche et le fléau d'un crochet sont toujours compris dans un même plan, plus ou moins incliné dorso-latéralement et antéro-postérieurement, selon le degré d'exsertion de l'organe. Le manche du crochet est entièrement compris dans les tissus du hapter ; en position protractée, le fléau ne laisse ressortir que les trois quarts de sa lame terminale, la partie proximale étant coiffée d'une expansion cuticulaire souple et transparente (fig. 10). Nous avons tenté sans grand succès de comprendre le

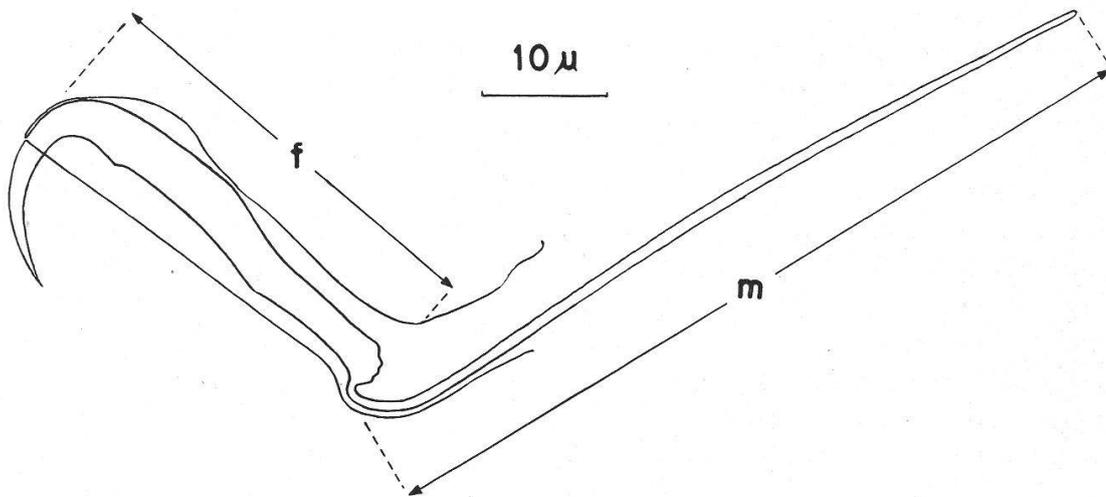


Fig. 10. Crochet d'oncomiracidium après l'écrasement. f : le fléau ; m : le manche. La membrane coiffant le fléau a été rajoutée telle qu'elle apparaît avant l'écrasement.

mécanisme responsable des mouvements des crochets ; certains éléments de la musculature périphérique dorsale s'insèrent sur le manche, notamment sur sa partie proximale (muscles rétracteurs).

La fonction des crochets se limite, chez *Diplozoon*, à maintenir momentanément l'oncomiracidium en place au niveau branchial, de manière que les pinces puissent se substituer à ce premier moyen d'accrochage. A quelques reprises, il nous fut possible d'observer de jeunes *Diporpas* — venant de se fixer par leurs deux pinces au tissu branchial — dont un crochet, piqué sur l'épithélium, contribuait encore à la fixation de la larve. Très rapidement (cinq minutes environ après la fixation au Poisson, cf. p. 122), les crochets de la *Diporpa* se rétractent entièrement dans les tissus de la région postérieure et n'ont plus par la suite la faculté d'être protractés. Une *Diporpa* à deux paires de pinces montre déjà ses crochets profondément rétractés dans le parenchyme du hapter, dans leur position caractéristique, les fléaux renversés et allongés contre le manche. A l'encontre des observations de LLEWELLYN sur *Discocotyle* (39), chez qui les crochets à fléau contribuent, dans une faible mesure il est vrai, à fixer l'adulte à la branchie, nous avons toujours retrouvé chez

Diplozoon adulte les crochets complètement noyés dans le parenchyme (fig. 5). Apparemment, les éléments musculaires s'insérant sur le manche ont complètement régressé à ce stade.

Des précisions au sujet de la méthode de mensuration des crochets et de la valeur de ce caractère en systématique sont indiquées en pp. 142 et 146. Les valeurs moyennes de la taille des crochets s'inscrivent entre 62 et 95,5 μ . Aucune particularité morphologique du crochet ne permet de différencier *Diplozoon* spécifique du Vengeron de la forme inféodée à la Brême.

PARTICULARITÉS DU HAPTEUR

Morphologiquement, la forme de *Diplozoon* inféodée à la Brême se distingue au premier coup d'œil de celle inféodée au Vengeron, par certains caractères de la partie postérieure qui concernent le hapter (fig. 36). Ce sont les six à neuf crêtes transversales ventrales, disposées régulièrement le long du segment recelant les appareils reproducteurs et la « cuillère » à concavité ventrale se situant entre la dernière crête postérieure et la quatrième paire de pinces. N'apparaissant qu'à la maturité du Ver, ces deux particularités anatomiques contribuent à fixer le Ver à son hôte : les crêtes transversales jouent le rôle de « griffes » s'engrenant entre les lamelles branchiales ; d'après la disposition des fibres musculaires transversales de la « cuillère » et d'après des observations sur le vivant également, la région s'étendant entre le testicule et les rangées de pinces est susceptible d'adhérer à la surface branchiale recouverte de mucus, à la manière d'une ventouse. La forme spécifique du Vengeron se montre toujours absolument dépourvue de ces caractères morphologiques externes. Il nous semble exagéré de vouloir y reconnaître l'explication de la fréquence plus élevée du parasite chez la Brême que chez le Vengeron, d'autant plus que, chez la forme spécifique du Vengeron, un effet compensatoire se manifeste par des pinces de dimensions plus grandes.

L'asymétrie du hapter

Comme l'observe OWEN (44), l'asymétrie du hapter et du cotylophore s'observe régulièrement chez le Ver adulte (quel que soit l'hôte), asymétrie découlant du fait que les deux rangées de pinces d'un Ver occupent des niveaux différents à la surface de la lame branchiale. Les plans de symétrie des deux rangées de pinces restent parallèles à l'axe de la lame. Le cotylophore de ce fait est étiré obliquement ainsi qu'il ressort de la figure 11. LLEWELLYN (39) signale une asymétrie semblable chez *Discocotyle*. Mais, alors que chez l'hôte (*Salmo trutta*) de ce Monogène, l'étroitesse des lames branchiales ne semble pas permettre la fixation d'une paire (homologue ou non) de pinces sur un même niveau lamellaire (cause directe de cette asymétrie), chez *Diplozoon*, le manque de place pour deux rangées de pinces fixées de front sur la même lame branchiale, ne peut être que rarement invoqué ; dans la majorité des cas

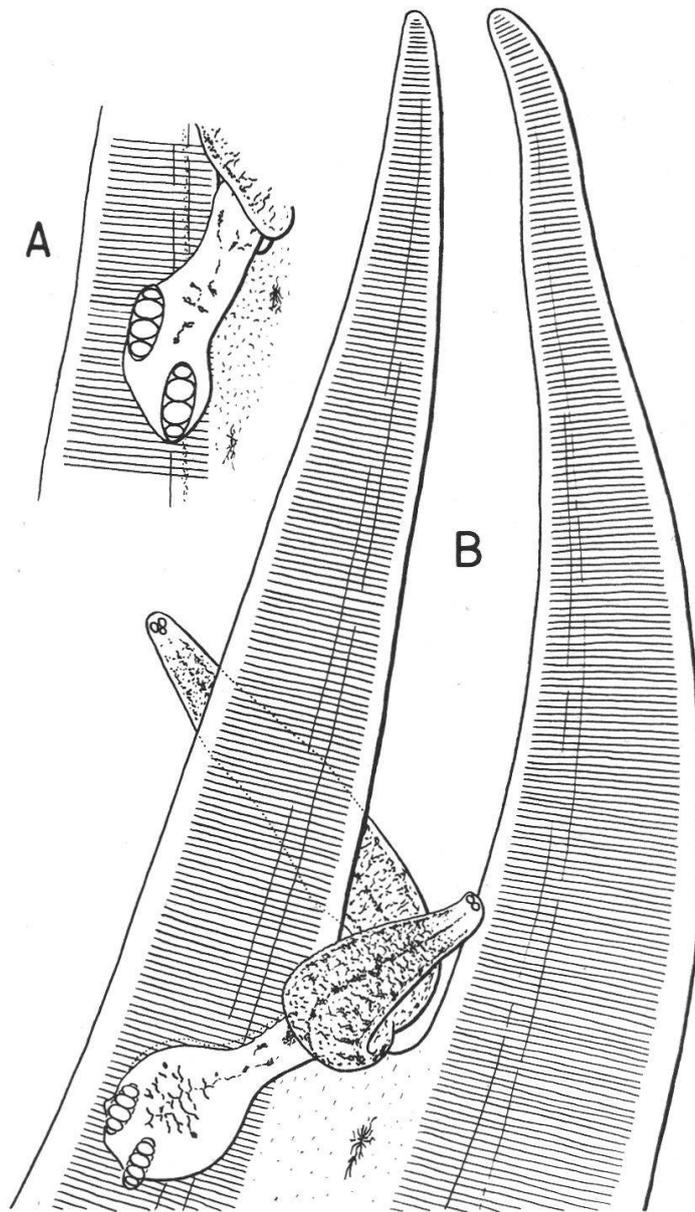


Fig. 11. Par sections transversales dans l'arc branchial, deux lames branchiales ont été disséquées, qui portent un couple de *Diplozoon* adulte, fixé sur une seule lame. Parasites spécifiques : en A, du Vengeron (absence de « cuillère », pinces bien développées); en B, de la Brême (« cuillère » et crêtes transversales présentes, pinces peu développées). Les pinces sont vues « par transparence ».

en effet, la quatrième pince de la rangée postérieure agrippe les mêmes lamelles branchiales que la première pince de la rangée antérieure. Quelle est alors la raison du décalage des rangées de pinces chez *Diplozoon* ? On observe tout d'abord que lorsque le couplet est fixé sur une même lame branchiale, la rangée antérieure de pinces occupe régulièrement le bord externe — côté fente branchiale — de la lame, alors que la rangée postérieure est fixée sur le bord interne — côté septum interbranchial. Les hémibranchies externe et interne d'un même arc peuvent servir de support au couplet : l'attitude décrite ci-dessus est la même dans l'un et l'autre cas. On comprend que les parties postérieures des partenaires d'un couplet campé sur la selle que lui offre le septum interbranchial, ne puissent s'aligner avec l'axe des lames ; l'inclinaison de la moitié postérieure des partenaires en place sur la branchie accuse un angle de 30° à 40° par rapport à l'axe de la lame branchiale. Le bord libre des lamelles

branchiales étant perpendiculaire à cet axe, il est évident que les rangées de pinces auront à pivoter sur leur base pour compenser cet angle ; ainsi, les pinces pourront saisir correctement les lamelles. L'écartement des rangées de pinces oblige donc celles-ci à se fixer avec un certain décalage : géométriquement, l'écartement des deux rangées, le décalage entre celles-ci et l'angle sus-mentionné dépendent strictement les uns des autres.

Remarquons que chez l'adulte les asymétries des régions postérieures des deux individus d'un couple fixé sur une même lame branchiale offrent une symétrie bilatérale par rapport au plan de symétrie passant par la lame.

L'asymétrie de la région postérieure disparaît totalement chez les Vers fraîchement détachés de la branchie et projetés à la pipette dans un fixateur chaud. Pour conserver l'asymétrie, il sera nécessaire de congeler la branchie infestée puis de la dégeler dans un fixateur. L'asymétrie, n'est donc pas anatomique ; elle est secondairement induite par la position du Ver sur son hôte et par l'inclinaison des parties postérieures des deux partenaires, résultant de l'accouplement permanent. Elle peut être facultativement « droite » ou « gauche ».

L'asymétrie du cotylophore des *Diporpas* s'observe rarement : elle paraît être induite par les mouvements des larves, postérieurs à la mort de l'hôte.

Tératologie du hapter

Hormis l'unique cas d'un organe buccal atrophié, rencontré chez un jeune couple, aucun caractère tératologique touchant d'autres régions que le hapter n'est à signaler. (Nous reparlerons de tératologie à propos d'œufs issus d'adultes détachés expérimentalement de la branchie.)

Ce n'est que vers la fin de nos recherches que nous nous sommes rendu compte de l'intérêt que pouvait représenter l'étude rigoureuse de la fréquence des différentes anomalies en relation avec le conditionnement externe, l'origine et l'âge du matériel considéré.

Dans les conditions naturelles, les malformations du hapter sont plus rares que dans celles du laboratoire. Une basse température, lors de l'embryogenèse, est un facteur évident, responsable des diverses malformations du hapter. Ainsi, par exemple, l'incubation des œufs, retardée dès la ponte par un abaissement de la température à 4° C, induit des anomalies numériquement proportionnelles à la durée du séjour en glacière (pouvant atteindre environ le tiers des larves encore susceptibles d'éclorre après 2 mois et demi de ce traitement !) ; les températures de 23° C et plus durant l'incubation semblent également favoriser les malformations du hapter.

Il n'est pas exclu que les malformations observées relèvent parfois de causes génétiques. Pourtant, nous inclinons à croire que la grande majorité d'entre elles — sinon toutes — dérivent de facteurs externes dont l'incidence eut lieu dans la période embryogénique. Les causes telles que lésions superficielles dues à des agents externes (débris de coquillages, *Saprolegnia*, etc.) nous semblent être à rejeter.

L'armature anormale paraît être un facteur important défavorisant la survie du parasite. En effet, sur plusieurs centaines de Vers examinés, quatre partenaires adultes seulement ont été trouvés porteurs d'un seul crochet (trois d'entre eux présentaient conjointement une malformation d'une pince de la première paire) ; chez l'oncomiracidium, la formation aberrante de l'armature représente le caractère tératologique le plus fréquent. Les anomalies « par excès » sont plus rares que celles « par défaut », les duplications bilatérales étant tout à fait exceptionnelles. La figure 12 représente les différents types de malformations des crochets observés.

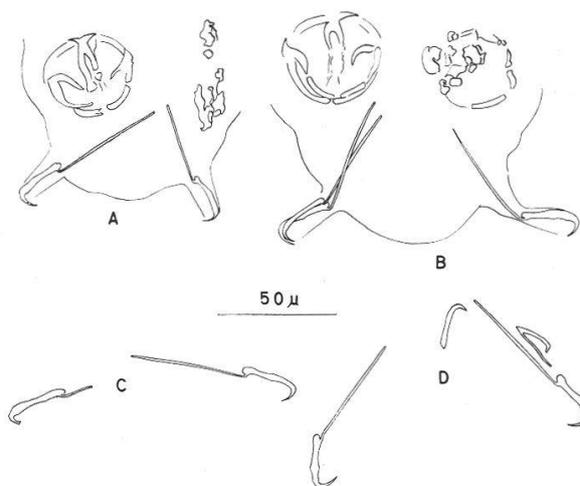


Fig. 12. Quatre cas de happeurs tératologiques d'oncomiracidiums pressés entre lame et lamelle.

Les cas de tératologie du happeur chez l'adulte se laissent classer de la manière suivante, selon leur fréquence d'apparition :

- 1° malformation d'une des deux premières pinces (A et B, fig. 12) ;
- 2° malformation d'une pince de la deuxième paire ;
- 3° développement incomplet d'une pince (souvent de la troisième paire) ;
- 4° absence d'une pince (il est impossible de préciser laquelle) sur l'une des deux rangées.

Aucune malformation symétrique des pinces n'a été découverte si ce n'est le développement incomplet bilatéral de la quatrième paire chez un partenaire d'un couple de deux ans au moins, trouvé sur une Brème.

Enfin, à propos de la pince, aucun cas de tératologie « par excès » n'a pu être décelé, ce qui démontre à quel point la fixité dans la détermination génétique du nombre de pinces (quatre paires) est rigoureuse chez les Discocotylidés, contrairement à ce que l'on rencontre chez *Diplostrema* Tripathi et autres Microcotylidés et Gastrocotylidés.

L'appareil digestif

ANATOMIE ET HISTOLOGIE

L'appareil digestif se compose de la bouche, d'un vestibule péripharyngien, du pharynx et de l'intestin.

La bouche et ses annexes

La bouche (fig. 13) est ventrale et subterminale. Au repos, la lèvre inférieure affecte la forme d'un U, dont l'extrémité des branches atteint le niveau antérieur des organes buccaux, lorsqu'on observe le Ver par sa face ventrale.

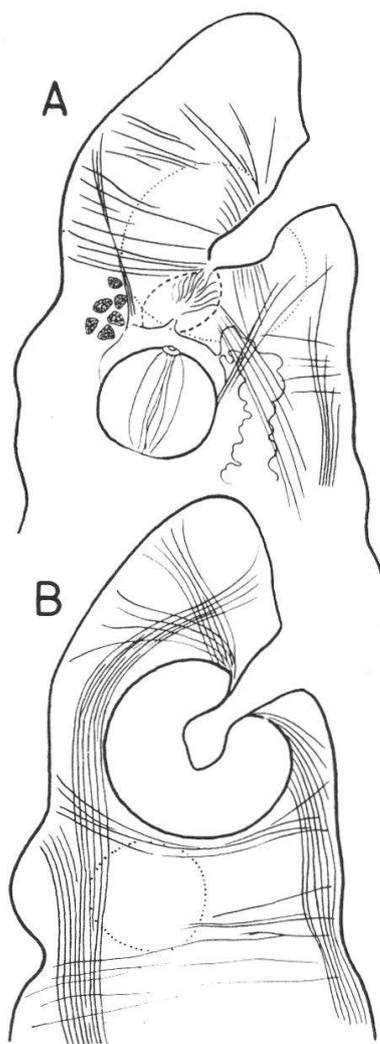


Fig. 13. Schéma de la musculature de l'extrémité antérieure reconstituée sur la base de coupes sériées sagittales. A : sur le plan de symétrie bilatérale ; B : au niveau d'un organe buccal.

Ces organes chez les Monogènes ont été plus d'une fois assimilés aux ventouses buccales des Trématodes. Ils s'en distinguent pourtant fondamentalement, ne serait-ce que par leur histologie et leur physiologie (voir ci-dessous). Afin d'éviter les confusions, nous leur réservons ici le terme, peu qualificatif il est vrai, d'organes buccaux.

Les organes buccaux, de forme extérieure sphéroïdale, sont constitués d'un tissu fibreux formé de prismes de disposition radiaire, contractiles (leur contractilité a été démontrée *in vitro* par l'action de l'ATP : méthode, cf. p. 77), s'étendant entre deux limitantes anhistes, externe et interne ; la lumière de l'organe buccal est délimitée par la cuticule recouvrant la limitante interne. On le voit, la structure de cette formation rappelle celle de l'organe cupuliforme de la pince. N'ayant pu comparer l'ultrastructure des prismes des organes buccaux avec celle des prismes constituant la paroi de la pince, nous nous abstenons de nous prononcer sur les éventuels effets de convergence ou sur la stricte identité histologique de ces éléments contractiles.

L'organe cupuliforme de la pince est en connexion avec des cellules neuromusculaires, alors que chez l'organe buccal les fibres nerveuses s'insinuant dans le tissu fibreux semblent provenir directement des ramifications de troncs nerveux secondaires, issus eux-mêmes des centres ganglionnaires post-pharyngiens. Il n'existerait donc pas de relais intermédiaires assurés par des cellules de type neuromusculaire.

La cavité des organes buccaux, polyédrique, recèle un bourrelet en fer à cheval appliqué sur la membrane interne (fig. 14), à moins qu'il ne s'agisse d'un épaissement de cette dernière ; une fine cuticule recouvre cette formation énigmatique.

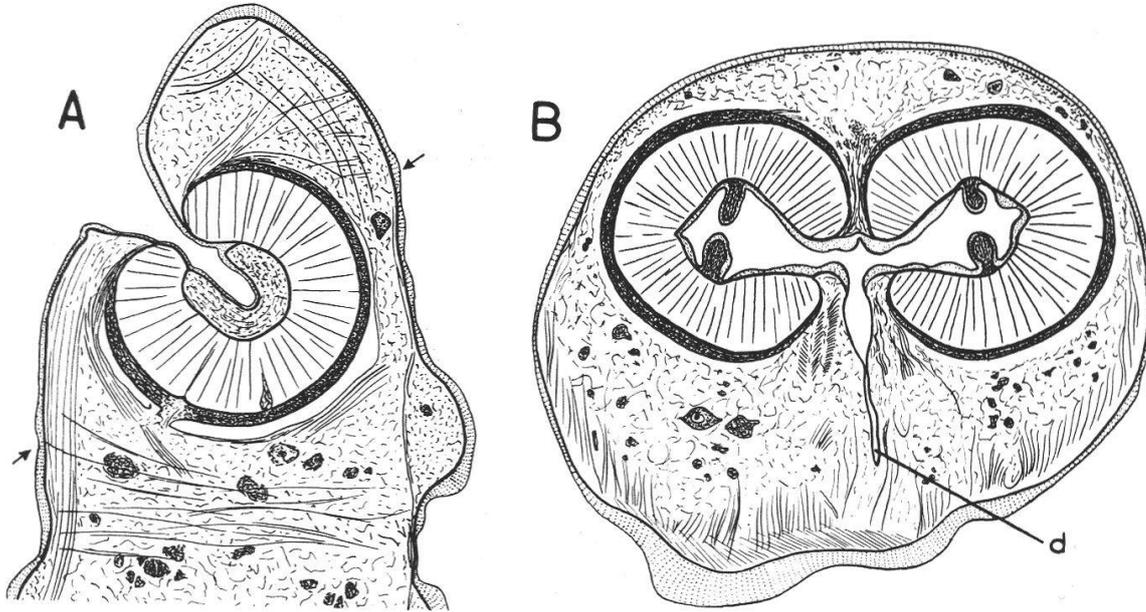


Fig. 14. A : coupe sagittale au niveau d'un organe buccal, passant par l'épaississement en fer à cheval. Au-dessous, légèrement à gauche, une connexion nerveuse se rendant au tissu prismatique. Les flèches indiquent le plan de coupe, en B. B : coupe oblique antéro-postérieure de la région céphalique au niveau des organes buccaux. On distingue ventralement le passage du vestibule péripharyngien à la cavité buccale. — d : extrémité supérieure du canal bucco-intestinal.

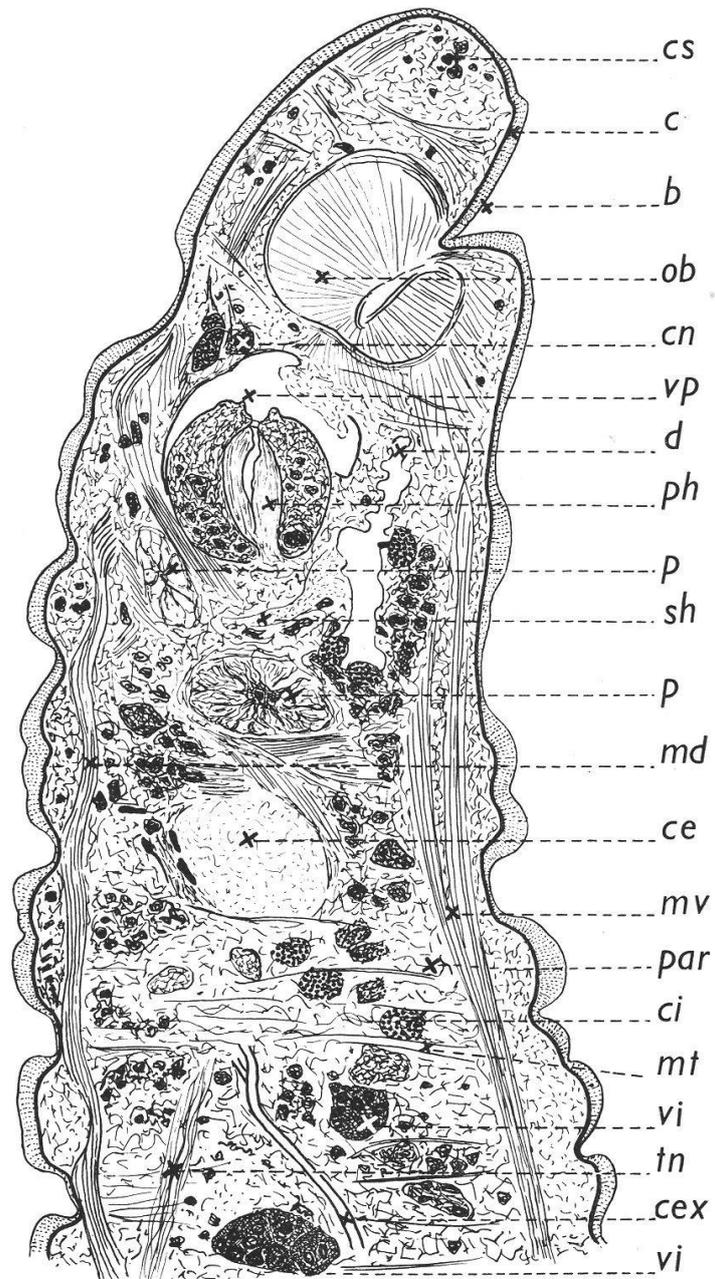
Le diamètre des organes buccaux, de 25μ chez l'oncomiracidium, atteint, chez les adultes de 2 ans au moins, 105μ (forme inféodée au Vengeron) et 150μ (forme inféodée à la Brème) (cf. fig. 38).

Un canal, virtuel au repos, dont la lumière difficile à définir donne l'impression d'être obstruée par de minuscules villosités orientées d'avant en arrière, fait communiquer la cavité buccale proprement dite avec le vestibule péripharyngien (région limitée par une ligne de traits interrompus, fig. 13 A).

Le vestibule péripharyngien

Cette cavité (vp, fig. 15) est rarement virtuelle ; au repos, elle prend l'aspect d'une cloche coiffant l'hémisphère antérieur du pharynx. Le vestibule péripharyngien est délimité par un plafond concave, percé en son centre du canal virtuel mettant le vestibule en communication avec la cavité buccale ; le canal bucco-intestinal débouche sur le côté ventral de cette cavité (voir plus loin). Enfin, par le centre de son plancher convexe, le vestibule péripharyngien est en relation avec la lumière pharyngienne.

Fig. 15. Coupe sagittale légèrement oblique de l'extrémité antérieure d'un Ver adulte provenant d'une Brème; b : bouche; c. cuticule; ce : masse ganglionnaire nerveuse; cex : canaux excréteurs; ci : cellule pigmentaire intestinale; cn : cellule neuromusculaire; cs : cellules sensorielles; d : canal bucco-intestinal; md : musculature longitudinale dorsale; mt : musculature transversale; mv : musculature longitudinale ventrale; ob : organe buccal; p. paranéphrocyte; par : parenchyme; ph : pharynx; sh : sang de l'hôte en digestion; tn : tronc nerveux (4^e paire); vi : vitellogènes; vp : vestibule péripharyngien.



Le pharynx

Le pharynx est subsphérique. Il est traversé dans le sens antéro-postérieur par un canal, virtuel au repos, reliant le vestibule péripharyngien à l'intestin. La figure 16 rend compte de sa structure histologique : entre deux couches de fibres musculaires circulaires concentriques, reliées par quelques faisceaux musculaires d'orientation radiaire (dans l'hémisphère antérieur principalement), s'interposent des cellules glandulaires piriformes. Celles-ci semblent prendre naissance dans le tiers postérieur du pharynx, s'accroître et déverser, à maturité, leur sécrétion à l'entrée du canal pharyngien. Il est difficile sur coupes de retrouver les fibres musculaires longitudinales très ténues qui, sur le

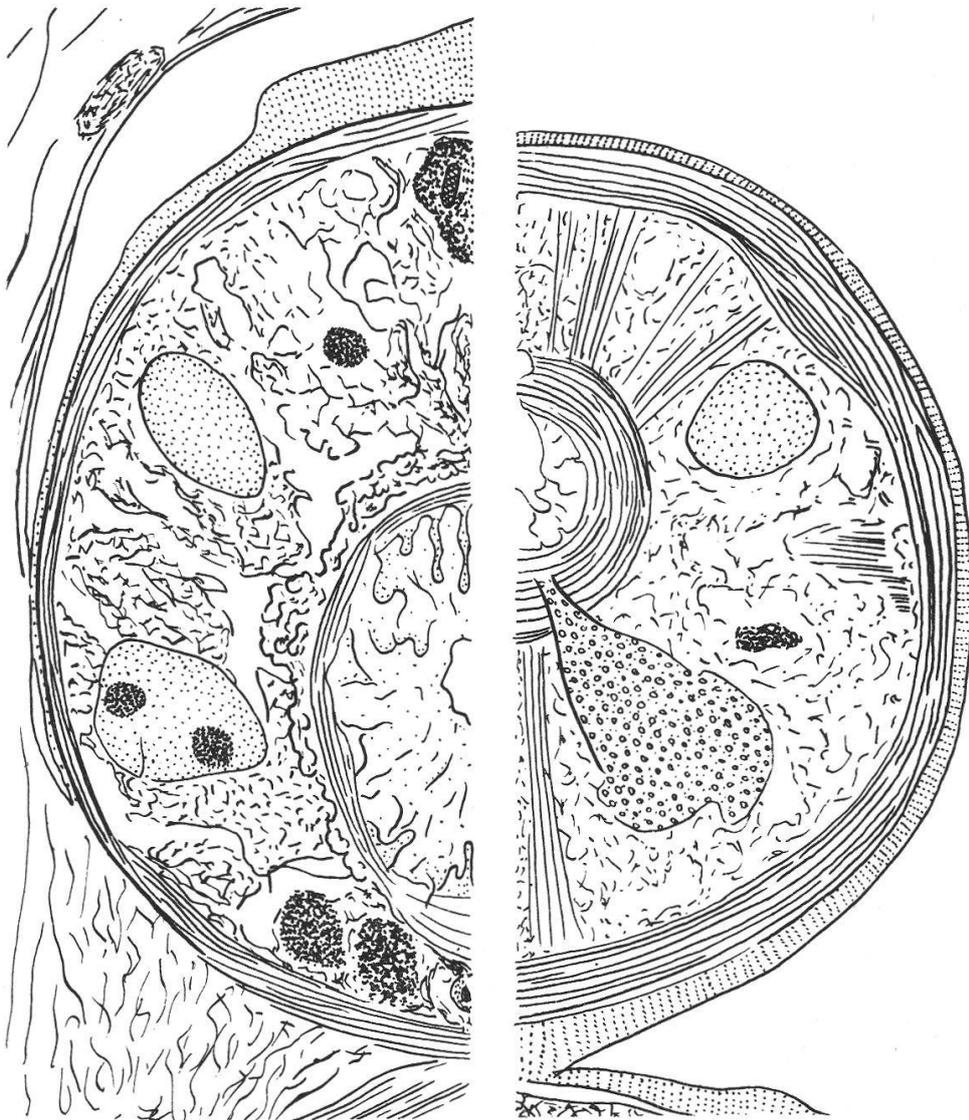


Fig. 16. D'une même série de coupes transversales, demi-pharynx vus, à gauche, au quart postérieur, à droite, juste au-dessous de l'extrémité antérieure du canal pharyngien. En surfaces pointillées ovalaires, les glandes pharyngiennes dont on discerne un canal sécréteur à droite.

vivant, semblent se situer à la périphérie du pharynx. Le revêtement de la lumière du pharynx, d'épaisseur irrégulière (est-il de nature cuticulaire ?), forme, à la partie antérieure de l'organe, un anneau au diamètre variable suivant les contractions de la musculature pharyngienne ; cet anneau est fort bien visible sur le vivant, chez les individus jeunes surtout. Le diamètre du pharynx atteint 33 à 35 μ chez l'oncomiracidium et, chez les adultes de 2 ans au moins, 65 μ (forme inféodée au Vengeron) et 85 μ (forme inféodée à la Brême) (cf. fig. 38).

L'intestin

L'intestin fait suite au pharynx sans interposition d'œsophage nettement différencié. Rectiligne et médian chez le Ver non mature, il est repoussé latéralement par les organes reproducteurs chez l'adulte. Il se termine en cul-de-sac (les Monogènes sont dépourvus d'anus) au niveau des deux dernières paires de pinces environ. De nombreux diverticules s'en échappent (fig. 17) ; on y distingue :

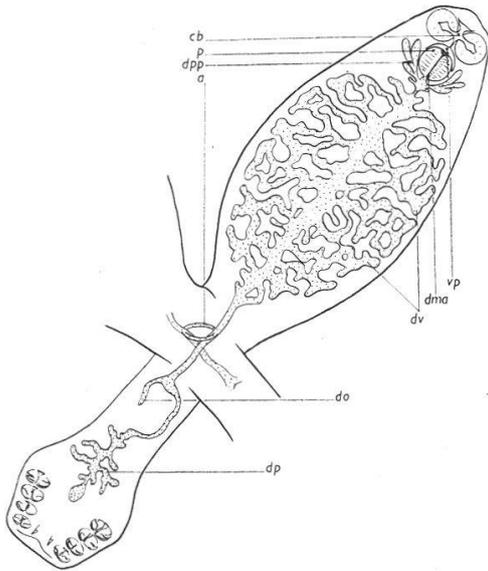


Fig. 17. Morphologie schématisique du tube digestif. a : l'une des anastomoses reliant les tubes digestifs des partenaires du couple ; cb : cavité buccale ; dma : canal bucco-intestinal ; do : diverticule ovarien ; dp : diverticules postérieurs ; dpp : diverticules péripharyngiens ; dv : diverticules disposés en réseau au niveau des vitellogènes.

- A) Le canal bucco-intestinal ; normalement virtuel, il relie ventralement l'intestin au vestibule péripharyngien (fig. 14 B).
- B) Les diverticules péripharyngiens ; leur nombre n'est pas constant en raison de la propension qu'ils montrent à confluer en une seule poche chez les individus de grande taille surtout.
- C) Les nombreux diverticules s'insinuant dans la masse des vitellogènes ; au début de leur formation, chez le très jeune couple, ces diverticules rayonnent tout autour de l'axe intestinal. Par la suite, la partie antérieure du Ver se développe de manière à prendre la forme d'une feuille lancéolée dont la nervure principale représenterait le tube digestif initial et les nervures secondaires les diverticules s'insinuant dans la masse des vitellogènes. Ceux-ci disposés irrégulièrement de part et d'autre de la lumière digestive principale, s'étendent perpendiculairement à cette dernière. D'après les rares dénombrements exacts que nous avons pu faire chez l'adulte, le nombre total de ces diverticules s'élève à 30-35. Dès que les vitellogènes se différencient chez le jeune couple, ces diverticules s'anastomosent entre eux pour former, chez l'individu mature, un réseau dont les mailles sont occupées principalement par les follicules vitellogènes.

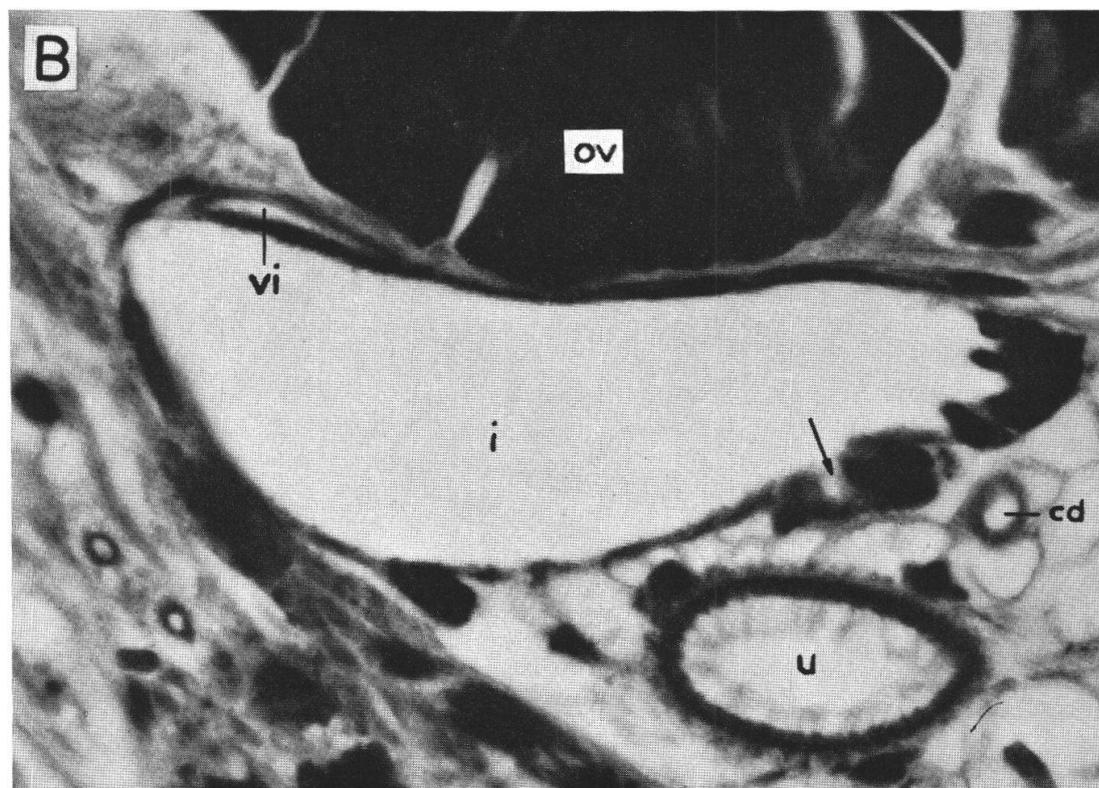
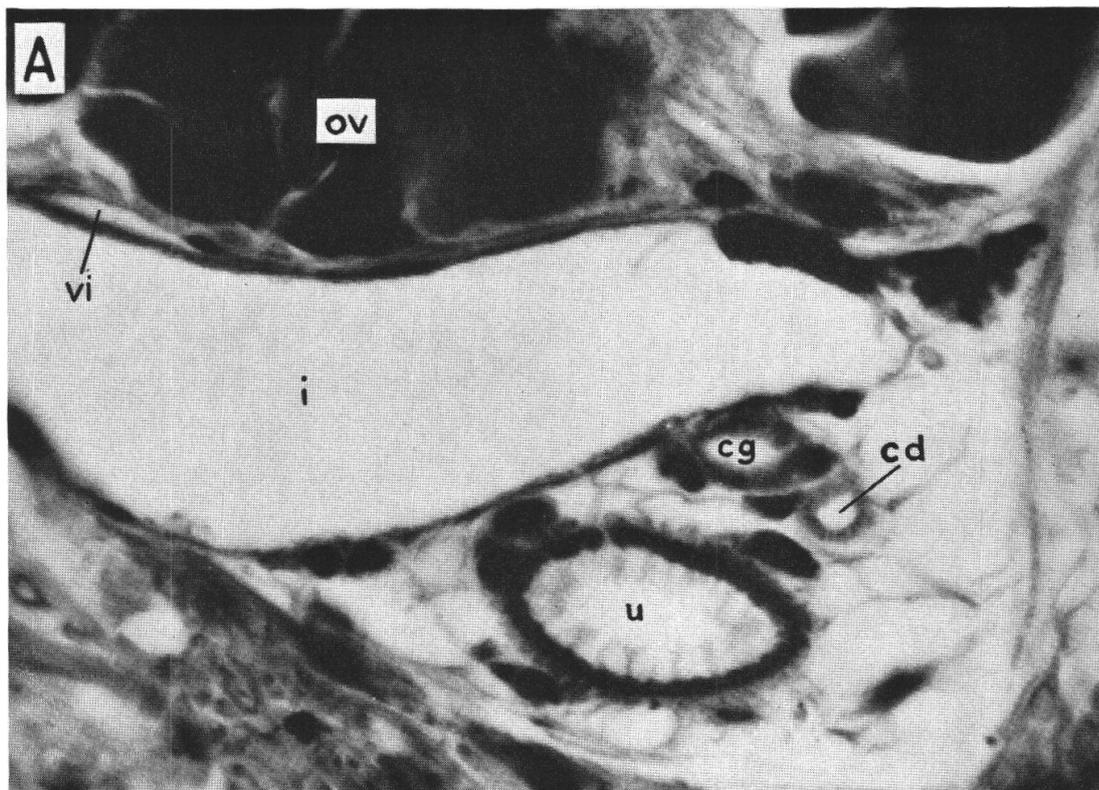


Fig. 18. Coupes transversales au niveau où le canal génito-intestinal s'abouche avec l'intestin. En A, le canal (cg) est encore individualisé. En B (coupe suivante), on devine le lieu de confluence indiqué par la flèche ; cd : canal déférent ; cg : canal génito-intestinal ; i : intestin ; ov : ovaire ; u : utérus ; vi : vitelloducte.

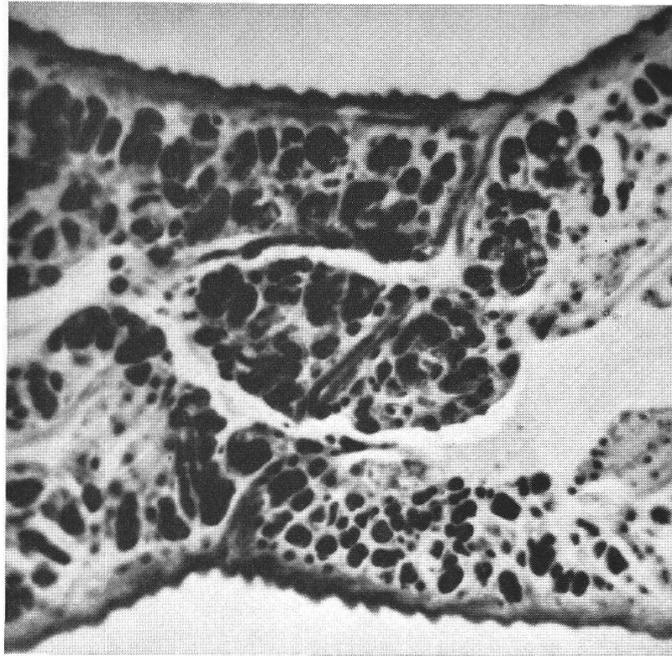


Fig. 19. Coupe dans la région de la soudure, passant par les deux anastomoses que l'on voit traverser la lame musculaire commune aux deux partenaires. (Voir le texte).

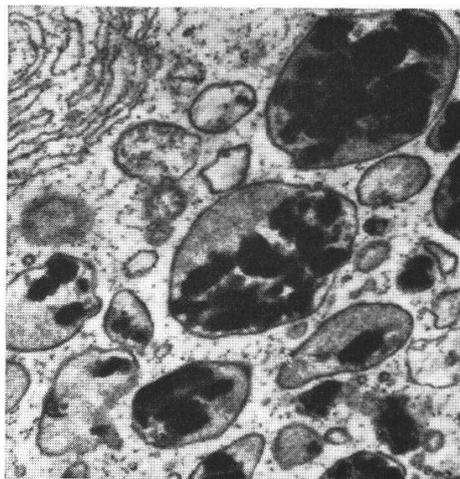


Fig. 20. Ultrastructure des vésicules phagocytaires des cellules intestinales. On discerne les cristaux pigmentaires dérivant de l'hémoglobine de l'hôte. $\times 16.000$. Cliché : Centre de Microscopie électronique de l'Université de Lausanne.

D) Le diverticule ovarien ; se prolongeant dans la partie postérieure, l'intestin, simple et médian au départ, enveloppe l'ovaire dans sa portion antérieure puis bifurque en deux branches. L'une, le diverticule ovarien, gardant sa position médiane, reste appliquée contre l'ovaire et se termine généralement au niveau de la partie postérieure de ce dernier, côté ventral ; c'est dans cette région que le diverticule ovarien s'abouche au canal génito-intestinal (fig. 18 et 28). L'autre branche, principale, chemine en direction diamétralement opposée ; elle contourne latéralement le testicule pour reprendre la ligne médiane, en arrière des organes reproducteurs.

Il arrive parfois que le diverticule ovarien s'anastomose à la branche principale en arrière du testicule ; mais dans la majorité des cas, le diverticule ovarien est peu développé, ne longeant l'ovaire que sur la moitié ou les trois quarts au plus de sa longueur. La variabilité morphologique de ce diverticule chez les formes infestant le Vengeron et la Brême, nous pousse à considérer avec scepticisme les clés de détermination (CHAUGHAN (11) par exemple), utilisant le caractère de la présence ou de l'absence d'un anneau intestinal entourant les organes reproducteurs chez certaines espèces du genre *Diplozoon*.

E) La double anastomose qui relie les deux tubes digestifs au niveau de la soudure unissant les partenaires d'un couple (fig. 19).

F) Les diverticules postérieurs, en nombre inconstant ; BYCHOWSKY et NAGIBINA (10) considèrent le caractère de l'anastomose des diverticules postérieurs comme spécifique de la forme infestant la Brême. Celle-ci, en l'occurrence, provient de cours d'eau se jetant dans le Golfe de Finlande. Le tube digestif de ces Vers, dans la région de la « cuillère » se présente alors comme un réseau déterminé par quelques travées parenchymateuses transversales ; nous n'avons observé cette particularité qu'à de très rares reprises sur les Vers parasites de la Brême de nos trois lacs subjurassiens.

La disposition des diverticules postérieurs permet pourtant de déterminer sans l'ombre d'un doute la provenance des individus adultes de notre région, comme le montre la figure 21.

GOTO (28) avait reconnu en 1894 déjà les deux types de parois intestinales chez les Monogènes. L'un (chez les *Monopisthocotylea*) consiste en une couche épithéliale prismatique ; l'autre (chez les *Polyopisthocotylea*) est formé d'une assise de cellules très aplaties. C'est ce dernier type de paroi que l'on rencontre chez *Diplozoon*. Outre ces cellules aplaties, coexistent chez le Ver ayant absorbé du sang de l'hôte, des phagocytes que BAER et EUZET (4) dénomment cellules pigmentaires (traduction de « pigment cells », LLEWELLYN (35)). Nous maintiendrons ici ce terme de cellules pigmentaires bien qu'il se soit avéré que ces cellules ne synthétisent pas le pigment qu'elles contiennent, mais l'absorbent par phagocytose ; lorsque les fonctions précises de ces cellules seront établies, il conviendra de leur attribuer une dénomination définitive. Les cellules

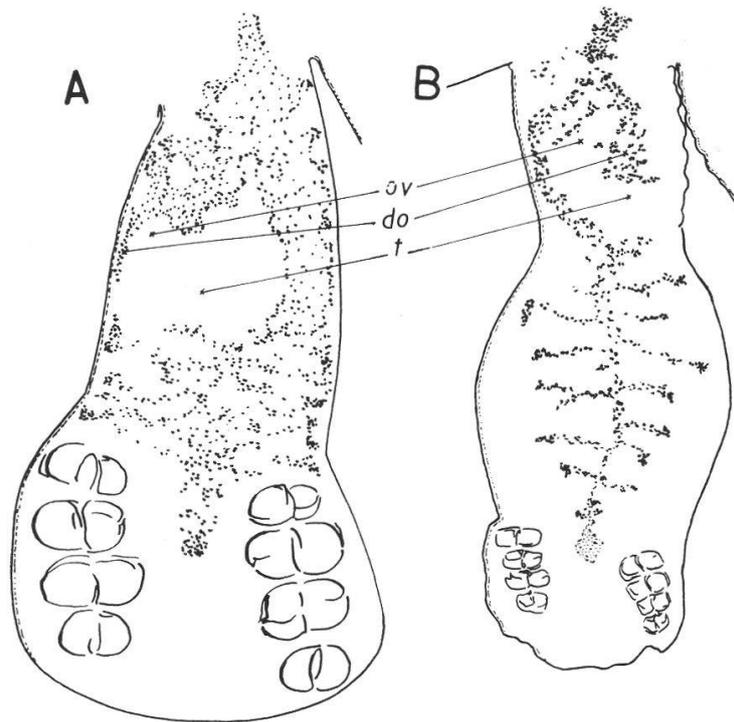


Fig. 21. Disposition des diverticules intestinaux de la région postérieure chez les parasites : A : du Vengeron ; B : de la Brême ; do : diverticule ovarien ; ov : ovaire ; t : testicule. Les Vers sont pressés entre lame et lamelle.

pigmentaires, sphériques lorsqu'elles sont libres dans l'intestin ou alors aux contours irréguliers, lorsqu'elles sont adhérentes à la paroi intestinale, mesurent de 15 à 25 μ de grand axe. On les rencontre le plus souvent partiellement enfoncées dans le parenchyme sous-jacent à la très fine assise cellulaire de la paroi intestinale. Parfois, elles font saillie dans la cavité digestive et, rarement, circulent de manière passive dans l'intestin, véhiculées par le contenu de celui-ci. Les clichés d'ultrastructure montrent que ces cellules sont hérissées de fins pseudopodes ; elles recèlent de très nombreuses vésicules phagocytaires contenant des corpuscules électroniquement denses, d'aspect cristalloïde (fig. 20). De tels « microcristaux » se rencontrent également à l'état libre dans les fluides intestinaux.

ÉLÉMENTS DE PHYSIOLOGIE DE L'APPAREIL DIGESTIF

Mécanisme de la déglutition

L'eau du milieu extérieur emplit normalement les cavités de la bouche et des organes buccaux. Il revient au canal virtuel, s'interposant entre la cavité buccale et le vestibule péripharyngien, le rôle d'assurer, au repos, la non-communication de la cavité digestive avec le milieu extérieur.

Il est absolument exceptionnel de trouver sur coupes ce canal bucco-vestibulaire béant (fig. 22) ; pourtant, aucun sphincter n'a pu être décelé dans cette région.



Fig. 22. En coupe longitudinale, pharynx à demi protracté après fixation à 18° C par du formol à 4 %. Cet état de contraction, absolument anormal, est dû aux conditions de fixation ; il démontre malgré tout que le pharynx est susceptible d'atteindre l'épithélium branchial.

Le vestibule péripharyngien contient normalement un liquide hyalin. Il est très rare, même après une régurgitation, de rencontrer des éléments figurés du contenu intestinal, baignant dans ce liquide : on peut se demander si ce dernier ne représente pas en partie ou en totalité la sécrétion des glandes pharyngiennes ; pourtant, si le pharynx est effectivement protracté jusque sur l'épithélium branchial lors de la déglutition, on ne saisit pas d'emblée le rôle de cette sécrétion déversée dans le vestibule.

La sécrétion des glandes pharyngiennes, après fixation au Bouin-Hollande, prend un aspect finement granuleux. Elle laisse supposer un effet enzymatique, vraisemblablement hémolysant. Selon HALTON et JENNINGS (30) : « there is no evidence indicating the use of histolytic secretions to effect rupture of the gill capillaries. »

Nous retrouvons à propos de l'appareil buccal la remarquable adaptation au tissu branchial que nous signalions chez le hapter. On discerne dans la figure 23 les deux faisceaux musculaires latéraux et superficiels dont la contraction ouvre la bouche en écartant les deux commissures labiales. La bouche est alors prête à saisir le bord libre d'une lamelle branchiale. Il ne semble pas que de gros Vers puissent enserrer dans leurs lèvres plus d'une lamelle à la fois. Quant aux larves nouvellement fixées sur des hôtes de forte taille, il est évident que leurs bouches ne s'appliqueront que sur une infime fraction du repli épithélial recouvrant la lamelle. L'étirement transversal de la cavité buccale s'accompagne de mouvements de rotation des deux organes buccaux dont les ouvertures, se faisant presque face au repos, s'orientent alors en direction antérieure.

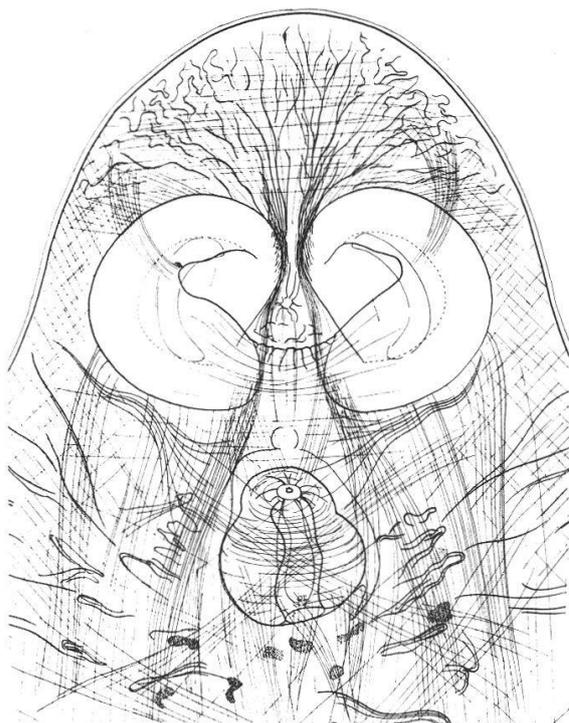


Fig. 23. Musculature superficielle et profonde de l'extrémité antérieure, dessinée d'après une préparation totale. Les prismes des organes buccaux ont été omis pour ne pas charger la figure. La bouche est ici mi-ouverte et le pharynx légèrement contracté.

Ceux-ci sont alors en mesure d'assumer leur fonction qui consiste à fixer solidement l'extrémité antérieure du Ver à la surface branchiale. Simultanément, les deux branches musculaires longitudinales et dorsales s'insérant à l'apex de l'extrémité antérieure (fig. 13 B) escamotent plus ou moins la protubérance terminale en se contractant : l'extrémité antérieure du Ver s'élargit ainsi, latéralement surtout. Il semble que cette contraction de la musculature longitudinale dorsale contribue encore à dilater la cavité buccale et à écarter aussi quelque peu les deux organes buccaux l'un de l'autre, infléchissant l'extrémité antérieure du Ver en direction dorsale. Ainsi, le pharynx, protracté antérieurement par une musculature médiane très déliée visible en figure 13 A, peut accéder à la surface de l'épithélium branchial après s'être engagé au travers du canal bucco-vestibulaire. C'est donc le pharynx et plus précisément l'anneau de son ouverture antérieure — mieux visible chez la *Diporpa* que chez l'adulte — qui détermine la rupture de l'épithélium de la lamelle (fig. 23); l'anneau, comme on peut s'en rendre compte sur la figure 16, côté droit, repose sur une forte assise de fibres musculaires annulaires. Enfin, l'ensemble de la musculature circulaire du pharynx doit assurer l'ingestion des fluides alimentaires par des mouvements péristaltiques.

Dans un tout autre ordre d'idées, il convient de remarquer que les organes buccaux ne limitent pas leurs fonctions à fixer l'extrémité du Ver pour permettre la déglutition ; au stade de *Diporpa*, ces organes jouent un rôle essentiel dans la locomotion à la surface de la branchie. La larve déambule alors à la manière d'une Chenille arpeuteuse. Fort de ces observations, PRICE baptise du nom de prohapter, l'ensemble de cet appareil qui fixe de façon parfois totale et toujours intermittente l'Helminthe à son hôte.

Mécanisme de régurgitation

La régurgitation, phénomène normal chez les Monogènes, représente le seul mode d'élimination des substances non absorbées par l'intestin. Par la contraction des différents systèmes musculaires de la partie antérieure, les liquides intestinaux sont refoulés dans les diverticules péripharyngiens qui, par l'opacité de leur contenu, masquent plus ou moins le pharynx. Ainsi, les diverticules péripharyngiens stockent momentanément les fluides à régurgiter. Puis, à la faveur d'une brusque contraction de l'extrémité antérieure, les fluides empruntent le canal bucco-intestinal pour parvenir dans la cavité buccale et sortir par la bouche en un jet fin et continu. La régurgitation achevée, la partie antérieure se décontracte généralement durant quelques secondes.

« Il ne paraît exister aucune communication entre le corps conique » (le pharynx) « et le canal intestinal, puisque dans les vomissemens, tant volontaires qu'artificiellement produits au moyen de la pression, vomissemens que l'on a très souvent observés, la matière rouge contenue dans les intestins ne sort jamais par le canal qui traverse le corps conique ». Ainsi s'exprimait VON NORDMANN en 1832 (43). Depuis lors, personne à notre connaissance n'a signalé chez les *Polyopisthocotylea* parasites de Poissons le fait que le flux de régurgitation emprunte une autre voie que le pharynx pour passer de l'intestin dans la cavité buccale. Le terme de canal bucco-intestinal est usité pour la première fois par J. B. WILLIAMS (62) qui décrit cette disposition anatomique chez *Polystoma*. OZAKI la mentionne en 1935 chez *Diplorchis ranae*, JOHNSTON en 1912 chez *Parapolystomum bulliense*. Récemment enfin, COMBES (12) retrouve ce canal chez des néoténiques de *Polystoma*.

La régurgitation dans les quelques secondes qui suivent l'extraction de l'adulte constitue le meilleur critère de la pleine vitalité de celui-ci.

Compléments divers

Le réseau que forment les diverticules intestinaux au niveau des vitellogènes est le siège de remaniements constants en relation avec le détachement et la reformation des cellules vitellines ; ces modifications se traduisent par l'apparition de travées intestinales nouvelles, probablement préformées à l'état virtuel. Sous les effets des pressions partielles auxquelles sont soumis les liquides intestinaux par la contraction des musculatures transversale et périphérique, ces travées deviennent brusquement fonctionnelles et relient les diverticules intestinaux entre eux. Ainsi, le tube digestif se moule en quelque sorte autour des follicules vitellogènes et entretient des surfaces d'absorption considérables et permanentes dans le voisinage des cellules vitellines en formation.

La double anastomose (fig. 19), reliant les tubes digestifs des deux partenaires d'un couple, apparaît chez le couple immature déjà. Nous la signalions en 1961 (7) chez le parasite de la Brème. Depuis, nous l'avons retrouvée, en tout point semblable, chez le parasite du Vengeron. HALTON et JENNINGS (29) indiquent à propos des intestins du couple que

« ..., the two caeca unite by a median canal, ... » chez la forme inféodée au Vairon. Chez nos formes, cette double anastomose est induite par le mode d'accouplement réalisé (soudure des deux flancs, soit droits, soit gauches). On observe parfois qu'un des deux partenaires se refuse à régurgiter après l'extraction du couple. (La régurgitation est un réflexe normal à ce moment-là.) Les contractions musculaires du Ver réfractaire à la régurgitation refoulent le plus souvent les fluides intestinaux par la double anastomose, dans le tube digestif du partenaire. Théoriquement, le couple pourrait être nourri par une seule des deux extrémités antérieures. Pour tenter de démontrer cette possibilité par l'expérience, nous avons cautérisé une extrémité antérieure par couple chez une dizaine de Vers adultes *in situ* (Brême). Malheureusement, les couples en question se détachèrent rapidement de la branchie. La cause du détachement de l'Helminthe proviendrait de ce sévère traumatisme plutôt que de la sous-nutrition d'un partenaire.

Le terme de granules pigmentaires, utilisé par BAER et EUZET (4) (traduction littérale de « pigment granules », LLEWELLYN (35)), désigne plutôt les vésicules phagocytaires (diamètre 1μ environ) que les « microcristaux » eux-mêmes (dimension $0,1 \mu$ environ). Par ailleurs, il est admis que ce pigment représente de l'hématine. Du fer entre dans la composition des microcristaux comme en témoigne leur densité sous le flux d'électrons. On sait pourtant que l'hématine ne parvient à cristalliser que dans des conditions particulières, de pureté notamment, apparemment non réalisées dans le milieu intestinal du Ver. S'agirait-il plutôt de composés tels que l'hémosidérine ou l'hémérythrine par exemple ?

Quoi qu'il en soit, nous partageons les vues de LLEWELLYN ; que les *Polyopisthocotylea* et *Diplozoon* en particulier soient hématophages n'est plus une présomption. On y trouvera une nouvelle confirmation dans l'observation de noyaux ovalaires d'érythrocytes de l'hôte que nous avons trouvés dans l'intestin de Vers très fraîchement fixés, noyaux caractéristiques ne pouvant être confondus avec ceux d'autres tissus. Selon HALTON et JENNINGS (30), le régime alimentaire de *Diplozoon* se compose non de sang seulement mais encore de tissu branchial, de cellules épithéliales et de mucus.

Pour saisir le mode normal d'élimination du pigment, il faudrait connaître la nature des régurgitats normaux, c'est-à-dire non déterminés par des agents externes. Si, dans une certaine mesure tout au moins, les cellules pigmentaires représentent de fait un agent éliminant de l'intestin le pigment qui s'y accumule, la présence d'un ergastoplasme abondant contenu dans ces phagocytes laisse imaginer que ces derniers assument également d'autres fonctions digestives importantes (fig. 20).

Signalons l'existence sporadique plus fréquente, durant les mois d'hiver, de cristaux aciculaires atteignant ou même dépassant 100μ de longueur, disséminés dans la lumière intestinale. La régurgitation de ces cristaux se fait sans efforts apparents et ces fines paillettes se dissolvent instantanément dans l'eau ambiante. Selon HALTON et JENNINGS, ces cristaux seraient composés d'hémoglobine libérée après l'hémolyse, et concentrée par absorption d'eau, dans les premiers stades de la digestion.

Le problème des symbiotes chez Diplozoon

LLEWELLYN (36) formule l'ingénieuse hypothèse de bactéries symbiotiques hébergées par les Monogènes hématophages. On sait que ces Vers sont pourvus d'un canal génito-intestinal qui, selon l'auteur précité, permettrait aux bactéries de parvenir dans les œufs en formation. Ainsi les oncomiracidiums seraient nantis de leurs symbiotes avant même de se fixer sur leurs hôtes.

Leurré par les mouvements browniens que présentent les granulations pigmentaires de l'intestin, nous avons voulu éprouver le pouvoir hémolytique de ces prétendues bactéries symbiotiques.

Des géloses au sang de Brème (5 % de sang), d'autres additionnées de glucose, vitamines du complexe B et peptones, ont été versées en tubes et boîtes de Pétri. Pour tenter de différencier les saprophytes des formes symbiotiques, nous avonsensemencé ces milieux avec le mucus branchial d'une Brème pour une série, et les régurgitats de ses parasites additionnés des produits de dilacération des vitellogènes, pour une autre.

De multiples formes saprophytiques furent ainsi obtenues sur tous les milieuxensemencés. Pourtant, aucune d'entre elles ne fut à même d'hémolyser les géloses rouges. Toutes ces colonies proviennent sans aucun doute des germes normaux installés dans le mucus branchial de l'hôte et à la surface de la cuticule des Vers.

Par la suite, les clichés d'ultrastructure du tube intestinal ne révélèrent aucune image de symbiotes de type bactérien chez *Diplozoon*.

Nous soulignons que par leur caractère particulier, ces observations n'infirmement aucunement l'hypothèse de LLEWELLYN.

Puissent-elles inciter de futures recherches dans ce sens chez les formes marines, dont les processus enzymatiques diffèrent peut-être sensiblement de ceux des formes dulçaquicoles.

L'appareil excréteur

La topographie des canaux excréteurs et des protonéphridies est actuellement encore mal connue chez les larves libres des Monogènes. De ce fait, il est difficile de présumer de leur importance du point de vue taxonomique. (On sait que chez les Digènes, sous-classe sans affinité avec les Monogènes, la systématique au niveau des ordres est basée en partie sur les caractéristiques du système excréteur.) Il est indispensable pour de telles études de disposer de matériel vivant, c'est-à-dire, pour les Monogènes, de procéder à l'incubation des œufs *in vitro*.

L'étude sur le vivant de l'appareil excréteur se heurte invariablement à l'opacité du parenchyme au sein duquel il prend naissance et, chez l'adulte, à la réfringence des vitellogènes et à la pigmentation du tube intestinal. Mentionnons à ce propos les fructueuses observations faites sur des couples adultes en sous-nutrition provenant des branchies de Brèmes en anoxémie progressive après un jeûne d'une dizaine de mois à 10° C. (Les Vers sont montés vivants entre lame et lamelle en eau distillée ou en solution de Ringer.)

La protonéphridie

Telle que la montrent les clichés d'ultrastructure, la cellule protonéphridienne présente un noyau lenticulaire coiffant le fond de la dépression ampullaire qui se poursuit par le canalicule excréteur. Une touffe de cils vibratiles s'insère sur le fond de la dépression ; les coupes transversales montrent que la touffe de cils vibratiles est entourée de microvillosités. Une « membrane » double enserme la masse des cils au niveau des microvillosités les plus externes ; plus exactement, deux « gaines » concentriques relient certaines microvillosités entre elles de manière à former un manchon enveloppant les cils vibratiles (fig. 24). Il est prématuré de considérer cette formation comme un organe dialyseur, d'autant plus que sa nature discontinue se laisse difficilement homologuer à une membrane, cellulaire ou non.

L'ultrastructure des cils vibratiles est dite hendécaneème, c'est-à-dire composée de neuf fibres périphériques doubles centrées autour d'un couple de fibres, généralement doubles ; cette structure classique fut décrite à maintes reprises, tant sur matériel végétal qu'animal (3 et 23).

Chez l'oncomiracidium, la présence de protonéphridies n'est pas constante et semble dépendre des conditions d'incubation. A quelques très rares reprises, pourtant, il fut possible d'en dénombrer sept à la fois d'un même côté, ce qui porte leur nombre total à 14 et confirme ainsi le plan de répartition des canaux excréteurs de la larve libre, publié en 1959 (6).

La localisation des protonéphridies de l'oncomiracidium est indiquée aux figures 25 et 30.

Dès qu'elle est fixée à son hôte, la larve voit le nombre de ses protonéphridies s'élever rapidement : une *Diporpa* à trois paires de pinces (âgée de 40 à 50 jours environ) en compte une trentaine dans la seule région du haptur, alors que l'adulte en présente plusieurs centaines. Il semble que leur répartition soit rigoureusement symétrique.

La disposition des canaux excréteurs

Comme il est de règle chez les Monogènes, l'appareil excréteur comporte deux systèmes symétriques gauche et droit. Les pores excréteurs latéro-dorsaux se situent antérieurement au pharynx chez l'oncomiracidium, postérieurement à celui-ci chez la *Diporpa* à trois paires de pinces et chez l'adulte.

Chez l'oncomiracidium, quatre protonéphridies antérieures déversent leurs liquides d'excrétion dans un canal antérieur qui longe la larve latéralement et dans le sens antéro-postérieur ; parvenu au tiers inférieur de la larve, ce canal s'infléchit (point *a*, fig. 25) pour parvenir au pore excréteur. Au point d'inflexion (point *a*), parvient un canal postérieur drainant les produits excrétés par les trois protonéphridies postérieures.

Au point de jonction entre le canalicule de la protonéphridie située sous la pince et le canal desservant les deux autres protonéphridies

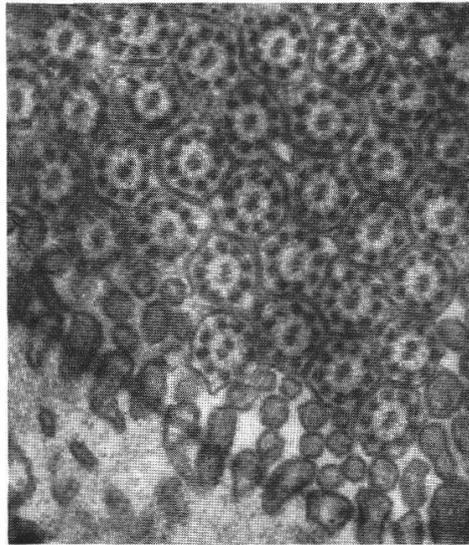


Fig. 24. Coupe transversale d'une protonéphridie. Au niveau des microvillosités entourant les cils vibratiles, une « double membrane » définit un manchon cylindrique. $\times 23.490$. Cliché : Centre de Microscopie électronique de l'Université de Lausanne.

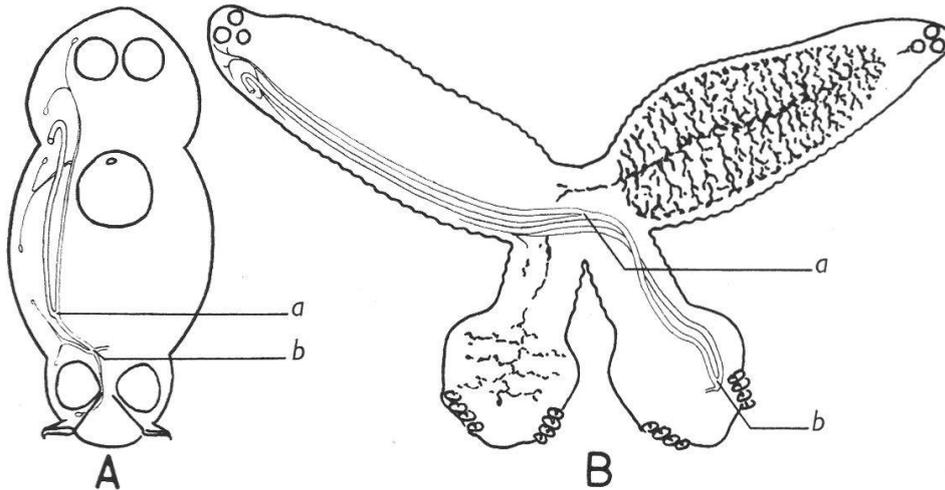


Fig. 25. Répartition des canaux excréteurs principaux : A : chez l'oncomiracidium ; B : chez l'adulte ; a et b : voir le texte.

postérieures (point *b*, fig. 25), un canal connectif impair unit les deux systèmes excréteurs gauche et droit. A vrai dire, ce canal ne s'observe que rarement chez l'oncomiracidium ; par contre il est fonctionnel chez la *Diporpa* et chez les couples immatures ; nous ne l'avons observé nettement que chez deux individus, qui, âgés de deux ans au moins, provenaient de la Brême.

Chez la *Diporpa*, puis chez l'adulte, on retrouve la même topographie des canaux excréteurs mais se compliquant progressivement par l'apparition de canaux et de protonéphridies supplémentaires.

C'est à partir des canalicules des protonéphridies que s'effectue le développement ultérieur de l'appareil excréteur : un réseau excréteur périphérique se constitue par de nombreuses anastomoses (fig. 26). Ce réseau, extrêmement complexe et vraisemblablement asymétrique, relie finalement les systèmes excréteurs gauche et droit, dans les parties

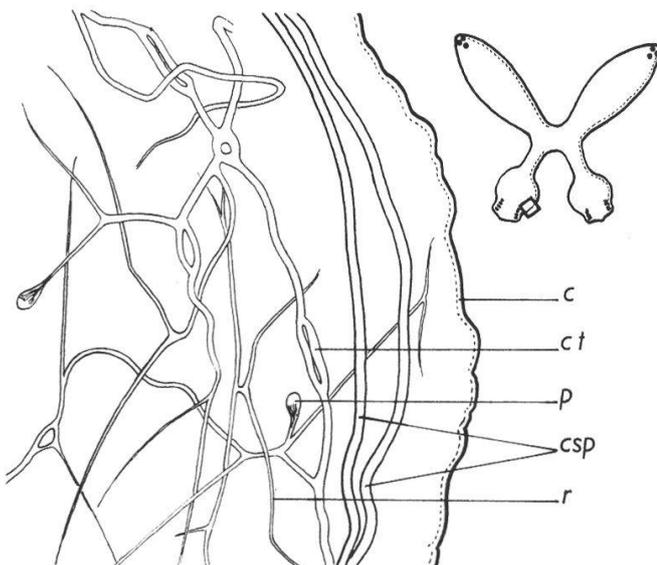


Fig. 26. Différents éléments du système excréteur de la région postérieure du Ver. *c* : cuticule ; *ct* : canaux profonds drainant les produits amenés par le réseau des canalicules superficiels ; *csp* : canal postérieur ; *p* : protonéphridie ; *r* : canalicule du réseau superficiel. (Chambre claire.)

antérieure et postérieure des individus adultes (la bride connective impaire signalée plus haut n'aurait dès lors plus sa raison d'être et régresserait à ce moment). Nous n'avons jamais observé de communication ni périphérique, ni profonde, d'un partenaire du couple à l'autre.

D'autre part, la figure 25 fait état de l'extension considérable (*a-b*) que doit acquérir le canal postérieur dans le développement post-embryonnaire, par rapport au canal antérieur, entièrement préformé. Ce phénomène souligne nettement l'élongation que subit la partie postérieure du Ver sous les effets du développement de l'appareil reproducteur et du parachèvement du hapter en direction centripète.

Des plages de cils vibratiles, s'insérant à la surface interne des canaux excréteurs principaux, occupent des niveaux bien déterminés du parcours de ceux-ci. Les cils sont orientés de manière que leurs battements entraînent les liquides excrétés en direction du pore excréteur.

Les canaux excréteurs, principaux surtout, semblent dépourvus d'élasticité : à peu près rectilignes lorsque le Ver s'étire longitudinalement, ils zigzaguent dans le parenchyme quand l'animal relâche sa musculature. Chez l'oncomiracidium nouvellement éclos, ne possédant pas encore la faculté de s'étirer notablement dans le sens de la longueur, les canaux tirebouchonnés sur eux-mêmes semblent avoir prévu les « danses » rythmiques et les contractions extrêmes de la *Diporpa*. Certains canaux non ciliés du système périphérique, ceux notamment qui festonnent entre les deux rangées de pinces, prennent chez l'adulte l'aspect de nœuds variqueux, tant ils se plient sur eux-mêmes. Le hapter n'est pourtant pas le siège de déformations de grande amplitude : à la vue de ces canaux, on ne peut s'empêcher de supposer un effet de surface excrétrice ou, peut-être, de régulation osmotique en cette région de fréquente activité musculaire.

C'est finalement au système excréteur qu'il nous semble actuellement le plus plausible d'annexer des corps problématiques observés dans la région céphalique, chez les Vers parasites de la Brème. Ces « organes » semblent en effet s'apparenter aux paranéphrocytes (athrocytes) des Triclades et Rhabdocoèles (25), bien que toujours uninucléés. Symétriques et au nombre de 6 ou 8 généralement, ils sont localisés entre le pharynx et le cerveau (*p*, fig. 15) ; ils mesurent 70 μ de grand axe et 35 μ de petit axe et présentent une structure mal définie, qui paraît rayonner à partir de leur centre, un noyau étoilé pourvu d'un gros nucléole central. Ils ne sont en relation ni avec le tube digestif qui les cotoie pourtant, ni avec la surface du corps (inutile donc de voir en eux des glandes digestives ou alors l'homologue des glandes de fixation, du reste antérieures aux organes buccaux, décrites par GOTO (28) chez *D. nipponicum*). Sur le vivant, ils sont trop mal circonscrits pour que l'on puisse discerner indiscutablement des connexions les reliant au système excréteur périphérique.

Il est un fait pourtant important à relever : la présence ou l'absence de ces formations énigmatiques représente le seul critère qualitatif observé, discriminant les formes de *Diplozoon* inféodées respectivement à la Brème ou au Vengeron.

Le système nerveux et les organes sensoriels

Parmi les différentes publications relatives au genre *Diplozoon*, seul le travail de GOTO (28) traite du système nerveux. Nos observations concordent dans l'ensemble avec celles de l'auteur japonais.

Le système nerveux (fig. 27) se compose de deux masses ganglionnaires symétriques, postérieures au pharynx. Une commissure médiane en forme d'arceau à convexité dorsale relie transversalement les deux masses ganglionnaires entre elles.

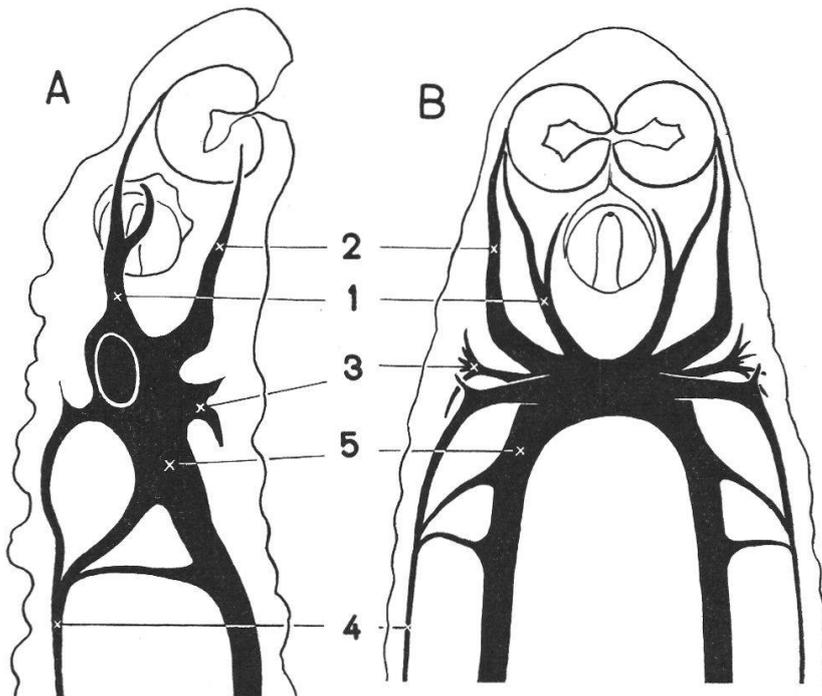


Fig. 27. Système nerveux de la région antérieure. A : de profil ; B : de face. En A, le trait blanc, ovale, indique la commissure reliant les deux masses ganglionnaires. De 1 à 5, les cinq nerfs issus d'une masse ganglionnaire. (Voir le texte).

Cinq paires de nerfs rayonnent à partir des masses ganglionnaires. La première paire, antérieure, est dorsale ; les nerfs qui la constituent se subdivisent en deux branches au niveau du pharynx ; l'une d'entre elles innerve la région comprise entre le pharynx et les organes buccaux ; l'autre se rend à la partie dorsale et antérieure des organes buccaux. Une deuxième paire de nerfs antérieurs est disposée latéro-ventralement à la première paire ; elle parvient également à proximité des organes buccaux. La troisième paire, latérale, très courte, se résout rapidement en de nombreuses ramifications qui s'intriquent dans la musculature périphérique de la région céphalique. Les quatrième et cinquième paires se dirigent dans la partie postérieure du Ver. Deux paires de brides connectives les relient deux à deux peu après leur point d'attache à leurs masses ganglionnaires respectives. La quatrième paire, latéro-dorsale,

est appliquée contre la musculature périphérique ; nous avons pu la suivre sur les deux tiers environ de la région antérieure. GOTO la voit se prolonger jusqu'au niveau de l'union entre les deux partenaires. Quant à la cinquième paire dont les nerfs sont de diamètre sensiblement plus fort que les précédents, elle longe latéro-ventralement la partie antérieure du Ver. Dans la région où les deux partenaires se croisent, leur cheminement devient franchement latéral, tout en restant appliqué contre la musculature périphérique. Sur les coupes de la région de la soudure, on voit l'une des branches longer l'assise musculaire séparant les deux partenaires.

Suivant de près le trajet des canaux excréteurs profonds, cette cinquième paire de nerfs postérieurs atteint la région du hapter et se subdivise, au niveau des rangées de pinces, en quatre courtes branches. Nous supposons que celles-ci se rendent aux cellules neuromusculaires nombreuses dans cette région.

GOTO distingue 13 commissures transversales dans la partie antérieure et 2 dans la partie postérieure du Ver, reliant les nerfs de la cinquième paire. HALTON et JENNINGS (29) indiquent un moyen de mettre le système nerveux en évidence (indoxyl acetate method for esterases) et utilisent précisément *Diplozoon* comme matériel de démonstration. La photo qu'ils présentent d'une préparation totale, semble bien dévoiler la présence de commissures transversales disposées irrégulièrement. Nos investigations, basées pour la plupart d'entre elles sur des reconstitutions de coupes sériées, ne nous ont pas permis de reconnaître indubitablement la présence de ces commissures.

Comme organes sensoriels, il faut citer en premier lieu les trois touffes de cils vibratiles implantés à l'extrémité antérieure de l'oncomiracidium (fig. 30).

Le contraste de phase permet de déceler à la surface de la cuticule de la *Diporpa* à deux, voire trois paires de pinces, des cils isolés, sans motilité apparente, très ténus, montés sur de petites excroissances lorsque la larve s'étire longitudinalement ; leur disposition paraît être symétrique ; quant à leur nombre, difficile à évaluer, il doit être compris entre 10 et 20. Il s'agit là, sans doute, de terminaisons sensorielles dont le rôle joué dans l'accouplement larvaire est peut-être primordial. Avec l'épaississement de la cuticule chez les individus accouplés, ces organes régressent ou disparaissent sous le tégument.

Faut-il voir dans les corpuscules fusiformes, logés dans certains espaces ménagés entre les prismes contractiles des pinces, des corpuscules du tact (fig. 2) ? Il est encore prématuré de se prononcer à leur sujet.

Enfin, nous pensons devoir attribuer un rôle de perceptions tactiles aux nombreuses petites cellules de l'extrémité antérieure (*cs*, fig. 15).

Les organes génitaux

La double individualité dont jouit le genre *Diplozoon* suffit à motiver les nombreux travaux traitant de l'appareil reproducteur.

VON NORDMANN (43) reconnaît l'hermaphroditisme du Ver. Pourtant, il prend les vitellogènes pour des ovaires ; l'œuf et son filament polaire sont considérés comme un testicule prolongé par un pénis, etc. Néanmoins, eu égard à la date de parution du travail, cette première interprétation témoigne d'un louable souci d'explication et d'une ingéniosité doublée d'un sens certain d'observation.

En 1845, DUJARDIN (18) relève l'erreur de VON NORDMANN concernant les œufs pris pour des testicules.

Au terme d'un travail mené avec autant de rigueur et de patience que de clairvoyance, ZELLER (66) propose, trente ans plus tard, une nouvelle conception de cet appareil, basée sur l'observation d'un matériel presque exclusivement vivant. Cet auteur découvre le canal déférent (que nous n'avons retrouvé sur le vivant qu'à de très rares reprises, tant ce canal aux parois extrêmement fines est peu distinct) et donne de l'organisation des appareils reproducteurs une description presque parfaite ; seule méprise : l'auteur voit le canal déférent se jeter dans le canal génito-intestinal (ce dernier étant considéré comme un canal de Laurer, faisant office de vagin). Il faut dire, à la décharge de ZELLER, que le canal déférent dans sa portion distale est absolument indiscernable sur le vivant.

Reprenant le sujet sur une nouvelle espèce, *D. nipponicum*, qu'il décrit en 1890, GOTO (28), le premier, décrit l'appareil reproducteur de façon rigoureuse. Par des reconstitutions à partir de coupes sériées, il parvient à suivre le canal déférent jusqu'à son abouchement sur le vitellogène du partenaire : il dénonce ainsi la faute d'interprétation de ZELLER.

Il y a lieu, semble-t-il, de faire quelques réserves au sujet de la description par REICHENBACH-KLINKE (1951) de *D. barbi*. L'auteur, qui évite de se prononcer quant à l'auto- ou l'hétéro-fécondation des partenaires d'un couple, semble ignorer la présence du canal génito-intestinal ; en outre, il indique une localisation du pore utérin qui surprend : « oberhalb der Saugklappen », en position ventrale semble-t-il, d'après le dessin qu'il donne d'un couple fixé (entre lame et lamelle ?) dans une posture fort contractée.

STERBA (1957) puis THOMAS (1957), décrivant respectivement *D. tetragonopterini* et *D. ghanense*, s'en remettent l'un et l'autre aux conceptions de ZELLER : le canal déférent s'abouche au canal génito-intestinal¹.

DAYAL (1941) décrit *D. indicum* ; le schéma qu'il donne de l'appareil reproducteur montre un canal déférent se jetant dans l'utérus du même individu (auto-fécondation). Pourtant, sa description de l'appareil en question se superpose à celle de GOTO.

Enfin, BYCHOWSKY et NAGIBINA (1959), exposant leurs raisons, s'en remettent aux conceptions de GOTO, sans avoir, semble-t-il, analysé personnellement le problème.

¹ Canal dénommé vagin par DAWES (14) et THOMAS (58).

Comme l'examen des Vers provenant de Poissons fraîchement capturés laisse à désirer, nous procédons comme suit : l'eau des bassins contenant les hôtes est élevée à 25° C durant une semaine, pour forcer l'activité sexuelle des Vers. Ainsi, les canaux sexuels, turgescents (leur lumière est d'ordinaire plus ou moins virtuelle), montrent des parois mieux dessinées, ce qui facilite grandement les reconstitutions basées sur coupes sériées.

Chaque Ver est hermaphrodite et féconde son partenaire (fig. 28) (7). A part les vitellogènes, les organes reproducteurs sont compris dans la partie postérieure de l'Helminthe.

L'appareil mâle (fig. 28) ne comporte qu'un seul et volumineux testicule. Suivant la contraction des faisceaux musculaires transversaux qui le suspendent en quelque sorte, le testicule paraît plus ou moins divisé

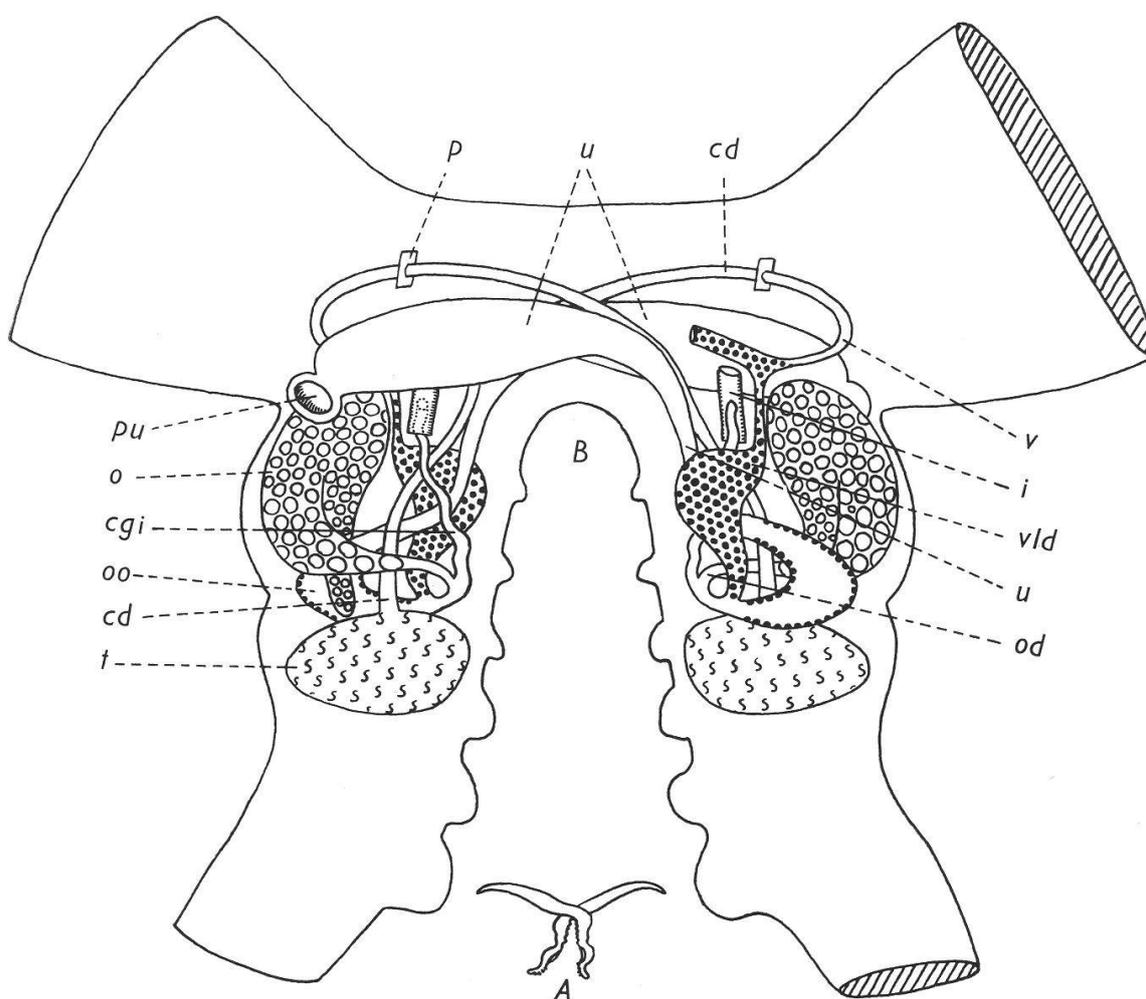


Fig. 28. Schéma des organes génitaux, élaboré par reconstitution de coupes sériées. A : croquis montrant les partenaires soudés par leurs deux flancs droits, conformément au schéma B ; B : disposition des organes génitaux ; cd : canal déférent ; cgi : canal génito-intestinal ; o : ovaire ; od : oviducte ; oo : ootype ; p : assise musculaire séparant les individus ; pu : pore utérin ; t : testicule ; u : utérus ; v : vagin ; vld : vitelloducte.

en lobes. Cette glande post-ovarienne (*Discocotylinæ*) est située à mi-distance entre l'extrémité postérieure du Ver et la région de la soudure entre les partenaires d'un couple.

Un canal déférent est issu de la partie antérieure du testicule et longe tout d'abord quelques circonvolutions du canal génito-intestinal, puis l'utérus sur lequel il reste étroitement appliqué sur la presque totalité de son parcours. Non loin du pore utérin, le canal déférent traverse l'assise musculaire frontière entre les deux partenaires : d'ordinaire, son diamètre ne mesure alors que $1,5 \mu$ environ. C'est à ce niveau que le spermiducte s'abouche au vagin du partenaire. L'assemblage complexe des fibres musculaires, aux orientations si diverses dans cette région, rend la traversée de ce canal sinueuse et difficile à suivre. Canal déférent, débouchant ventralement, et vagin, débouchant dorsalement (sur les surfaces virtuelles de soudure entre les deux partenaires), sont histologiquement de même nature. Le vagin, lors de l'activité sexuelle, augmente sensiblement de diamètre avant de s'aboucher au vitelloducte. Il n'est pas rare de trouver alors le vagin encombré de sécrétions vitellines pouvant parfois remonter jusqu'à l'extrémité distale du canal déférent. Nous n'avons jamais observé de spermatozoïdes ou d'éléments figurés de la spermatogenèse dans le vitelloducte ou dans le vagin, ni même dans le canal déférent si ce n'est dans son extrémité proximale, juste au-dessus du testicule.

La présence d'un abouchement direct entre canal déférent et vagin appelle quelques commentaires. Tout d'abord, si l'assise musculaire séparant les deux partenaires montre une extension particulière au niveau du passage du canal déférent au vagin, on ne peut toutefois discerner aucun organe copulateur noyé dans la masse des tissus, ni même aucun reliquat d'une telle formation. D'autre part, l'hypothèse proposée par DAWES (14) de pores sexuels représentés par les boutons dorsaux et les ventouses ventrales des *Diporpas*, nous semble plausible, bien que fort difficile à vérifier. En effet, chez un couple récemment formé par l'union de *Diporpas* à deux paires de pinces (ce qui est le cas le plus fréquent), les dispositions permettant l'accouplement des larves (boutons dorsaux, ventouses ventrales) entrent en régression au moment où certaines files de cellules annoncent la formation de canaux sexuels. Aucune de nos coupes sériées de couples immatures ne nous permet d'affirmer que le double emboîtement des organes d'accouplement larvaire représente les futurs traits d'union entre les canaux déférents et les vagins. Pourtant, il faut relever que la localisation de ces emboîtements, puis celle des passages des conduits sexuels se superposent dans le temps. Ainsi, nous ne serions pas étonné, après avoir placé deux *Diporpas* à quatre paires de pinces côte à côte sur une branchie, de découvrir, aussitôt après l'accouplement, une étroite relation entre pores sexuels et organes d'accouplement larvaires. La réalisation d'une telle tentative se heurte malheureusement à des problèmes techniques que nous n'avons pu résoudre.

GOTO (28) signale la trouvaille exceptionnelle de deux *Diporpas* libres, trouvées campées côte à côte sur une branchie ; mesurant 6 mm de long

en complète extension, ces « larves » possédaient quatre paires de pinces chacune et produisaient des œufs ; leurs ventouses ventrales et leurs boutons dorsaux avaient disparus. (Notons que le bouton dorsal entre en résorption dès l'apparition de la troisième paire de pinces, chez les *Diporpas* de notre matériel.) L'auteur regrette de n'avoir pu observer ni les organes copulateurs et les pores génitaux, ni le cheminement des canaux déférents.

Les surfaces quadrillées de la figure 31 indiquent l'emplacement de gonocytes observés chez une *Diporpa* à quatre paires de pinces. Il est bien prématuré, à ce stade, d'y déceler un quelconque canal sexuel.

L'appareil femelle comporte un ovaire allongé et replié en U, situé dorsalement, entre le testicule et le lieu de soudure unissant les partenaires. Les deux extrémités de l'ovaire voisinent et sont plus ou moins appliquées contre le testicule. L'extrémité proximale de l'ovaire fait preuve d'une activité caryocinétique que l'on peut considérer comme constante chez les couples âgés d'une année ou plus, parasitant des hôtes adultes. L'extrémité distale de l'ovaire se poursuit par un oviducte sur lequel débouchent tout d'abord le canal génito-intestinal, puis le vitelloducte. A l'oviducte fait suite l'ootype, lequel se poursuit par l'utérus. Ce dernier débouche à la surface du corps, côté ventral, non loin de la partie antérieure de l'ovaire du partenaire.

La figure 18 montre deux photos de sections transversales dans la partie postérieure d'un Ver au niveau de l'abouchement du canal génito-intestinal avec l'intestin, document qui infirme les vues de ZELLER et confirme celles de GOTO. Suivant que les deux partenaires d'un couple sont soudés par leurs deux flancs gauches ou droits, le canal génito-intestinal s'abouche sur le diverticule intestinal longeant l'ovaire placé respectivement à gauche ou à droite.

Le canal génito-intestinal, tire-bouchonné sur lui-même, dépourvu de toute ciliature interne, est susceptible de mouvements propres ; ceux-ci ne sont pas de type péristaltique, mais se manifestent par des déplacements circonvolutifs des anses.

Dès mars ou avril, c'est-à-dire lorsque le Ver a recouvré sa pleine activité sexuelle, le canal génito-intestinal, jusqu'alors peu distinct, vide ou recelant quelques cellules ou globules vitellins, se remplit de sperme et fonctionne comme réceptacle séminal. Une fonction similaire de ce canal est signalée par COMBES (12) chez *Polystoma integerrimum pelobatis* néoténique. Jusqu'à la fin de l'été, des spermatides ou spermatozoïdes, ou, le plus souvent, les uns et les autres étroitement associés (les spermatozoïdes paraissent dépourvus de motilité), s'accumulent dans ce canal et y forment des faisceaux ordonnés et denses au point de le remplir complètement. Comme on peut observer des spermatozoïdes dûment élaborés dans le testicule, il semblerait que la maturation du sperme peut s'effectuer soit au niveau du testicule, soit dans le canal génito-intestinal.

A l'automne, lorsque l'activité sexuelle décroît, des globules vitellins ont été clairement démasqués dans le tube digestif, sur préparations totales, colorées au Fast Red salt B (32), globules vitellins rencontrés

entre autres dans les diverticules postérieurs de l'intestin ; la possibilité de passage de ces éléments par des lésions éventuelles infligées au niveau des vitellogènes est à exclure. Le seul passage connu entre les conduits sexuels et le tube digestif étant le canal génito-intestinal, ces observations paraissent bien confirmer les prévisions d'ODHNER (in FUHRMANN (25)) concernant la fonction régulatrice du canal en question, qui consiste à décharger les canaux sexuels femelles d'un surplus de cellules vitellines.

Les follicules vitellogènes occupent la partie antérieure du Ver et, caractéristique des Monogènes hématophages, sont en étroite relation avec les diverticules intestinaux.

La portion distale de l'unique vitelloducte s'élargit en un réservoir vitellin replié en S. Sa contenance, chez de grands couples en période d'active reproduction équivaut à deux à quatre fois le volume d'un œuf.

Lorsqu'on place un couple vivant entre lame et lamelle, l'ootype est d'ordinaire rectiligne et repoussé sur le côté ; par contre, toutes les coupes sériées montrent que l'ootype occupe normalement une position plus postérieure ; il est alors incurvé en croissant. Après avoir libéré un œuf (en voie de formation) dans l'utérus, l'ootype est d'ordinaire le siège de mouvements péristaltiques très violents. Des glandes unicellulaires, rayonnantes, débouchent dans ce canal et forment le régulier « manchon glandulaire » qui caractérise cet organe. La surface interne de ce canal est dépourvue de cils vibratiles.

L'allométrie de croissance de l'ootype chez le couple mature est très nette. On peut en juger par le fait que l'œuf d'un couple venant d'accéder à sa maturité, occupe la moitié puis rapidement les deux tiers du volume moyen des œufs provenant d'adultes âgés d'une année au moins, alors que le rapport des volumes des couples sus-mentionnés est compris approximativement entre $\frac{1}{100}$ et $\frac{1}{500}$! On ne s'étonnera pas, ainsi, de voir les ootypes d'un jeune couple parvenir jusqu'au niveau de l'union entre les deux partenaires.

L'utérus en forme de poire allongée, à renflement distal, fait suite à l'ootype. Un petit atrium utérin s'interpose entre l'utérus proprement dit et le pore utérin ; ce dernier se situe sur la ligne médio-ventrale au bord de la soudure entre les deux partenaires (fig. 28 et 36).

L'utérus est recouvert sur sa surface interne de cils vibratiles ; seul l'atrium utérin en est dépourvu. Ce caractère d'un utérus cilié, très particulier, est signalé déjà par GOTO (28).

De l'ootype, l'utérus recueille des œufs dont la coque est encore indiscernable. Il semble que le paquet de cellules vitellines centrées sur le zygote (si c'est bien dans l'ootype qu'a lieu la fécondation), soit, au sortir de l'ootype, imprégné dans toute sa masse par les sécrétions des glandes de l'ootype. En effet, les cellules vitellines d'un œuf engagé dans la première partie de l'utérus se déchargent d'une matière hyaline, réfringente et épaisse, qui ne tarde pas à se condenser à l'extérieur pour constituer la coque de l'œuf. Au pôle de l'œuf orienté vers le pore utérin, cette matière alors fluorescente au microscope à rayons ultraviolets, forme un petit mamelon qui, s'étirant (peut-être sous l'influence des battements ciliaires), forme finalement, dans la volumineuse partie

distale de l'utérus, le pelotonnement assez régulier du filament polaire. C'est en vain que nous avons tenté de percer l'énigme de la formation du « coup de burin » que représente la ligne de déhiscence operculaire, préformée dans l'utérus.

Signalons enfin que chez les couples jeunes, l'utérus n'est pas beaucoup plus développé que l'ootype. Il en résulte que le filament polaire dispose de très peu de place pour se former. Les œufs de jeunes couples montrent ainsi toujours la base du filament polaire, coudée et repliée contre l'opercule, ce qui n'est que très rarement le cas d'œufs provenant de grands couples ; chez ces derniers, l'utérus ne recèle jamais plus de deux œufs à la fois.

La formule chromosomique

Afin de préciser le statut — espèces ou sous-espèces — à assigner aux deux formes de *Diplozoon* spécifiques de la Brême et du Vengeron, il importait de déterminer les éventuelles différences numériques et morphologiques des chromosomes, accompagnant les caractéristiques différentielles de morphologie externe et de spécificité (voir 3^e partie du travail).

La caryologie des Plathelminthes parasites se heurte d'emblée à la difficulté de se procurer du matériel en suffisance, qui soit frais, de souche génétique univoque, comportant des figures déchiffrables ; rendre compte de considérations d'ordre phylogénique sur l'ensemble de l'embranchement serait quelque peu prématuré, le sujet n'étant aujourd'hui que trop partiellement abordé.

Les nombres chromosomiques d'une vingtaine d'espèces de Cestodes sont actuellement connus ; leurs cellules diploïdes comptent une garniture de 8 à 20 chromosomes.

BRITT (1947) annonce les formules chromosomiques de plus de 30 espèces de Digènes, appartenant à 9 familles distinctes ; au total, les nombres de quelque 70 espèces de Trématodes (dont 25 familles et 5 ordres) sont actuellement connus ; ils varient de 6 à 11 bivalents (14 pour *Cephalogonimus americanus*). Les variations au sein de la classe, relevant de translocations, inversions, délétions ou réductions de nombres (soit des aneuploïdes strictes ou résultant de translocations des bras des plus petits chromosomes), semblent exclure la polyploïdie. Plus récemment, R. B. SHORT et M. Y. MENZEL (1959, 1960), réalisant les idiogrammes d'une dizaine de représentants de la famille des Schistosomes, considèrent celle-ci comme monophylétique, à caryotype originel comportant $2N = 16$ chromosomes.

Du fait que chez cinq genres de Plathelminthes, des différences numériques intraspécifiques ont été reconnues, il était séduisant de supposer l'existence de dissemblances sinon numériques, du moins morphologiques discriminant les deux formes de *Diplozoon*.

Le seul nombre cité dans la littérature, relatif aux Monogènes, est précisément celui de *Diplozoon* (BAER & EUZET 1961), déterminé à Neuchâtel chez la forme infestant la Brême, sur des méioses testiculaires où

$N = 7$. Les indications de ces auteurs (communication orale) nous permettent d'obvier à la difficulté majeure de cette investigation résidant dans le fait que le nombre de plaques métaphasiques ou même de quelconques stades cinétiques se révèle très faible et exige des préparations fort nombreuses. En effet, la spermatogenèse doit être considérée comme discontinue, au moins durant les mois d'automne, d'hiver et de printemps, et les chances de trouver des stades métaphasiques sont véritablement minimales si l'activité caryocinétique n'est pas forcée expérimentalement par une hausse de la température. Disposant d'un bassin thermostatique, nous sommes parvenu à accélérer le métabolisme sexuel du Ver en plaçant les hôtes infestés à une température, limite pour le parasite, de 24° C. Il fut ainsi possible d'augmenter sensiblement le nombre des figures lisibles. Une auto-infestation, résultant du séjour des hôtes en milieu confiné, permet d'obtenir de jeunes *Diporpas* en quantités suffisantes pour établir les nombres diploïdes à partir de mitoses du parenchyme de la région postérieure.

La technique utilisée est la suivante : le tissu testiculaire, préalablement isolé par dissection, subit un prétraitement de 10 minutes par l'eau distillée, précédant la fixation ; ce prétraitement reste évidemment sans effet sur les *Diporpas* projetées vivantes dans le fixateur, le carmin acétique concentré, à température du laboratoire. Le squash est exécuté 15 à 30 minutes plus tard sur lame albuminée et les préparations sont immergées en alcool absolu jusqu'au décollement de la lamelle. Un Feulgen est ensuite pratiqué, qui comporte une hydrolyse par HCl normal de 12 minutes à 62° C. Déshydratées, les préparations sont montées au baume du Canada.

Nos observations numériques, identiques pour les deux formes, confirment le nombre présumé par BAER & EUZET pour la forme de la Brême, soit $N = 7$ chromosomes, et les métaphases mitotiques des deux formes montrent $2N = 14$ chromosomes.

Si nous avons pu rapidement considérer ces nombres comme incontestables, l'étude morphométrique des chromosomes se heurta à certaines difficultés ; à chaque méthode, ses avantages et ses inconvénients : le squash, dont les effets d'orientation des cinèses sont non négligeables, évite les éventuelles ablations d'extrémités de bras des chromosomes — surtout si ces derniers sont longs, et c'est le cas du matériel en question —, désavantage contre lequel on ne peut se prémunir dans la confection des coupes. C'est la raison pour laquelle nous nous sommes rallié aux méthodes par écrasement. Le squash en revanche dissocie complètement les tissus, rendant délicate l'appréciation de la localisation des cellules en cinèse ; et, bien souvent, l'impression de dislocations intracellulaires nous fit abandonner des figures pourtant nettement dessinées.

Il convient de remarquer que les métaphases de méiose — plus encore que celles de mitoses — font preuve d'une contractilité allant du simple au quintuple. Cette contraction affecte la cellule entière et paraît homogène, les rapports de longueur des différents chromosomes demeurant grosso modo respectés. L'explication la plus plausible de ce phénomène — que nous n'avons trouvé mentionné ni dans la littérature

rendant compte des observations cytologiques chez les Plathelminthes, ni dans celle traitant de la théorie caryocinétique — est que l'individualité des chromosomes se prolonge tardivement jusqu'à la télophase. Le maximum d'élongation se situerait en début d'anaphase. L'écrasement, il est vrai, ramène les éléments sur un même plan, leur conférant un aspect métaphasique. Etayer cette interprétation consisterait à retrouver indubitablement, sur les préparations, les cellules sœurs en télophase, ce qui n'est que rarement possible en raison de la dissociation tissulaire qu'entraîne le squash.

Malgré l'accélération de l'activité sexuelle du Ver par la température et un total de plus de 150 préparations, nous avons été réduit à ne prendre en considération que les deux meilleures cinèses de spermatogenèse pour chacune des deux formes¹. Les figures sont dessinées à chambre claire ($\times 2250$) ; les dessins à l'encre de chine sont agrandis environ $10 \times$ par projection et les chromosomes mesurés en suivant strictement le centre de ceux-ci.

En ajustant le plus grand chromosome à l'unité, les valeurs décroissantes des six chromosomes restants sont recherchées. Comparant les cinèses de même provenance entre elles, la somme des différences absolues dans la longueur des chromosomes homologues restants est déterminée, qui équivaut à 0,39 pour la forme du Vengeron, 0,53 pour celle de la Brême. Les deux idiogrammes, constitués chacun par les moyennes des chromosomes homologues des cinèses de même provenance, sont comparés et la somme des différences absolues s'élève à 0,42. La différence la plus marquée touche le plus petit chromosome qui, chez la forme du Vengeron, mesure 78 % du chromosome homologue de la forme de la Brême ; on ne peut toutefois y voir un caractère spécifique rigoureux, cette dissemblance étant statistiquement peu assurée. Néanmoins, ces résultats montrent bien, nous semble-t-il, que d'importantes délétions du génome de l'une des deux formes par rapport à l'autre, sont à exclure. D'autre part, les sept chromosomes des deux formes étant métacentriques, on ne peut supposer de translocations importantes d'une forme à l'autre. Un croisement entre les deux formes n'ayant pu être réalisé, l'éventualité d'inversions n'intéressant pas le centromère subsiste ; optiquement, de telles inversions ne peuvent être mises en évidence, sur la base des seuls génomes observés ici.

En résumé, les deux formes de *Diplozoon* montrent sept bivalents qui, en première approximation, ne présentent pas de caractéristiques morphologiques spécifiques nettement tranchées (fig. 29). Néanmoins, l'identité des deux génomes ne reste pas démontrée.

L'œuf

En forme générale d'ellipsoïde de révolution, l'œuf, operculé, est surmonté d'un filament polaire qui n'est autre qu'une longue expansion de la coque prolongeant le sommet de l'opercule. Le filament, spiralé et

¹ Les tentatives de blocage des cinèses par la colchicine restèrent sans lendemain, les Vers détachés de la branchie ne supportant ce traitement qu'à une température de 4° C, à laquelle l'activité caryocinétique est pratiquement nulle.

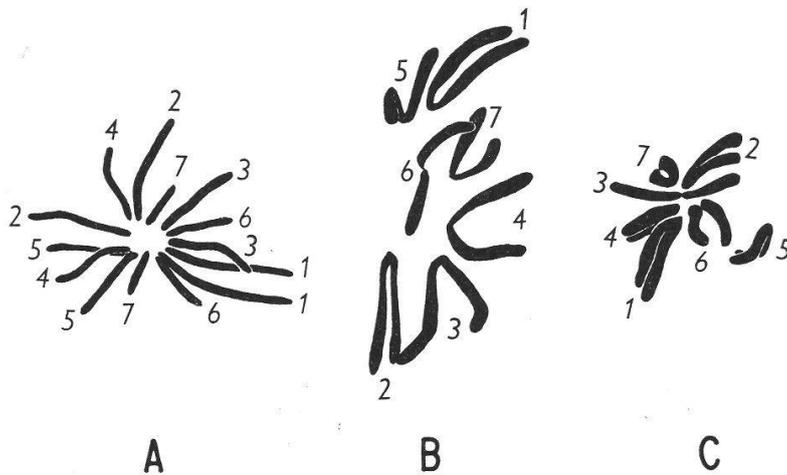


Fig. 29. Cinèses chez *Diplozoon*. Les chromosomes sont numérotés de 1 à 7 suivant leurs longueurs décroissantes. A : métaphase mitotique chez la *Diporpa* ; B et C : métaphases méiotiques de spermatogenèse ; A et C : chez la forme spécifique du Vengeron ; B : chez celle de la Brême.

inerte, mesure 20 à 25 mm de longueur, en extension. L'opercule est conique et coiffe un pôle de l'ellipsoïde ; il est délimité par la ligne de déhiscence de la coque. Cette ligne, circulaire, est visible dès la ponte et se situe entre le tiers et le quart de la longueur de l'œuf, côté filament polaire.

Selon la taille du Ver qui l'a pondu, l'œuf mesure, chez la forme inféodée au Vengeron : 245 à 300 μ de longueur et 125 à 150 μ de largeur ; chez la forme inféodée à la Brême : 245 à 385 μ de longueur et 75 à 110 μ de largeur. Ces chiffres sont l'expression de moyennes calculées sur la base de lots de 100 œufs chacun. Les moyennes inférieures correspondent aux premiers œufs pondus de couples infestant des hôtes immatures (infestations réalisées en laboratoire), alors que les moyennes supérieures sont obtenues à partir de pontes de couples âgés, fixés sur des hôtes matures (infestations naturelles). La figure 39 indique de quelle manière ont été mesurées les longueur et largeur (ou diamètre) de l'œuf.

La morphologie de la larve

*L'oncomiracidium*¹

L'oncomiracidium (fig. 30), à symétrie bilatérale stricte, est aplati dorso-ventralement ; il se distingue des différentes formes de larves libres de *Polyopisthocotylea* actuellement décrites par l'absence de disque adhésif et de crochets à conducteur.

¹ Ce terme fut proposé en 1957 par LLEWELLYN (36) pour désigner la larve libre des Monogènes.

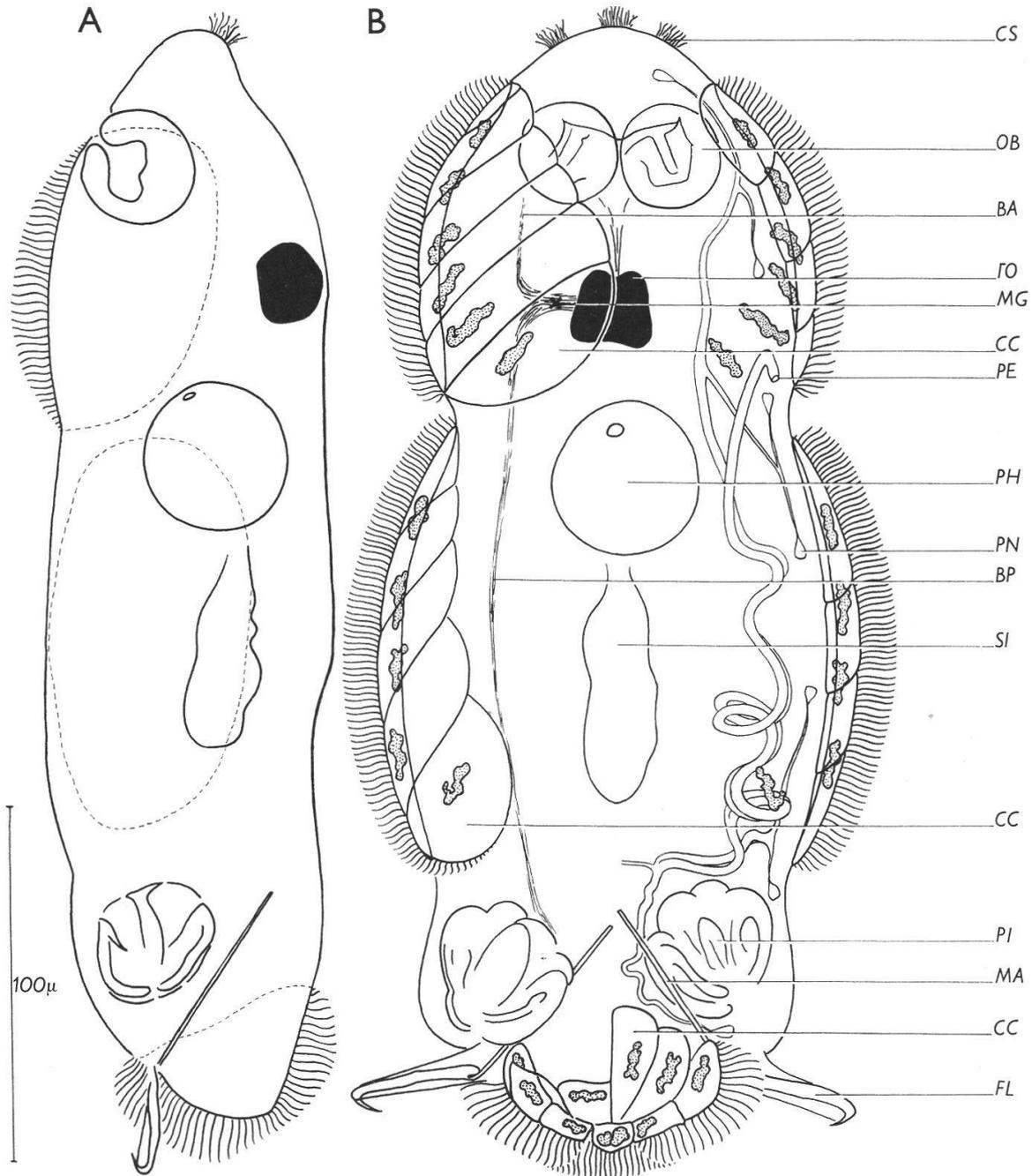


Fig. 30. L'oncomiracidium (non pressé entre lame et lamelle) vu en A : de profil ; en B : de face. En B, les cellules ciliées et les crochets figurent en vue ventrale à gauche, dorsale à droite ; ne sont représentés que partiellement : le système nerveux, à gauche ; le système excréteur, à droite. BA : paire de nerfs antérieurs ; BP : paire de nerfs postérieurs ; CC : cellule ciliée ; CS : touffe de cils sensoriels ; FL : fléau ; MA : manche ; MG : masse ganglionnaire nerveuse ; OB : organe buccal ; PE : pore excréteur ; PH : pharynx ; PN : protonéphridie ; PI : pince ; SI : sac digestif ; TO : tache oculaire. En surfaces pointillées : noyaux des cellules ciliées.

On ne sera pas étonné de constater les variations de grande amplitude des dimensions de l'oncomiracidium, en rapport avec la taille du géniteur dont il provient : d'une part, en effet, le volume de l'œuf dépend strictement de celui de l'ootype où il a été formé ; d'autre part, la taille de l'oncomiracidium est théoriquement fonction de la racine cubique du volume de l'œuf.

Lorsqu'elle nage, la larve contracte légèrement sa musculature circulaire ; elle est ainsi plus allongée qu'après fixation au Bouin-Hollande à chaud. Totalement décontractée après une telle fixation, elle peut mesurer de 200 μ à 400 μ de longueur totale. Les dimensions moyennes sont d'environ 320 μ de longueur totale et 120 μ pour la plus grande largeur du corps.

L'oncomiracidium présente une couverture ciliée à fonction locomotrice disposée en cinq plages dont deux paires symétriques, l'une antérieure, l'autre moyenne, et une plage impaire coiffant l'extrémité postérieure de la larve. La paire de plages ciliées antérieure est latéro-ventrale ; elle est constituée, de chaque côté, de six cellules (et non de cinq comme nous l'indiquions hâtivement en 1959 (6)) dont le nombre ne peut se déterminer que par une coloration des noyaux (carmin acétique par exemple). Les deux plages ciliées moyennes sont de disposition plus latérale par rapport à la paire antérieure, et comptent chacune cinq cellules ciliées. Enfin, la plage impaire postérieure comporte treize cellules disposées sur trois rangs dont quatre dorsales, quatre ventrales et cinq latéro-terminales.

Le hapter est constitué d'une paire de pinces dont les grands diamètres plus constants que la longueur totale de la larve varient de 32 μ à 40 μ (fig. 38), diamètres mesurés sur des oncomiracidiums fixés à chaud au Bouin-Hollande et non montés entre lame et lamelle mais orientés de manière adéquate. (En effet, les deux pinces ne sont pas inscrites dans le même plan.) Deux crochets à fléau complètent l'armature du hapter (p. 78) dont les dimensions varient en fonction de la longueur totale de la larve libre. Seuls les crochets ont atteint leur taille définitive à l'éclosion ; leur longueur moyenne est de 75 μ lorsque le fléau est dans le prolongement de l'axe du manche (fig. 37).

L'appareil digestif de l'oncomiracidium se distingue de celui de l'adulte par une cavité intestinale sacciforme d'où ne se détache encore aucun diverticule intestinal. Cette cavité digestive recèle de nombreuses inclusions deutoplasmiques aux diamètres très variables ; s'y associent également des corpuscules aux dimensions inférieures au μ , animés de mouvements browniens. En outre, les organes buccaux et le grand diamètre (longitudinal) du pharynx mesurent respectivement 22 à 26 μ et 30 à 35 μ (fig. 38) pour des larves non comprimées entre lame et lamelle (fixation Bouin-Hollande, à chaud).

L'appareil excréteur est constitué de deux systèmes symétriques dont seul le système droit est représenté en figure 25.

Le système nerveux, encore peu développé, consiste en une masse ganglionnaire allongée dans le sens transversal, au quart antérieur de la larve ; de cette masse ganglionnaire partent une paire de nerfs antérieurs

se dirigeant vers les organes buccaux et une paire de nerfs postérieurs cheminant latéralement jusqu'aux pinces. Ces paires de nerfs correspondent respectivement à la deuxième paire de nerfs antérieurs et à la cinquième paire de nerfs postérieurs chez l'adulte (fig. 27).

Malgré le faible développement des centres ganglionnaires, il faut remarquer la présence de deux organes sensoriels particuliers à l'oncomiracidium : la tache oculaire et trois touffes de cils sensoriels.

La tache oculaire est située dorsalement au cerveau. Elle est constituée de très fines granulations pigmentaires agglutinées, ayant la forme de deux cupules, à ouvertures latérales, soudées entre elles sur le plan de symétrie bilatérale de la larve ; cette tache oculaire ne comporte jamais de « cristallins » (comme les a décrits LLEWELLYN (38) chez les *Diclidophoroidea*). A quelques reprises, nous avons observé des oncomiracidiums pourvus des deux cupules pigmentaires caractéristiques mais non soudées entre elles. Par ailleurs, ces larves étaient normales.

Les trois touffes de cils (cirres ?) présumés tactiles sont implantées sur l'apex céphalique de la larve. Les cils sont non vibratiles mais orientables à la manière de radioles d'Oursin ; se détachent-ils dès la fixation de la larve sur l'hôte ? Nous ne les avons pas retrouvés chez la *Diporpa*.

Le parenchyme de l'oncomiracidium est parsemé d'inclusions deutoplasmiques de même apparence que celles occupant la lumière intestinale ; les plus grosses d'entre elles, localisées généralement entre les deux crochets, atteignent un diamètre de 15 μ . Le Fast Red salt B ne les colore plus électivement, comme c'est le cas des globules vitellins. Par contre, les pièces sclérifiées des *Diporpas* se colorent positivement par cette substance.

La Diporpa

La larve libre en se fixant à son hôte perd sa couverture ciliée : d'oncomiracidium elle est devenue *Diporpa*, ou larve parasite non accouplée.

Mesurant de 350 μ à 2400 μ en décontraction complète, la *Diporpa* présente une, deux, trois ou quatre paires de pinces selon son âge (fig. 31). Dès que ses pinces ont enserré les lamelles branchiales de l'hôte, c'est-à-dire moins de dix minutes après sa fixation au Poisson par ses crochets, la larve relègue ces derniers en position rétractée dans le parenchyme de l'extrémité postérieure.

L'appareil digestif semble se décharger rapidement de son contenu deutoplasmique, à moins que celui-ci ne soit digéré puis assimilé. On n'en trouve d'ordinaire plus trace dès que le sac intestinal recèle du sang de l'hôte. Dès cette première ingestion, les cellules pigmentaires, bordant la lumière intestinale, se chargent de granules pigmentaires primitivement libres dans l'intestin. Le premier diverticule intestinal à se former est celui qui relie, ventralement au pharynx, le vestibule péripharyngien à l'intestin ; quant aux autres diverticules, ils sont lents à apparaître sur notre matériel, contrairement à ce qu'observe ZELLER chez la *Diporpa* de la forme inféodée à *Phoxinus phoxinus* : l'auteur allemand dessine un

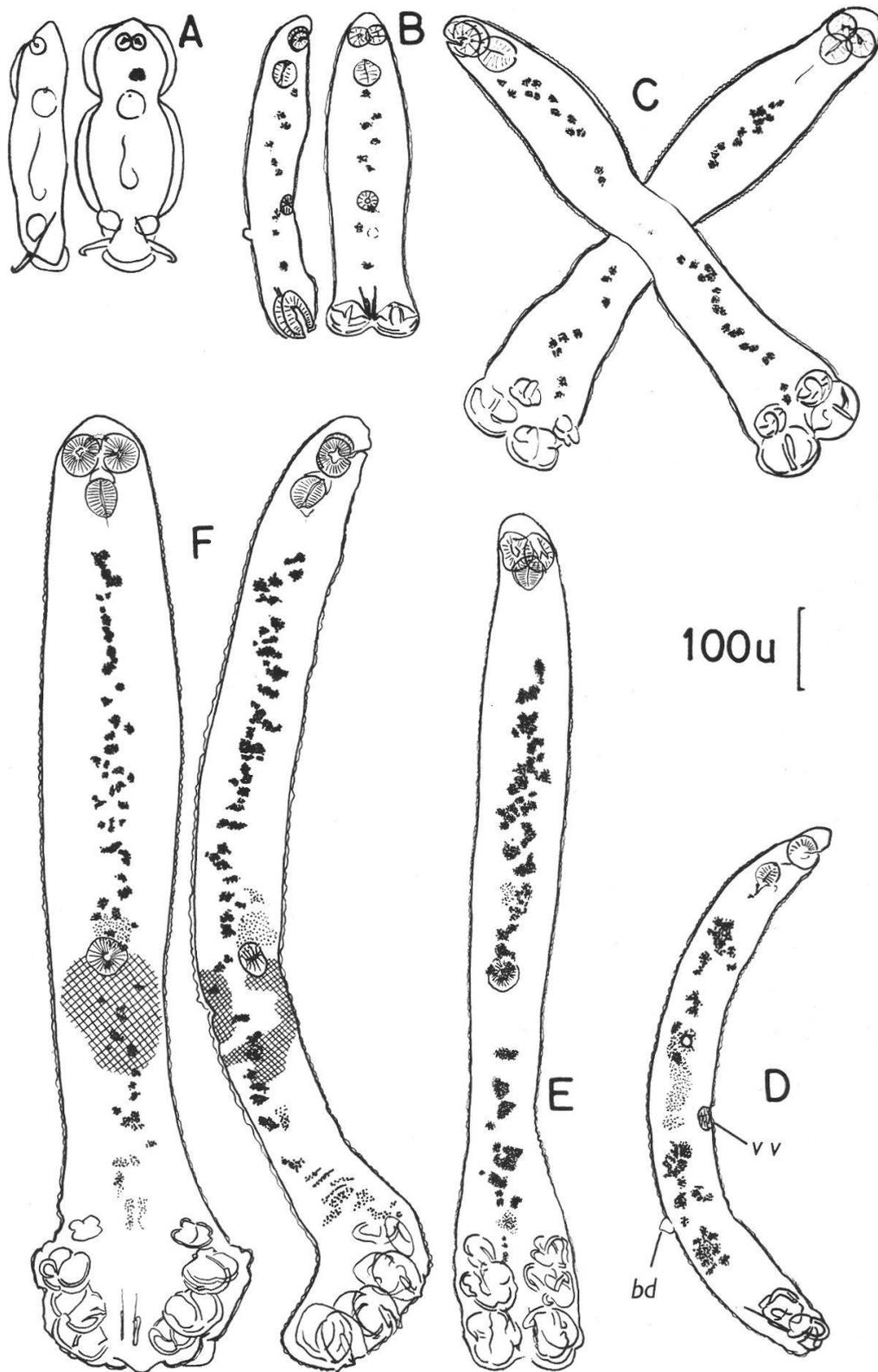


Fig. 31. Différents stades du développement post-embryonnaire, dessinés à la même échelle ; A : oncomiracidium ; B : *Diporpa* de 3 jours ; C : jeune couple d'une semaine ; D : *Diporpa* à 2 paires de pinces, âgée de 2 semaines environ ; E : *Diporpa* à 3 paires de pinces (âge présumé : 1-2 mois) ; F : *Diporpa* à 4 paires de pinces (1,2 mm ; âge présumé : 4-5 mois) ; bd : bouton dorsal ; vv : ventouse ventrale ; les surfaces quadrillées indiquent la localisation des gonocytes.

diverticule intestinal (correspondant semble-t-il au diverticule ovarien) chez la larve à deux paires de pinces déjà, alors que l'on découvre à peine un début de différenciation des diverticules intestinaux chez les plus grosses *Diporpas* des formes inféodées à la Brème et au Vengeron.

L'appareil excréteur se complique très rapidement par l'apparition de nombreuses protonéphridies. Le nombre très considérable de *Diporpas* qu'exigerait l'étude du développement de cet appareil nous a fait y renoncer.

Les organes des sens se modifient par la disparition de la tache oculaire ; à deux reprises, de jeunes *Diporpas*, dont le tube intestinal contenait déjà du sang de l'hôte, montrèrent que leur tache oculaire était en train de se fragmenter en petits amas de granules pigmentaires d'apparence semblable à ceux que l'on observe dans le tube digestif. Ces amas pigmentaires, empruntant un même chemin, parvinrent dans l'intestin, au-dessous du pharynx. La pression artificielle s'exerçant sur les larves montées entre lame et lamelle est peut-être bien à l'origine de dilacérations internes qui expliqueraient ce phénomène : par ces deux observations, nous ne prétendons pas donner ici la clé de l'énigme que pose la disparition de la tache oculaire.

Un nouvel organe des sens, propre à la *Diporpa*, apparaît sous la forme de cils isolés, distribués à la surface du corps, tels que nous les avons décrits à la page 100.

La caractéristique anatomique sans contredit la plus originale de la *Diporpa* réside dans la présence d'un bouton dorsal, situé environ au tiers postérieur de la larve, et d'une ventouse ventrale localisée légèrement en arrière de la moitié du corps. Du point de vue histologique, le bouton dorsal apparaît comme une petite expansion anucléée, une hypertrophie très localisée de la zone sous-cuticulaire ; suivant la taille de la *Diporpa*, il mesure de 10 à 35 μ dans son plus fort diamètre. Nous ne savons à quoi rapporter la ventouse ventrale : sur le plan histologique, est-ce une formation homologue des organes buccaux et des parois des pinces ? Représente-t-elle un organe copulateur comme l'a proposé DAWES ? La présence de gonocytes localisés dans les tissus sous-jacents à la ventouse ventrale et au bouton dorsal (surfaces hachurées de la figure 31, F) semble confirmer les hypothèses de cet auteur.

Position systématique

Le statut des Monogènes, considérés comme une classe distincte de l'embranchement des Plathelminthes, ne paraît pas rallier tous les suffrages. S'en référant aux cycles évolutifs particuliers de certaines espèces de *Gyrodactylus* et *Polystoma*, STUNKARD (55 et 56) conçoit en 1962 et 1963 un arrangement de la classe des Trématodes, dans lequel la sous-classe des *Pectobothridia* Burmeister, 1856, compte deux ordres, dont les *Polyopisthocotylea* Odhner, 1912. Nous adoptons ici le système de BYCHOWSKY (9) et de BAER et EUZET (4), où les Monogènes sont regardés en tant que classe des Plathelminthes sans apparentement aux Digéniens.

Ainsi, la position de *Diplozoon* au sein des *Polyopisthocotylea* Odhner, 1912 (considérés ici comme sous-classe) est la suivante : de l'ordre des *Diclidophoroidea* Price, 1936, ce genre fait partie de la famille des *Discocotylidae* Price, 1936, et de la sous-famille des *Discocotylinae* Price, 1936.

Outre l'espèce *D. paradoxum* v. Nordmann, 1832, parasite d'*Abramis brama* (L.), le genre compterait actuellement 16 espèces ou sous-espèces :

Parasites	Hôtes ¹	Familles	Auteurs	Origines
<i>D. nipponicum</i>	<i>Carassius vulgaris</i>	(Cyprinidé)	GOTO	1891 Japon
<i>D. indicum</i>	<i>Barbus sarana</i>	»	DAYAL	1941 Inde
<i>D. kashmirensis</i>	<i>Schizothorax</i> sp.	»	KAW	1950 Kashmir
<i>D. barbi</i>	<i>Barbus tetrazona</i>	»	REICHENBACH-KLINKE	1951 Sumatra
<i>D. tetragonopteri</i>	<i>Ctenobrycon spilurus</i>	(Characidé)	STERBA	1957 Amérique du Sud
<i>D. ghanense</i>	<i>Alestes macrolepidotus</i>	»	THOMAS	1957 Afrique occidentale
<i>D. cauveryi</i>	<i>Cirrhina cirrhosa</i>	(Cyprinidé)	TRIPATHI	1957 Inde
<i>D. soni</i>	<i>Oxygaster bacaila</i>	»	TRIPATHI	1957 Inde
<i>D. homoion</i>	<i>Rutilus rutilus</i>	»	BYCHOWSKY & NAGIBINA	1959 Europe
<i>D. megan</i>	<i>Idus idus</i>	»	BYCHOWSKY & NAGIBINA	1959 Europe
<i>D. pavlovski</i>	<i>Aspius aspius</i>	»	BYCHOWSKY & NAGIBINA	1959 Europe
<i>D. sapae</i>	<i>Abramis sapa</i>	»	REICHENBACH-KLINKE	1961 Europe
<i>D. paradoxum bliccae</i>	<i>Blicca björkna</i>	»	REICHENBACH-KLINKE	1961 Europe
<i>D. paradoxum gracile</i>	<i>Gobio gobio</i>	»	REICHENBACH-KLINKE	1961 Europe
<i>D. aegyptensis</i>	<i>Labeo forskalii</i>	»	FISCHTHAL & KUNTZ	1963 Egypte
<i>D. gussevi</i>	<i>Blicca björkna</i>	»	GLÄSER & GLÄSER	1964 Europe

¹ Ne sont indiqués ici que les hôtes normaux. On trouvera un complément à cette liste à la page 139.

DEUXIÈME PARTIE

Le cycle évolutif et l'éthologie

Le cycle de *Diplozoon* est direct ; seuls l'œuf et l'oncomiracidium sont libres et représentent donc les formes de dissémination du parasite.

L'œuf

S'il arrive que des œufs se rencontrent dans la corbeille branchiale de Téléostéens, c'est qu'ils y sont parvenus secondairement, les spires de leurs filaments polaires étant restées prises au niveau des branchiospines du Poisson. Contrairement à ce qu'on a bien souvent prétendu (16), ces phénomènes sont accidentels ; ils ne représentent en aucune façon la modalité d'infestation normale : la couverture de cellules ciliées et le comportement de l'oncomiracidium, dont la motilité est activée par les tourbillons de l'eau, l'attestent. Au reste, il semble douteux que les œufs du parasite, enfouis sous le mucus qui les engluie dans la cavité branchiale, puissent incuber normalement.

Les effets de la tension superficielle de l'eau sur la surface externe de la coque de l'œuf sont susceptibles de jouer un rôle non négligeable dans la dissémination du parasite. En effet, les œufs parvenus à la surface de l'eau d'un bac contenant des hôtes infestés adhèrent à la « pellicule de surface » au point qu'il est difficile de les immerger à nouveau. Du fait qu'il est fréquent d'observer en été des bancs de Brêmes à fleur d'eau, nombre d'œufs doivent parvenir au contact de l'air à la faveur des remous dus aux battements de leurs nageoires pectorales, comme on le constate en aquarium. De tels œufs sont sans doute à la merci des vents et véhiculés sur de grandes distances. En cristalliseur, les œufs « flottant » en surface poursuivent leur développement pour autant que n'apparaisse aucun voile bactérien.

La vitesse de chute de l'œuf dans un tube de verre rempli d'eau du lac est de 100 à 150 cm en 30 mn ; sur cette distance, la vitesse est constante. Etant donné que la coque de l'œuf est perméable à l'eau et qu'à 4° C l'œuf est encore de densité plus élevée que celle de l'eau, nous préjugeons que dans le lac, quelle qu'en soit la profondeur, l'œuf atteint le fond. Le temps de chute dépend de plusieurs facteurs tels que la turbulence de l'eau, les courants, la profondeur, etc. ; il doit être compris entre quelques minutes et plusieurs jours.

L'incubation

Un tampon de laine de perlon, retenu à l'endroit où les bulles du diffuseur crèvent en surface, recueille la plupart des œufs des parasites, pondus dans le bac contenant les hôtes. Ce procédé est utilisé pour recueillir de grands nombres d'œufs en vue d'infestations expérimentales. Cependant, pour déterminer les durées d'incubation exactes, il est préférable de recueillir les premiers œufs issus de couples préalablement détachés de leur hôte.

Chez *Diplozoon* hébergé par *Phoxinus phoxinus*, ZELLER (65) indique une durée d'incubation moyenne de 15 jours avec des extrêmes de 12 et de 17 jours. A la température du laboratoire, ces données sont identiques pour notre matériel, mis à part la durée minimum qui est de 5 jours. Les œufs sont placés en boîte de Pétri dont l'eau est renouvelée tous les 3 ou 4 jours.

On sait l'influence déterminante que joue la température sur la durée d'incubation. Quel est le sort des œufs pondus dans le lac durant l'hiver ? Des œufs fraîchement pondus et bien lavés sont placés en tubes scellés et maintenus à 4° C. Des prélèvements sont effectués tous les 15 jours et les œufs sont mis à incuber en boîtes de Pétri à la température du laboratoire. Après un mois et demi de ce traitement, le pouvoir d'éclosion n'est pas affecté (80 à 100 % d'éclosion) ; il s'abaisse à 50 % après deux mois et tombe à 2 % environ après deux mois et demi de glacière.

Seuls les œufs venant d'être pondus survivent aux traitements par le froid : des malformations du hapteur s'observent d'autant plus fréquemment que la « mise en hibernation » est plus longue (p. 82). Le développement de l'embryon est pratiquement interrompu à 4° C.

Il faut déduire de ces observations que les œufs pondus durant les mois froids de l'année ne contribuent que dans une très faible mesure au maintien de l'espèce ; on en trouve la confirmation dans le fait que les premières *Diporpas* de l'année ne se rencontrent qu'en juillet ou en août, tant sur le Vengeron que sur la Brême.

Cela doit-il signifier que les formes présentes dans notre lac se trouvent à la limite Nord de leur distribution géographique ? D'après nos observations dans le Bas-Lac, le Vengeron fraie à 13,5° C, la Brême à 14,5° C ; il s'agit là vraisemblablement de températures limites pour le maintien de ces Poissons, et pourtant, ces températures sont compatibles avec le développement du parasite, puisque des auto-infestations expérimentales ont été obtenues à 10° C et à 12° C. La durée d'incubation est alors de deux mois approximativement.

L'embryon dans l'œuf fraîchement pondu est difficilement décelable, car il est masqué par les globules de vitellus. Il est nettement apparent deux jours plus tard et se présente sous la forme d'une sphère hyaline au centre de l'œuf. Une semaine après la ponte, l'embryon occupe la moitié du volume disponible, et trois jours plus tard, de timides mouvements de contraction sont déjà perceptibles ; la tache oculaire apparaît simultanément et s'accroît jusqu'à l'éclosion. Plus le développement s'avance, plus l'œuf paraît transparent par la dégradation subséquente du vitellus ; plus aussi la morphologie de l'embryon se précise.

La lumière n'est pas nécessaire au développement embryonnaire ; dans les conditions expérimentales, au contraire, l'obscurité est préférable puisqu'elle inhibe la prolifération de Protistes, Bactéries, etc., nettement nuisibles à l'incubation de l'embryon. La durée d'incubation est cependant un peu plus longue à l'obscurité qu'à la lumière.

Le filament polaire, qui ancre l'œuf au substrat et maintient la coque en pleine eau, n'est pas indispensable au développement de l'embryon : il peut être sectionné sans dommage à 300 μ de son point d'insertion sur

la coque. Pourtant, l'incubation est fortement compromise si la coque repose sur le fond du cristalliseur.

L'éclosion

L'oncomiracidium éclot après la rupture de la coque de l'œuf au niveau de la ligne délimitant l'opercule. Ce dernier pivote sur un point plus souple de la ligne de rupture et se rabat latéralement ; par la suite il se sépare spontanément de la coque. D'ordinaire, l'oncomiracidium s'élançait hors de la coque dès que l'opercule s'est rabattu.

La tête de l'embryon est le plus souvent tournée du côté de l'opercule ; sur plusieurs centaines d'œufs près d'éclorre, nous n'avons pas observé d'exception à cette règle chez le parasite de la Brême ; chez celui du Vengeron, par contre, l'œuf est parfois de forme renflée au point que la larve parvient à se retourner complètement dans la coque : le hapter est alors compris dans le cône de l'opercule. Dans ce cas, il peut s'écouler quelques secondes à une quinzaine de minutes avant que l'oncomiracidium ne parvienne à se dégager ; très rarement, la larve meurt dans la coque.

Les cils des cellules de revêtement sont inertes jusqu'à quelques heures avant l'éclosion.

ZELLER (65) remarque que la plupart des éclosions ont lieu à 5 heures du matin. Il est de fait que les embryons à terme manifestent une très grande sensibilité aux variations d'intensité lumineuse ; dans l'œuf, ils se contractent et se replient sur eux-mêmes lorsqu'ils sont soumis à un éclairage intense. Et c'est vraisemblablement sous les effets des mouvements de la larve (pressions internes ?) que l'opercule cède finalement. Nous avons noté l'éclosion, en 10 minutes, d'une bonne centaine d'oncomiracidiums soumis à une forte luminosité de nature intermittente. Ces larves provenaient d'un lot d'œufs maintenus préalablement à l'obscurité durant deux semaines. C'est ainsi qu'à la lumière du jour, les œufs éclosent plus rapidement qu'à l'obscurité. La lumière n'est cependant pas nécessaire à l'éclosion.

Une autre cause adjuvante à l'éclosion est, comme nous l'avons observé maintes fois en cristalliseur, la turbulence de l'eau ; joue-t-elle un rôle important dans l'infestation, le Poisson déclenchant la chute de l'opercule en venant se nourrir sur le fond ? Il y a tout lieu de le supposer.

Les facteurs internes contribuant à déterminer l'éclosion sont certes plus ardues à analyser. Que l'œuf soit embryonné ou non, on observe que la coque devient de plus en plus cassante dans la période correspondant au développement embryonnaire. Il y a là, semble-t-il, une cause favorisant la rupture operculaire. En outre, une modification structurale de la coque apparaît bel et bien au moment où l'embryon parvient à terme, puisque les durées d'incubation extrêmes sont de 5 et de 75 jours.

L'oncomiracidium

L'oncomiracidium, ou larve libre et infestante, assure la dissémination du parasite.

Dès l'éclosion, l'oncomiracidium fait preuve d'une intense activité locomotrice qui se prolonge de manière ininterrompue une à deux heures

durant. Entraîné par les battements ciliaires de ses cellules de revêtement, il ressemble macroscopiquement à un gros Cilié ; pourtant, il est incapable de nager à reculons. Aplati dorso-ventralement, l'oncomiracidium a la faculté de se tordre en hélice sur son axe longitudinal : il se « visse » dans l'eau, et indépendamment de ce mouvement il avance en décrivant des spires plus ou moins régulières ; il se déplace donc indifféremment sur les faces dorsale, latérales ou ventrale. Sa vitesse ne se maintient jamais longtemps constante ; la larve progresse par « bonds » successifs et sa nage n'est ainsi qu'une suite d'accélération et de décélération.

Une ou deux heures après l'éclosion apparaissent les premiers signes de fatigue ; l'oncomiracidium prolonge ses « bonds » au point qu'en perte totale de vitesse, il se laisse finalement choir sur le fond. Pourtant, perçoit-il une brusque variation d'intensité lumineuse, se sent-il entraîné dans un tourbillon ou alors entre-t-il en contact avec le fond ou un solide immergé, le voici qui retrouve son énergie pour quelques instants et reprend sa nage.

Deux à quatre heures après l'éclosion, la larve entreprend des tentatives de reptation sur le fond ; ces phases de récupération sont tout d'abord des glissades puis de véritables périodes de repos entrecoupées de « bonds » de moins en moins vigoureux. Puis, les cellules ciliées se détachent de la surface du corps ; ces décollements, qui surviennent parfois moins de deux heures après l'éclosion, laissent encore à la larve ses potentialités d'infestation ; néanmoins sa nage est gravement compromise.

Dans l'eau du lac, l'oncomiracidium meurt après avoir abandonné toutes ses cellules ciliées ; dans la solution de Ringer, au contraire, celles-ci ne se détachent que rarement. Par contre, le mucus branchial ou le sérum de l'hôte, l'un et l'autre à fortes concentrations, déclenchent rapidement les processus de décollement de ces cellules (phénomènes enzymatiques, vraisemblablement), quel que soit l'âge de l'oncomiracidium.

La longévité de la larve n'excède guère 6 heures en moyenne à une température de 18 à 20° C. En solution de Ringer, la larve reste en vie une à deux heures de plus, bien que ce milieu ne semble pas prolonger de beaucoup la durée où la larve est à même de rechercher activement son hôte. C'est dans du Ringer non glucosé, stérilisé, maintenu à 4° C et à l'obscurité, que nous avons obtenu la longévité record de 92 heures. On peut estimer que dans les conditions naturelles et selon la température de l'eau, le pouvoir d'infestation active (de la part de la larve) est compris entre 4 et 10 heures.

L'oncomiracidium présente une phototaxie positive très nette qui doit lui faire normalement gagner la surface (pour autant, bien sûr, qu'il soit soumis à une irradiation lumineuse suffisante : à 30 mètres de fond, l'obscurité est quasi totale et permanente dans notre lac, du moins pour les yeux des plongeurs qui nous l'ont certifié). La vitesse ascensionnelle de la larve est de l'ordre de 20 centimètres à la minute, soit 10 mètres environ au cours de la première heure. Cette phototaxie ne présente apparemment aucun caractère adaptatif important.

En revanche, la rhéotaxie (phénomène dans lequel un animal soumis à des courants d'eau manifeste des réactions locomotrices orientées et obligatoires), dont les larves font preuve, figure comme facteur déterminant, décisif, dans l'infestation : la motilité de la larve est exacerbée par les tourbillons ou par de faibles déplacements de l'eau ambiante ; au contraire, aspirée à la pipette ou prise dans un violent mouvement giratoire, elle suspend instantanément toute activité vibratile superficielle. On voit que l'orientation (notion essentielle d'une taxie) existe bel et bien ici, mais se manifeste par une modalité passive puisque la stimulation elle-même détermine le déplacement de l'animalcule.

Signalons enfin qu'aucun stimulus de nature biochimique (sang du Poisson, mucus branchial, hôte fraîchement sacrifié, etc., mis en présence des larves) ne semble propre à attirer l'Helminthe à son hôte.

Le mode d'infestation

Il est pour le moins surprenant de constater qu'il n'existe aucune indication dans la littérature scientifique concernant la voie qu'empruntent les oncomiracidiums des divers *Polyopisthocotylea* parasites de Poissons pour gagner la surface branchiale de leur hôte. Cette lacune étonne d'autant plus que l'infestation peut être suivie à l'œil nu *in vitro* !

A notre connaissance, les seuls renseignements relatifs à ce problème sont ceux de GALLIEN (1935) et de LLEWELLYN (1957 a). Ces auteurs observent l'infestation de têtards par des oncomiracidiums de *Polystoma*. LLEWELLYN (36) décrit comment la larve s'introduit dans la cavité branchiale de son hôte en pénétrant par le spiracle, après avoir rampé à la manière d'une Planaire, à la surface de l'opercule. Et l'auteur gallois de supposer que l'oncomiracidium des formes piscicoles pourrait gagner la surface branchiale par la fente operculaire.

Nos procédés d'investigation sont les suivants : un Vengeron ou une Brème de 5 cm de longueur environ est préalablement isolé en eau pure, afin que les « coughing movements » éliminent tout corps étranger de la corbeille branchiale. La respiration du futur hôte sera ainsi notablement plus régulière. Le Poisson est ensuite placé en cristallisoir sous la loupe binoculaire dans un faible volume d'eau. Quelques oncomiracidiums sont instillés dans le récipient dès que le Poisson a recouvré sa tranquillité.

Au hasard de leurs pérégrinations, les larves parviennent dans les tourbillons d'eau de respiration issue des fentes operculaires du Poisson : elles redoublent alors de vigueur, virevoltent et bien souvent, entraînées par leurs ébats, perdent complètement la piste de l'hôte. Parfois au contraire, elles parviennent fortuitement devant la bouche de l'alevin dans le secteur sphérique d'où l'eau de respiration est aspirée. Se sentant entraînées par le courant d'aspiration, les larves suspendent immédiatement leur locomotion et, inertes, pénètrent passivement dans la cavité buccale.

D'ordinaire, l'oncomiracidium parvient dans le secteur sphérique d'aspiration en un point trop éloigné des lèvres de l'hôte pour qu'il puisse être engagé dans la cavité buccale en une seule aspiration. Sa course prend fin à quelques dixièmes de mm de la bouche close du Poisson.

La larve s'éloigne alors, n'étant temporairement plus soumise aux effets d'inhibition motrice de l'aspiration. Mais à peine repartie, la voilà surprise à nouveau par un mouvement aspiratoire : suspendant derechef ses battements ciliaires, la larve se fait réaspirer en direction de la cavité buccale. Ce petit manège peut compter une bonne douzaine d'allers et retours avant que la larve finisse par franchir le niveau labial de son hôte !

Jamais nous n'avons vu un oncomiracidium ramper à la surface du Poisson. Est-ce que la présence ou l'absence de crochets à fléaux détermine le comportement de la larve libre et par là-même la voie d'accès à la branchie ? Il est certain que tous les oncomiracidiums de *Polyopisthocotylea* parasites de branchies n'infestent pas leur hôte de la même manière que *Diplozoon* (oncomiracidium de *Squalonchocotyle torpedinis* dépourvu de cellules ciliées, parasite de *Torpedo marmorata* (20), par exemple.

Avant d'accéder à la chambre branchiale proprement dite, la larve doit traverser le filtre des branchiospines. Chez nos Cyprinidés autochtones, ces formations cartilagineuses ne paraissent pas devoir opposer de barrière à l'infestation (sinon chez de jeunes alevins qui ne seraient guère susceptibles d'aspirer un oncomiracidium sans le déglutir ou le rejeter). Toutefois, il faut ajouter que toute tentative d'infestation est régulièrement compromise lorsque l'eau du bac contient des poussières et de menus détritiques en suspension. Les « coughing movements » détachent-ils les larves ou serait-ce plutôt le mucus, engluant les grosses particules au niveau branchiospinal, qui opposerait une barrière aux larves avant qu'elles ne parviennent au contact du tissu branchial ? Ces deux effets se conjuguent probablement.

Les travaux de WOSKOBOINIKOFF (63) et BIJTEL (5) entre autres rendent compte du mécanisme de ventilation de l'appareil branchial chez les Téléostéens. Ces auteurs mettent l'accent sur le fait que les lames de l'hémibranchie d'un arc s'imbriquent avec les lames de l'hémibranchie non correspondante de l'arc voisin (fig. 32). Cette relation de contiguité inter-hémibranchiale est pour ainsi dire permanente, comme nous avons pu le vérifier chez de grosses Brèmes ayant subi l'ablation d'un fragment d'opercule. Nous ne saurions pourtant nous prononcer sur l'imbrication des lamelles branchiales, d'une lame à l'autre. On pourra concevoir que la texture finement grillagée d'un tel appareil soit à même de retenir mécaniquement les oncomiracidiums traversant la corbeille branchiale avec le flux de respiration.



Fig. 32. Coupe horizontale et longitudinale de la tête d'une jeune Brème montrant, à gauche, le cheminement de l'eau de respiration au travers de l'appareil branchial (imité de LLEWELLYN).

Nous avons vu (p. 78) qu'en nageant, l'oncomiracidium maintient ses crochets protractés latéralement. Ce qui peut étonner au premier abord, c'est que ceux-ci soient orientés du faux côté pour agriffer l'épithélium branchial. Mais l'oncomiracidium n'est pas tenu de voyager dans

les cavités respiratoires de son hôte la tête la première ! Certainement, le fléau doit premièrement basculer et parvenir dans l'axe du corps de la larve pour ancrer ensuite celle-ci à la lamelle branchiale. Cette phase est très difficile à observer sur le Poisson, on s'en doute. Aussi, avons-nous opéré *in vitro*, en projetant des larves à la pipette sur des lames branchiales fraîchement disséquées. (L'oncomiracidium est absolument incapable de se fixer de son propre chef à un fragment de branchie mis en sa présence.) Dans le dessein de nous rapprocher des conditions naturelles, nous avons entretenu à la pipette un courant d'eau intermittant sur les jeunes larves épinglées au mucus branchial par un seul crochet en général. En une ou deux minutes, les deux pinces ont enserré le tissu branchial. Temporairement, les larves assurent leur fixation par leurs organes buccaux, à moins qu'il ne s'agisse déjà de tentatives de succions. Il est difficile de préciser quand la fixation par la pince devient effective, d'autant plus que l'épithélium d'une branchie réséquée sécrète dès la mort de l'hôte un mucus particulièrement abondant et consistant qui fausse l'observation.

Cinq minutes après que la larve se soit épinglée dans le mucus ou sur l'épithélium lamellaire, les cellules ciliées ont toutes disparu. On peut du reste les retrouver dans le cristalliseur : de tailles inégales, elles ressemblent à des Ciliés subsphériques dont la nage est absolument aveugle et mécanique. C'est alors qu'on peut discerner le mieux les files régulières et parallèles des grains basaux disposés à leur surface. Le décollement de ces cellules locomotrices laisse sur la larve des surfaces extrêmement irrégulières, d'où se détachent des filaments et quantité de petites expansions en massue, aux réfringences diverses. La larve libérée de sa couverture ciliée est immédiatement susceptible de contractions et extensions extrêmes qui confèrent à la *Diporpa*, ou larve fixée, sa grande motilité, condition *sine qua non* de survie pour l'espèce.

La Brême se nourrit essentiellement sur le fond. Ce mode de nutrition permet à ce Poisson de s'infester également par des oncomiracidiums gisant déjà inertes sur la vase. En effet, si la durée du pouvoir d'infestation active de la part de la larve (nous avons vu comment) équivaut à une moyenne d'environ sept heures, la durée du pouvoir total d'infestation (active et passive) se superpose à peu près à la longévité de l'oncomiracidium. Mais est-il possible d'estimer le nombre des Vers parvenus de manière absolument passive sur leur hôte ?

Il faut signaler la faible fréquence de la réussite de l'infestation. Pour un Poisson de 5 cm de longueur, vierge de tout parasite au départ et de tempérament calme, une larve sur dix environ qui traversent la corbeille branchiale parvient à y demeurer fixée. Cela ne signifie pas pour autant que les neuf autres aient perdu leurs chances, à moins que, leurs cellules ciliées s'étant détachées, elles ne meurent avant de s'être fait réaspirer par le Poisson.

Le plus petit Poisson que nous soyons parvenu à infester est un Vengeron mesurant 26 mm.

Enfin, dans les infestations expérimentales, il est fréquent d'observer qu'un Poisson, manifestement incommodé par la présence d'un nombre

élevé de larves fraîchement fixées, en arrive à exécuter de tels « coughing movements » que bien des larves, démunies ou non de leurs cellules ciliées, sont ainsi éjectées. C'est aussi pourquoi il est essentiel de placer au départ hôtes et larves libres dans l'eau la plus limpide possible.

La Diporpa

Puisque le cycle évolutif de *Diplozoon* ne comporte pas d'hôte intermédiaire, le Ver, parvenu au stade de *Diporpa*, aurait bouclé son cycle si ce n'était qu'il lui faille encore accéder à sa maturité sexuelle. Or, l'ultime phase du cycle ne peut être atteinte sans qu'un accouplement n'intervienne entre larves parasites de conditions communes. Pour la *Diporpa*, deux voies sont donc possibles, celle du « célibat », représentant une survie larvaire estimée à cinq mois au maximum, ou celle de la « vie conjugale », pouvant s'étendre sur deux ans au moins.

Deux jours après la fixation de l'oncomiracidium, celui-ci devenu *Diporpa*, acquiert les dispositions anatomiques qui lui sont caractéristiques, à savoir le bouton dorsal et la ventouse ventrale. A 20° C, il faudra un ou deux jours supplémentaires à cette larve pour qu'elle soit en mesure de s'accoupler à une partenaire. On voit donc à quel point l'état de *Diporpa* peut être transitoire dans le cycle complet du parasite. Il faut pourtant dire que cette durée minimum de trois jours a été déterminée en laboratoire, dans des cas d'infestations massives. Dans la nature où la température est généralement plus basse et les concentrations d'oncomiracidiums beaucoup plus faibles, les chances d'infestation sont minimes au point que nous n'avons rencontré que deux fois deux *Diporpas* sur le même arc branchial. Dans la majorité des cas, la *Diporpa* devra attendre un certain nombre de jours ou de semaines, à compter depuis celui où elle est à même de pouvoir s'accoupler, avant de rencontrer sa future partenaire.

La détermination de l'âge de la *Diporpa* pose un problème difficile. Les critères se basant sur le nombre et la taille des pinces sont évidemment approximatifs puisque le développement du hapter dépend du métabolisme qui lui-même est essentiellement fonction de la température. Ainsi, une larve se fixant sur son hôte à mi-juillet paraîtra plus âgée à mi-septembre qu'une larve de deux mois récoltée à mi-novembre. D'autre part, sur la base de comparaisons après infestations expérimentales, il apparaît très clairement que le développement général du parasite est plus lent dans le cas d'infestations sévères que lorsque l'appareil branchial héberge deux ou trois couples seulement. Enfin, la taille de l'hôte, dans certaines limites, n'est pas sans incidence sur le développement du parasite.

La première paire de pinces est présente à l'éclosion. Les secondes pinces apparaissent au moment où la *Diporpa* est susceptible de s'accoupler, soit quatre jours après l'infestation. A 20° C et sur des Vengerons de 5 à 10 cm, la troisième paire de pinces se développe chez la *Diporpa* après un mois de vie parasitaire ; d'ordinaire, à 40 jours, la larve fixée porte des pinces de la troisième paire approximativement aussi développées que celles de la deuxième paire. Quant à la quatrième paire, nous

ne l'avons jamais observée à la suite de nos infestations expérimentales. Peu d'indices permettent d'évaluer l'âge des larves trouvées porteuses de huit pinces. De telles *Diporpas* n'apparaissent guère avant mi-septembre et se trouvent régulièrement associées aux dernières larves fixées trouvées dans l'année (soit jusqu'à fin novembre). Nous inclinons à croire que de septembre à fin novembre, bien des larves à trois paires de pinces restées sans partenaires se détachent de leur hôte et meurent. Quelques rares privilégiées parviennent à subsister sur certains hôtes, toujours peu infestés (Brêmes ou Vengerons), et développent leur quatrième paire de pinces. Il n'est pas exclu que ces larves tenaces se soient fixées à leur hôte en juillet ou août, ce qui porterait leur âge à cinq mois au maximum. Nous avons retrouvé une *Diporpa* à trois paires de pinces que nous estimons provenir de l'infestation initiale, chez un jeune Vengeron maintenu à 20° C et infesté deux mois auparavant. On pourrait ainsi évaluer à 3 ou 4 mois peut-être l'âge des larves provenant du lac, au moment où apparaît la dernière paire de pinces. Signalons que ZELLER n'a rencontré en tout et pour tout que deux larves à trois paires de pinces sur l'hôte *Phoxinus phoxinus* ; cet auteur prétend en outre qu'un développement ultérieur du haptéur n'est possible que si l'accouplement intervient préalablement. GOTO, au contraire, fait la trouvaille exceptionnelle, chez *D. nipponicum*, de deux *Diporpas* sexuellement adultes mais non unies entre elles (voir p. 103).

En bref, la présence de *Diporpas* sur le Poisson du lac s'étend de début juillet à fin novembre. Les rares trouvailles en dehors de cette période ne font que confirmer le fait qu'à la saison chaude correspond la dissémination du parasite. Rares sont les *Diporpas* trouvées porteuses d'une seule paire de pinces ; les larves à deux et trois paires de pinces s'observent surtout de mi-juillet à fin septembre, celles à quatre paires de pinces principalement à la mi-automne. L'âge maximum d'une *Diporpa* ne doit guère excéder cinq mois.

Nos observations diffèrent ainsi sensiblement de celles du seul auteur précisant la durée des phases du cycle évolutif de *Diplozoon* : décrivant *D. tetragonopterini*, STERBA(54) indique que la maturité sexuelle est atteinte huit à dix jours après l'éclosion à 24-26° C. Les seules indications sur la longévité fournies par ZELLER concernent la *Diporpa*, susceptible de subsister des semaines et des mois sur son hôte, en attendant l'accouplement.

La *Diporpa* dispose de deux moyens de locomotion qui sont une sorte de reptation du haptéur où la larve procède par déplacements alternatifs des pinces, et une marche beaucoup plus rapide qui se pratique à la manière des Sangsues déambulant sur un substrat solide : la larve commence par fixer la région antérieure à l'aide des organes buccaux, son corps étant plus ou moins en extension ; puis elle détache son haptéur qui vient pincer les lamelles branchiales voisines du lieu auquel se cramponnent les organes buccaux, etc. Les jeunes *Diporpas* à une et deux paires de pinces n'utilisent pratiquement que le deuxième mode décrit ci-dessus, alors que les larves plus âgées paraissent s'en remettre surtout au premier. Ces comportements ont été observés chez des *Diporpas* se déplaçant sur des branchies isolées du Poisson.

S'il ne semble pas exister de taxies attirant les *Diporpas* l'une vers l'autre, il est néanmoins fréquent de découvrir des *Diporpas*, généralement âgées, participant si l'on peut dire à l'intimité d'un couple immature. De telles larves enlacent l'extrémité antérieure d'un partenaire ou s'enroulent autour du couple, ce qui ne provoque aucune réaction particulière de la part de ce dernier. Ces « ménages à trois » sont particulièrement fréquents après de massives infestations simultanées.

Concernant, enfin, la recherche des *Diporpas* sur la branchie, c'est le plus souvent par la vivacité de leurs mouvements que ces larves se font démasquer ; c'est pourquoi il est essentiel de sacrifier l'hôte le plus tardivement possible, de manière que la motilité des larves soit intacte et que le tissu branchial soit le moins possible englué de mucus. De toute manière, le prélèvement total des parasites et le contrôle de la corbeille branchiale entière d'une Brème de 2 kg ne peuvent être garantis par une personne seule.

L'accouplement

DUJARDIN (1845) est le premier à émettre l'hypothèse que les larves — qu'il baptise du nom de *Diporpa* — pourraient appartenir au genre *Diplozoon* et représenter de jeunes individus encore non accouplés. Il revient à VON SIEBOLD (1851), mais surtout à ZELLER (1872) d'avoir élucidé la modalité de l'accouplement chez ce curieux Monogène. ZELLER, en effet, décrit dans le détail le fonctionnement du système de coaptation dans lequel une *Diporpa*, se trouvant à proximité de sa partenaire, adapte sa ventouse ventrale sur le bouton dorsal de sa compagne ; il donne, du reste, un dessin resté classique, figurant deux larves accouplées l'une à l'autre par un seul point d'attache. Puis l'auteur décrit comment les deux *Diporpas* pivotent de 90° sur leur axe longitudinal, l'une dans un sens, l'autre dans le sens opposé, et emboîtent les deux ventouse et bouton restés libres pour former le couple définitif. Ce dernier est donc uni par les deux surfaces latérales des *Diporpas*, s'étendant entre les ventouses ventrales et les boutons dorsaux. On constate qu'il peut alors s'agir soit des deux flancs gauches, soit des deux flancs droits des partenaires.

Nous pensions avoir été le premier à mentionner (7) cette dualité dans la manière de s'accoupler ; ultérieurement, nous avons trouvé cette particularité brièvement signalée par ZELLER. L'auteur allemand ne fait pas allusion au problème sous-jacent qui est de savoir si les *Diporpas* sont dotées d'une polarité antérieure à l'accouplement ou si, au contraire, elles présentent une ambivalence à l'égard du côté par lequel elles s'unissent à leur partenaire.

On sait que certaines asymétries sont réalisées chez les *Polyopisthocotylea*. EUZET (19) décrit l'oncomiracidium asymétrique de *Hexostoma thynni*, espèce qui, à l'état d'adulte, se caractérise par une symétrie bilatérale stricte ! LLEWELLYN (36) considère que l'asymétrie de plusieurs Monogènes adultes relève d'une adaptation secondaire de nature micro-écologique. Il souligne un caractère discriminatif chez les genres asymétriques *Gastrocotyle* et *Axine* où, chez le premier, les pinces sont localisées

strictement d'un seul côté, chez le second, des deux côtés des crochets marquant l'extrémité postérieure originelle de ces formes. Sur le plan systématique, c'est à l'échelon de la famille que le caractère de la localisation des crochets permet de différencier ces deux formes asymétriques, à savoir, respectivement les Gastrocotylidés et les Microcotylidés (*Gastrocotyle* avait été placé au sein des Microcotylidés par PRICE (46).) Enfin, alors que chez certaines espèces asymétriques, tous les individus sont superposables (p. ex. *Grubea* avec quatre pinces à droite et une à gauche), chez d'autres espèces, certains individus sont asymétriques « à droite », d'autres « à gauche » (p. ex. *Gastrocotyle*). Chez *Grubea*, l'asymétrie est d'origine nettement génétique, ce qui ne semble pas être le cas de *Gastrocotyle*, pour reprendre ces exemples. On suppose que, chez ce dernier genre, une ambivalence constitutionnelle de la larve conduit à une différenciation de l'asymétrie durant l'ontogenèse, qui se traduit par le développement du hapter à gauche ou à droite, suivant sur quelle hémibranchie s'est fixé le parasite. Jusqu'à présent, aucune expérimentation ne semble avoir été tentée pour confirmer ce point de vue.

Chez *Diplozoon*, oncomiracidium et *Diporpa* ont une symétrie bilatérale ; dès que le deuxième emboîtement de l'accouplement est réalisé, apparaît une asymétrie de chacun des deux partenaires. Les causes en sont la tension que détermine le double emboîtement, puis la disparition de la cuticule des surfaces superposées et la formation subséquente d'une lame de musculature périphérique latérale commune aux deux partenaires ; signalons également les deux anastomoses reliant les tubes digestifs du couple. Comme les partenaires sont en position croisée, géométriquement, chacun d'eux est superposable à l'autre (symétrie axiale du couple).

Quel est le déterminisme de l'asymétrie chez *Diplozoon* ? Nous ne pouvons nous prononcer sur une ambivalence ou sur une polarité des *Diporpas* en observant le parasite au moment de l'accouplement lors d'infestations massives et simultanées, puisque des données précises concernant la vitesse de déplacement des larves sur l'hôte vivant nous manquent. Par ailleurs, chez les couples parasites de la Brème et du Vengeron, nous trouvons, sur 740 cas, 382 couples unis par leurs flancs droits et 358 couples unis par leurs flancs gauches. Selon le test de conformité (critère du χ^2), il faut considérer l'existence d'une moyenne de 50 % de chacun des deux cas (le seuil de signification étant de 95 %). Or, en admettant une ambivalence des *Diporpas*, il est clair que nous aurions 50 % de probabilités pour que se réalise un accouplement par les flancs droits par exemple. Cependant, au stade actuel de nos recherches, nous ne pouvons réfuter la possibilité qu'une polarité des larves, de nature génétique, et se distribuant à 50 % dans l'un et l'autre cas, régit ce phénomène !

Seule l'expérimentation est à même de préciser la nature de l'asymétrie chez les Monogènes adultes. Or, concernant *Diplozoon*, les tentatives d'accoupler deux *Diporpas* sur une branchie disséquée demeurent vaines : ZELLER le constate également. Combien de fois avons-nous tenté l'expérience ? Les seuls essais fructueux obtenus furent la réalisation de

la deuxième fixation à partir de couples qui s'étaient préalablement unis par un seul emboîtement sur l'hôte encore en vie. Et même ici, il demeure exclu de décrire comment se passe cette phase, tant les partenaires se tordent rapidement l'un autour de l'autre, animés d'incessants mouvements de contraction et d'extension. Dans le dessein d'accoupler trois individus l'un à l'autre (comme on a pu le réaliser chez le *Lombric* ou comme cela se passe parfois spontanément chez les *Limnées*), nous avons placé à plusieurs reprises une *Diporpa* très remuante auprès d'un couple uni par une seule fixation : vaine tentative. Certain conditionnement externe, non réalisé en cristallisoir, paraît être nécessaire à l'accouplement.

ZELLER relève avec justesse que deux *Diporpas*, s'unissant pour former un couple, peuvent être de développements dissemblables. Dans les auto-infestations prolongées, il n'est pas rare de rencontrer de jeunes couples dont les partenaires se différencient par une, rarement par deux paires de pinces. Dans les conditions naturelles, les accouplements de *Diporpas* à une seule paire de pinces paraissent être très rares, contrairement à ce qu'observe ZELLER sur son matériel. Nous estimons que dans la majorité des cas, les accouplements se réalisent au stade de deux paires de pinces. Vu que le bouton dorsal des *Diporpas* à trois paires de pinces est en nette régression et que cette formation est quasi inapparente chez les larves munies de quatre paires de pinces, on peut se demander si les potentialités d'accouplement ne sont pas subordonnées au développement des larves jusqu'à une limite coïncidant avec l'apparition de la dernière paire de pinces. Là, de nouveau, on ne peut que déplorer les insuccès de l'expérimentation dans le domaine de l'accouplement.

Même si des recherches ultérieures devaient démontrer que ventouse et bouton représentent bel et bien l'équivalent d'organes copulateurs, il n'en reste pas moins que le terme d'accouplement ne revêt pas ici l'acceptation générale qu'on lui attribue. L'observation montre en effet que cet acte vise secondairement seulement aux fins de la procréation et qu'en premier lieu, il doit être considéré comme la recherche d'un conditionnement, de la part des larves, pour atteindre la maturité sexuelle.

Dans une publication antérieure (7), nous avons utilisé le terme de pseudo-cleistogamie pour caractériser le curieux mode de reproduction de *Diplozoon* : un partenaire, du fait de son vagin abouché sur le canal déférent de l'autre partenaire, ne peut être fécondé que par ce dernier et par lui seul.

Le couple

L'observation montre que deux *Diporpas*, accolées l'une à l'autre par le premier emboîtement seulement, n'ont plus la faculté de se désunir : l'association des deux partenaires est scellée jusqu'à la mort du couple. Aucun autre organisme ne semble être soumis à une loi aussi formelle.

Dès que le deuxième emboîtement de l'accouplement est réalisé, le couple prend son attitude caractéristique en X. Puis les cuticules des surfaces juxtaposées se résorbent et le jeune couple acquiert ses dernières paires de pinces. Celles-ci apparaissent bien plus rapidement chez le

couple constitué que chez la *Diporpa* restée seule : trente à trente-cinq jours après l'accouplement, la garniture de pinces est parachevée (contre cent à cent cinquante jours environ chez la *Diporpa*). On voit par là à quel point l'accouplement accélère les processus de la croissance. Nous n'avons pu préciser ni le laps de temps s'écoulant entre la réalisation des deux emboîtements, ni l'âge du couple lorsque la résorption des cuticules est complète (2 à 4 jours ?).

Chez *Diplozoon*, la notion d'individualité est fort ambiguë ; en effet, deux individus larvaires, éclos de deux œufs différents, se soudent entre eux pour former un couple. Celui-ci devient donc assimilable à un individu (dans son acception : être, considéré isolément par rapport à une collectivité) ; mathématiquement parlant, un partenaire du couple équivaldrait donc à un demi-individu, ce qui est un non-sens par définition. *Diplozoon* est certes le seul genre animal connu qui, pour assurer sa pérennité, voit deux individus s'associer pour n'en former qu'un.

Un des rares facteurs, fatal pour le parasite mais supporté par l'hôte, est une eau de 24 à 26° C. A une telle température, les couples adultes, les plus âgés tout d'abord, se détachent de leur hôte et meurent rapidement. De la sorte, nous sommes parvenus à défauner totalement des Vengerons ayant séjourné deux mois en bassin thermostatique. A noter que, dans ses débuts, ce traitement par la température détermine une auto-infestation massive ; mais celle-ci disparaît au fur et à mesure que les couples juvéniles, accédant à la maturité sexuelle, se détachent de leur hôte.

Expérimentalement, il est possible de faire se refixer à un fragment de branchie un couple immature ou une *Diporpa* préalablement extirpée de son hôte d'origine, pour autant que des fragments de tissu branchial ne paralysent pas les pinces. Les couples matures ne montrent cependant aucune aptitude à réenserrer en bloc les lamelles branchiales d'une nouvelle lame. Si nos tentatives de faire se refixer des Vers juvéniles sur des hôtes vivants restèrent vaines, c'est que nous ne disposions pas de Poissons sûrement défaunés et de tailles suffisamment grandes. Avec un matériel adéquat à disposition, nous ne doutons pas de la réussite d'un pareil transfert qui permettrait d'intéressantes recherches relatives à la spécificité et à la systématique. Dans les conditions naturelles, un adulte, une *Diporpa* même, sont absolument incapables de passer d'un hôte à un autre. Du reste, la sédentarité des *Polyopisthocotylea* n'est, à notre connaissance, nullement mise en doute (sinon éventuellement chez les *Cyclocotylidae*, considérés parfois comme hyperparasites de Crustacés, vivant dans la cavité buccale de Poissons marins).

Le couple manifeste une motilité débordante dès qu'il est séparé de son hôte. Nombre de Monogènes font du reste preuve d'un comportement identique. C'est pour cette raison, semble-t-il, que le couple détaché, se tortillant sans discontinuer, ne parvient plus à se nourrir. Il eut été pratique, pour récolter des œufs par exemple, de disposer d'adultes maintenus *in vitro*. Mais, détaché, le couple a beau être à jeun depuis quelques minutes à plusieurs jours, il n'est plus capable d'aspirer le sang

d'une branchie ; maintes fois, nous avons déposé des Vers matures sur et dans les branchies de Poissons vivants, épinglés de flanc dans une cuve après l'ablation d'un opercule, avec ou sans eau : peine perdue, les Vers sont condamnés.

La survivance du couple détaché de son hôte n'excède guère deux semaines, en Ringer non glucosé et vivement aéré par un diffuseur.

La longévité du couple sur son hôte n'est pas facile à déterminer. Des couples matures ont subsisté dix mois à 10–12° C sur des Brêmes maintenues en bassin et refusant toute nourriture. A cette température, les couples provenant d'une auto-infestation pratiquement inévitable ne peuvent se confondre avec les couples adultes plus volumineux fixés sur l'hôte à la date où celui-ci fut pêché. De fortes présomptions nous inclinent à croire que dans le lac, la longévité des formes inféodées à la Brême et au Vengeron atteint au moins deux ans. Les indices en sont les dimensions des Vers observées tout au long de l'année sur des hôtes de forte taille où les écarts sont mieux marqués : à titre d'exemple, la figure 33 montre à la même échelle la silhouette de trois Vers trouvés

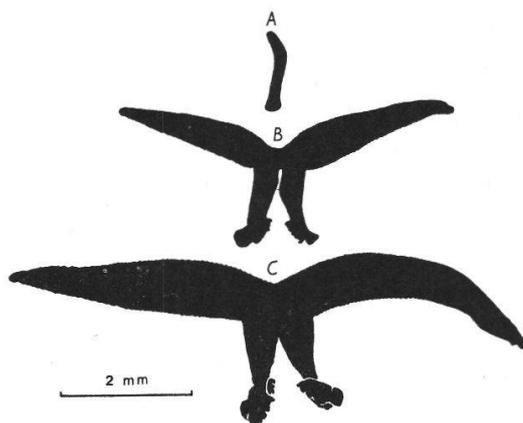


Fig. 33. Trois stades de développement de Vers trouvés sur un Vengeron de 24 cm en septembre 1962. A : *Diporpa* de l'année à 3 paires de pinces ; B : couple s'étant fixé en été 1961 ; C : couple âgé de 2 ans.

fixés sur un gros Vengeron en septembre (fixation : Bouin-Hollande à chaud). Les stades de développement intermédiaire sont rares, à cette époque, sur de tels hôtes.

La seule indication que nous ayons trouvée dans la littérature sur la longévité est celle de *D. tetragonopterini*, déterminée par STERBA (54) ; celle-ci n'excède pas 8 semaines, à 24°-26° C. Il faut admettre que cette température, optimum pour les hôtes (*Ctenobrycon spilurus* et *Gymnocorymbus ternetzi*), l'est aussi pour le parasite. A 24° C, l'adulte des formes infestant Brêmes et Vengerons se détache spontanément de l'hôte, à plus ou moins brève échéance. Ainsi, à supposer que les conditions expérimentales dans lesquelles travaillait STERBA n'aient pas eu d'incidence particulière sur la longévité étonnamment courte de *D. tetragonopterini* (auto-infestation massive ?), la longévité de *Diplozoon* dépendrait de l'adaptation spécifique du Ver à son hôte.

Diplozoon ne se reproduit que par voie sexuée. Pour boucler le cycle évolutif, nous terminerons par quelques considérations sur la ponte.

Dans l'utérus, le pôle operculaire de l'œuf est toujours dirigé vers l'atrium utérin ; normalement, le peloton du filament polaire reste dans l'utérus, après la ponte de la coque et se déroule depuis l'intérieur du conduit génital femelle. Dans les conditions naturelles, l'œuf, emporté par l'eau de respiration de l'hôte, déroule les quelques 20 mm de son filament polaire. Il est essentiel pour la survie de l'embryon que le filament soit déroulé de manière à maintenir l'œuf en pleine eau, après s'être fixé au premier substrat rencontré. Dans nos bassins, nous n'avons jamais rencontré d'œufs dont les filaments ne s'étaient pas déroulés, contrairement à ce que l'on observe chez les œufs pondus par des couples recueillis en coupelle.

La cadence de ponte d'un Ver détaché de la branchie est d'ordinaire plus rapide que celle de Vers en place sur leur hôte. Les contorsions incessantes dont font preuve les couples isolés en boîte de Pétri soulignent l'élévation du métabolisme du Ver, qui se traduit également par une ponte à cadence accélérée. A 10° C, le nombre d'œufs produits par un jeune couple fixé à son hôte est de 1 à 2 en 24 heures ; un couple de 2 ans en produit 15, dans les mêmes conditions. Ces chiffres sont à doubler pour une température de 20° C. Ces estimations sont approximatives du fait qu'il est pratiquement impossible de recueillir tous les œufs d'un bac contenant les hôtes.

Les 5 à 20 premiers œufs issus de couples de deux ans détachés de leur hôte ont une incubation et un aspect normaux. Rapidement, le manque de vitellus et, semble-t-il, un dérèglement des processus formateurs de la coque, induisent la production d'œufs tératologiques. Ceux-ci présentent les mêmes caractères que les œufs récoltés en fin septembre et provenant de couples dont la ponte tarit : coque le plus souvent épaisse, tardant à acquérir sa coloration brune, faible volume interne de l'œuf, forme irrégulière de la coque, souvent étranglée en deux lobes et présence, au pôle opposé au filament polaire, d'un épaississement pouvant prendre l'aspect d'une petite corne ou même d'un second filament. De petits amas de cellules vitellines plus ou moins élaborées sont pondus conjointement avec les œufs tératologiques. Les œufs issus de Vers détachés de la branchie ne nous ont jamais engendré d'oncomiracidiums tératologiques.

Un brusque ralentissement de la ponte intervient lorsque la température s'abaisse, en septembre. Dans la période allant de mi-octobre à décembre ou janvier, rares sont les couples recelant des œufs en formation. Pourtant, la portion distale du vitelloducte renferme toujours des cellules vitellines. En décembre, les vitellogènes, l'ovaire et le testicule ont un aspect hyalin, et le tissu testiculaire semble se différencier. Après examen d'un grand nombre de couples, en hiver, nous pensons que la ponte, plutôt que totalement interrompue, est très sensiblement diminuée. Les couples installés sur des hôtes capturés en décembre et placés en aquarium à 20° C retrouvent leur rythme de ponte estival après 48 heures ! Dès fin janvier, l'activité reproductrice se réveille pour atteindre son maximum vers les mois de mai ou juin environ.

Dans les conditions expérimentales, la maturité sexuelle de Vers, fixés tant sur des Brêmes que sur des Vengerons (taille de l'hôte 5 à 10 cm), est atteinte 54 à 60 jours après l'infestation (température du laboratoire). Néanmoins, les conditions naturelles ne doivent permettre qu'exceptionnellement la venue de deux générations par an, même si l'hôte est adulte : il faut considérer le cycle évolutif de *Diplozoon* dans nos eaux comme annuel.

L'infestation

Rappelons brièvement que l'oncomiracidium est aspiré par son hôte avec l'eau de respiration et que, passant à la surface du tissu branchial, il s'y trouve brusquement épinglé par l'un de ses crochets. La larve assure alors sa fixation par ses pinces.

Les différentes postures du parasite sur la branchie

Nous entendons par postures les diverses façons par lesquelles le parasite se fixe à la branchie.

La *Diporpa* à une et deux paires de pinces peut se trouver fixée en n'importe quel point de la surface des lames branchiales : à sa guise, elle peut se déplacer dans toutes les directions. Plus âgée, la larve non accouplée enserre les lamelles branchiales de son hôte de ses trois ou quatre paires de pinces ; son haptéur est alors orienté tantôt du côté distal des lames (la tête dirigée vers l'arc branchial), tantôt comme l'adulte, du côté proximal.

Le couple juvénile est d'ordinaire fixé sur une seule hémibranchie. A la fin de l'été, on rencontre parfois de jeunes couples qui sont « tendus » entre les deux hémibranchies d'un même arc. C'est dans de massives infestations expérimentales que s'observent les postures les plus invraisemblables : bien souvent, les parties postérieures des couples immatures sont à ce point étirées (auto-fixation) que l'une d'entre elles se trouve dans le prolongement axial de l'autre ! Signalons la découverte chez une grosse Brême sévèrement auto-infestée, d'un très jeune couple fixé sur une pseudo-branchie. Chez la Brême, cet organe est bien souvent atrophié (ou alors interne) ; dans le cas présent, cette pseudo-branchie presque hypertrophiée, mesurait 11 mm dans son plus grand axe. Le couple en question était si fermement accroché à l'épithélium qu'il devait certainement avoir été fixé en cette localisation exceptionnelle du vivant de l'hôte. Il s'agit là d'une trouvaille unique, *Diplozoon* n'ayant sinon jamais été trouvé fixé ailleurs que sur les 16 hémibranchies de la corbeille branchiale.

Sur l'arc branchial s'insèrent deux rangées de lames, en disposition alternante ; elles constituent les hémibranchies externe et interne de l'arc. Les lames externes et internes d'un même arc sont reliées alternativement les unes aux autres par le septum interbranchial qui s'élève au tiers proximal des lames. C'est sur le bord libre du septum interbranchial que les couples adultes sont en quelque sorte assis, leurs parties postérieures s'insinuant dans les profonds sillons que délimitent les portions proximales des lames adossées au septum.

Le couple opte pour l'une des quatre postures suivantes (les numéros correspondent à ceux de la fig. 34).

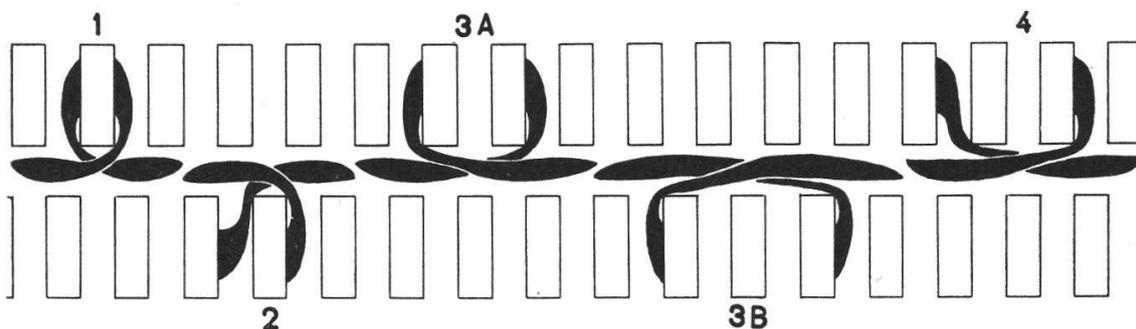


Fig. 34. Schéma indiquant les différentes postures adoptées par le couple adulte sur son hôte ; les deux rangées de rectangles représentent les hémibranchies d'un même arc branchial.

1. Les deux haptéurs du couple agrippent les lamelles branchiales sises de part et d'autre d'une même lame branchiale. Cette posture est adoptée par 71 % des parasites inféodés à la Brême et 41 % des parasites inféodés au Vengeron.
2. Cette posture se différencie de la précédente par le fait qu'une des deux parties postérieures du couple effectue une rotation de 180° sur son axe longitudinal ; de ce fait, les haptéurs sont fixés sur deux lames différentes ; mais celles-ci se suivent et appartiennent toujours à la même hémibranchie. On relève cette posture chez 28 % des parasites inféodés à la Brême et 58 % des parasites inféodés au Vengeron¹.
- 3A. Cette troisième posture s'apparente à la première décrite, en ce sens que les pinces des deux haptéurs se font face, mais les parties postérieures embrassent deux lames (3A), rarement trois lames (3B).
4. Cette dernière posture enfin fait le pendant de la deuxième décrite ci-dessus : les pinces des deux haptéurs sont orientées dans la même direction après la rotation de 180° d'une des parties postérieures ; mais ici, les haptéurs sont fixés sur deux lames séparées par une lame d'écart ; cette dernière n'est pas agrippée par le parasite.

Les postures 3 et 4 s'observent chacune environ une fois sur 130 cas. Nous n'avons relevé aucune autre posture que celles décrites ci-dessus, sur 740 cas. Enfin, on ne sera pas étonné de l'écart significatif qu'accusent les pourcentages des postures 1 et 2, entre les deux formes de *Diplozoon*. A ce propos, il ressort nettement que la partie postérieure des Vers spécifiques de la Brême se tord difficilement sur son axe en raison des crêtes transversales et de la « cuillère » ; en revanche, une torsion de 180° de la moitié postérieure du corps n'implique apparemment aucun inconfort pour le parasite inféodé au Vengeron.

Localisations du parasite sur la branchie

De nombreux dépouillements de corbeilles branchiales issues de Poissons fraîchement capturés permettent de constater que la taille du parasite varie avec sa localisation sur la branchie. Les *Diporpas* et les

¹ OWEN (44) a déterminé sur son matériel le nombre de couples dont les deux haptéurs agrippent les lamelles dorsales (11) et ventrales (25) des lames contiguës supportant le parasite.

couples juvéniles sont campés le plus souvent sur les lames des extrémités des arcs branchiaux, alors que les adultes sont disposés suivant leurs tailles sur les lames du milieu de l'arc pour les couples de deux ans ou plus, sur les lames de position intermédiaire pour les couples de taille moyenne. Deuxième considération : stricte durant la saison froide, cette répartition souffre bien des exceptions en été et à l'automne.

Le flux d'eau de respiration de l'hôte est, au niveau branchial, plus rapide sur les lames de la région moyenne que sur celles des extrémités des arcs ; en outre, l'oncomiracidium ne se fixe que rarement à son premier passage à travers la corbeille branchiale : on saisit immédiatement les fortes probabilités qu'il aura de rester épinglé au tissu branchial, s'il est amené par l'eau de respiration au niveau des lames des extrémités de l'arc où la vitesse et les tourbillons d'eau sont faibles ; réciproquement, ses chances de rester fixé au Poisson seront réduites s'il côtoie les lames de la région moyenne, même si ces dernières, plus longues, offrent par conséquent plus de surface.

Soulignons que la propension des larves à se retrouver fixées aux extrémités de l'arc est de leur part absolument passive ; témoin, le pollen spinuleux de *Malva sylvestris* qui, mis en suspension dans l'eau, se fixe de préférence sur les lames branchiales les plus courtes : la localisation des formes juvéniles ressortit bien à des causes hydrodynamiques et n'est nullement le résultat d'une migration.

Quant à la localisation des couples matures sur la région branchiale moyenne, il s'agit sans aucun doute d'un déplacement actif de leur part, à la surface de la branchie. Les causes en sont peut-être la recherche d'un milieu plus richement « ventilé » (meilleure oxygénation, sécurité plus grande dans la fixation du haptor). Mais il faut y voir avant tout la quête d'une « niche » à la mesure de la taille du Ver. Le couple adulte se fixe toujours sur une lame suffisamment grande pour qu'en extension maximum les extrémités antérieures des partenaires ne dépassent pas l'extrémité libre des lames.

Les déplacements latéraux s'effectuent apparemment par le passage du couple d'une lame à l'autre. Nous avons supposé que la posture 2 (voir ci-dessus) représentait une phase de la migration, le couple pivotant de 180° pour passer d'une lame à l'autre. Mais vu que l'extrémité postérieure tordue peut se trouver aussi bien du côté où la longueur des lames va croissant que du côté inverse, cette interprétation est loin d'être démontrée. Jamais sur des branchies fraîchement dépecées, nous n'avons trouvé d'adultes fixés par un partenaire seulement.

Durant la période froide de l'année, il est exceptionnel de rencontrer des couples matures pouvant s'atteindre par extensions convergentes. Cette distribution s'observe non seulement sur le même arc branchial mais également d'un arc à l'autre. Un facteur (d'ordre mécanique ?) régit certainement la répartition en quinconce des couples sur la corbeille branchiale.

Il est certain qu'à la fin de l'été, l'arrivée de nouveaux couples nécessite une répartition nouvelle des Vers sur l'appareil branchial. Dans les conditions expérimentales, c'est au moment où les jeunes individus

accèdent à la maturité sexuelle que les couples les plus âgés quittent l'hôte et meurent sur le fond : la corbeille branchiale peut être le théâtre de rudes compétitions ou d'une sorte de conflit des générations. Dans les cas d'hyper-infestations simultanées, les jeunes ont, semble-t-il, toujours l'avantage sur les couples plus âgés.

Enfin, si durant la période froide de l'année, la répartition des parasites semble équilibrée et stable, durant les mois de juillet et août, les Vers se déplacent certainement beaucoup plus, indépendamment de l'arrivée de nouveaux couples. En été, les adultes sont placés plus près de l'extrémité des lames branchiales qu'en hiver, ce qui doit leur permettre de les « enjamber » plus aisément. Nous n'avons aucune preuve du passage du couple d'une branchie à l'autre.

La fréquence d'infestation

Les Brêmes examinées proviennent, pour les plus petites d'entre elles, de la rive Nord du Lac de Neuchâtel (entre Serrières et la Pointe de Marin). Elles constituent le lot A des Poissons considérés dans le tableau ci-dessous. Le lot B renferme également des Brêmes, mais de tailles sensiblement plus grandes et provenant des hauts-fonds sis dans un périmètre de 500 m au large de l'embouchure de la Broye (rive Sud du Lac de Neuchâtel). Le lot C compte des Vengerons pêchés sur les mêmes lieux que les Brêmes du lot A. OWEN, dans son étude de l'infestation chez *Rutilus rutilus* récolté dans la région de Birmingham (44), indique les chiffres placés dans la colonne D. Relevons à cet égard la conformité des pourcentages d'infestation enregistrés en Angleterre et en Suisse (colonnes « lot C » et « D »).

	lot A	lot B	lot C	D
Nombre de Poissons considérés	61	86	147	32
Tailles limites des Poissons . .	7 à 33 cm	38 à 58 cm	14 à 42 cm	?
Nombre d'hôtes infestés (pourcentage d'infestation)	42 (69 %)	67 (78 %)	92 (63 %)	50 %
Nombre total des couples recensés	219	452	365	50
Nombre maximum de couples sur l'hôte le plus infesté *	15 (25 cm)	26 (58 cm)	13 (28 cm)	10
Nombre moyen de couples par hôtes	5,21	6,75	3,97	3,3
Nombre moyen de couples par Poisson	3,59	5,26	2,48	
Nombre total des couples sur :				
le 1 ^{er} arc branchial **	90 (41,1 %)	132 (29,2 %)	108 (29,6 %)	28 %
» 2 ^e » »	53 (24,2 %)	128 (28,3 %)	113 (31,0 %)	38 %
» 3 ^e » »	34 (15,5 %)	106 (23,5 %)	81 (22,2 %)	18 %
» 4 ^e » »	42 (19,2 %)	86 (19,0 %)	63 (17,2 %)	16 %

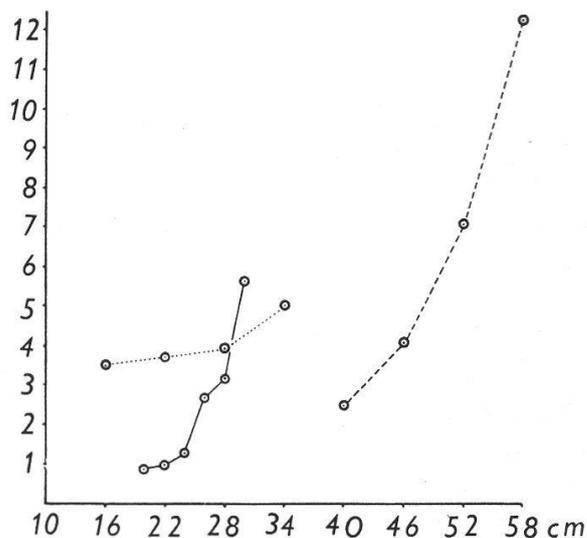
* Les chiffres entre parenthèses indiquent les longueurs des hôtes en question.
 ** Les chiffres entre parenthèses indiquent les pourcentages rapportés au nombre total des couples.

Au cours de l'étude sur l'infestation naturelle, la supposition que nous avons affaire à deux populations distinctes de Brêmes dans le Bas-Lac s'est imposée de plus en plus. La disparité des caractéristiques d'infestation entre les lots A et B en atteste. Par ailleurs, les fréquences d'endoparasites récoltés chez les Brêmes des deux provenances confirment également nos vues : *Ligula intestinalis* et *Neascus cuticola* n'ont été recensés que chez les Brêmes de la rive Sud (la dernière espèce sur 30 % des individus environ), alors que les épizooties à Microsporidies, parfois importantes chez les Brêmes de la rive Nord, n'affectent que rarement les Poissons des hauts-fonds de la rive Sud.

Qu'une fraction au moins des individus des deux provenances puisse se retrouver au moment de la fraie ne fait pas l'ombre d'un doute. A cette époque (début mai), les Brêmes des environs de l'embouchure de la Broye se dispersent et gagnent les bancs de roseaux circonvoisins. Il est certes trop catégorique de concevoir deux populations dont les aires de distribution seraient totalement et continuellement disjointes. De toute évidence, la séparation naturelle des Brêmes, âgées au Sud (12 à 20 ans), plus jeunes au Nord, relève de causes écologiques (peut-être essentiellement édaphiques) dont l'étude dépasse le cadre du présent travail. Il est vivement regrettable que la maille trop petite des filets utilisés par les pêcheurs professionnels n'ait pu ramener de la rive Nord quelques Brêmes d'une taille supérieure à 33 cm : de tels Poissons, rares il est vrai, se rencontrent pourtant de temps à autre. Seule une comparaison de l'infestation entre des Poissons de même âge et de même taille eut pu trancher la question.

La figure 35 rend compte de la variation de l'infestation en fonction de la taille des individus (voir légende) ; contrairement à toute attente, les Brêmes de la rive Nord sont plus infestées que celles de la rive Sud, compte tenu de leur taille. En effet, les conditions d'infestation paraissent exceptionnellement favorables pour le parasite sur les haut-fonds de la baie de Witzwil : faible volume d'eau, Brêmes abondantes et de grande taille, enfin température moyenne annuelle élevée. la différence inattendue des fréquences du parasite chez les deux lots de Brêmes demande

Fig. 35. Variation de l'intensité d'infestation en relation avec la longueur des hôtes. Ligne pointillée : Brêmes de la rive Nord ; ligne de traits interrompus : Brêmes de la rive Sud ; ligne continue : Vengerons de la rive Nord ; en abscisse : longueur des hôtes en cm ; en ordonnée : nombre de couples par hôte.



une explication ; la plus plausible d'entre elles est que les fonds vaseux de la baie de Witzwil, où la sédimentation annuelle atteint près de 2 cm, seraient peu favorables à l'incubation des œufs de *Diplozoon*.

La régulation du nombre des couples sur l'hôte paraît dépendre des conditions physiologiques des hôtes. Expérimentalement, il apparaît que quand « l'état général » du Poisson laisse à désirer, le parasite voit ses chances de se maintenir augmentées. L'embonpoint des Brêmes de la rive Sud, qui contraste avec la silhouette plus gracile des Brêmes des environs de Neuchâtel, fait état d'un facteur peut-être important, déterminant le nombre de parasites hébergés par le même hôte.

La comparaison des fréquences d'infestation entre Brêmes et Vengerons de la rive Nord, dont les tailles moyennes s'élèvent respectivement à 23,0 cm et 21,1 cm, soulève un problème intéressant : les pourcentages d'hôtes infestés sont pratiquement équivalents chez les deux lots ; or, les nombres moyens de couples par Poisson sont dans le rapport 2 (pour le Vengeron) à 3 (pour la Brême).

Pourtant, quelles que soient les particularités anatomiques et physiologiques de l'appareil branchial des deux espèces de Cyprinidés en question, le pourcentage de Poissons infestés et le nombre de parasites par Poisson sont deux indices strictement liés, lorsqu'on les envisage sous l'aspect mécanique de l'infestation. La non-corrélation entre ces deux indices, paradoxale à première vue, nous semble dépendre de deux facteurs primordiaux : l'un, externe, mettrait en cause la répartition plus ou moins hétérogène de l'hôte et de son parasite, au sein du volume d'eau colonisé ; l'autre, de nature interne, ferait intervenir soit les rapports spécifiques s'établissant entre les parasites fixés sur une même corbeille branchiale, soit les relations, de type immunologique par exemple, s'instituant entre le Poisson et son Helminthe. Dans l'état actuel des connaissances, d'une part sur les Monogènes et *Diplozoon* en particulier, d'autre part sur la dynamique des populations de Cyprinidés, il demeure exclu de se prononcer plus catégoriquement sur ce problème.

Il en va de même au sujet des fréquences du parasite relevées sur les différents arcs branchiaux. La similitude des résultats obtenus chez des Poissons d'espèces et de tailles différentes (voir tableau, p. 134 : « lot B » : Brêmes de 38 à 58 cm et « lot C » : Vengerons de 14 à 42 cm) contraste étrangement avec les pourcentages d'infestation relevés sur les différents arcs branchiaux chez la même espèce (« lot A » : Brêmes de 7 à 33 cm et « lot B »). Actuellement, la physiologie de la respiration des Cyprinidés n'est pas suffisamment connue pour qu'une interprétation acceptable de nos observations puisse être donnée. Dans le but d'éclaircir les causes qui déterminèrent des résultats aussi inattendus, nous avons tenté de mettre en évidence une allométrie de la croissance de l'appareil branchial chez la Brême. Cette étude, qui exigea de fastidieux comptages des lames branchiales puis le calcul des surfaces sur lesquelles l'oncomiracidium est susceptible de rester fixé, aboutit à des résultats tels qu'il faut tenir les facteurs comme la vitesse de l'eau à la surface des lames et le rapport des volumes d'eau traversant les différentes fentes branchiales, comme plus

importants dans l'infestation que les surfaces respiratoires proprement dites.

C'est trop tardivement que nous avons pensé à établir la corrélation pouvant exister entre la fréquence d'infestation et le sexe de l'hôte. Chez le Vengeron comme chez la Brême, les femelles atteignent des dimensions plus fortes que celles des mâles. Nous ne disposons pas d'un nombre suffisant de Poissons de sexe connu et de tailles égales pour affirmer une différence d'infestation statistiquement significative.

Un dernier problème a retenu notre attention, celui de l'incidence du flux unidirectionnel de l'eau de respiration sur les postures adoptées par les couples adultes. Ont été pris en considération les quatre couples de caractères suivants : présence du parasite sur les arcs gauches ou droits ; fixation du Ver sur l'hémibranchie interne ou externe ; fixation du couple sur une ou deux lames branchiales ; enfin, partenaires accouplés par leurs flancs gauches ou droits. Trois lots de parasites ont été envisagés séparément ; ils proviennent : de Vengerons (infestation naturelle : 146 couples), de Brêmes (infestation naturelle : 371 couples) et de Brêmes (auto-infestations expérimentales : 223 couples). Pour chaque lot, les coefficients de corrélation ont porté sur les quatre couples de caractères comparés deux à deux (soit 18 cas en tout). Le coefficient le plus important s'élève à $f = 0,16$. Nous en sommes réduit à considérer que ces différentes postures n'ont aucune relation directe entre elles mais dépendent de multiples facteurs pour l'instant non identifiables.

Parmi un lot de jeunes Brêmes pêchées dans le port de Neuchâtel et maintenues en aquarium, un individu de 7,5 cm de longueur se signalait par un état de maigreur alarmant et une tendance à s'isoler de ses congénères. Comme il refusait toute nourriture, il fut sacrifié : sa corbeille branchiale recelait une cinquantaine de couples immatures, tous de taille identique. Ce cas unique d'hyper-infestation naturelle est aussi le seul qui ait été intentionnellement retiré du lot des Poissons ayant servi à l'établissement des statistiques d'infestation.

On peut imaginer que ce Poisson, malade, se serait abrité quelques jours à l'embouchure d'un égoût où des bancs de Brêmes viennent se nourrir. En un court laps de temps, la jeune Brême aurait été infestée par une centaine d'oncomiracidiums nouvellement éclos.

Le cas de cette hyper-infestation exceptionnelle et pathologique ne fait que démontrer avec évidence qu'une régulation du nombre des parasites s'institue normalement sur l'hôte pour atteindre un état d'équilibre dans l'association.

Quels sont les déterminants de cette régulation ? Le fait que le cinquième environ des Brêmes du lot B (voir tableau, p. 134) soit non infesté laisse à penser que des réactions humorales contribuent à réaliser l'équilibre en question ; on observe en outre que l'âge du Poisson (dès sa troisième année) est sans relation étroite avec le pourcentage des individus non infestés. Par ailleurs, la tendance à une répartition en quinconce, que manifestent plusieurs couples installés sur une même corbeille branchiale, implique en elle-même compétitions et évincements. Cette

rivalité, manifeste entre couples d'âges différents, contribue également à maintenir des rapports équilibrés entre l'hôte et ses parasites.

Du point de vue expérimental, l'étude de ces rapports exige des installations particulières et beaucoup de doigté. Les bassins dont nous disposions à l'Institut se prêtaient difficilement à de telles recherches : la simple nutrition des hôtes, placés dans des espaces trop exigus, posait des problèmes délicats et les attaques de *Saprolegnia* et d'*Ichthyophthyrus* nécessitaient des traitements fréquents qui faussaient les relations normales entre *Diplozoon* et ses hôtes.

En captivité, les Vengerons, mais surtout les Brêmes, sont sujets à des auto-infestations extrêmes. Les conditions les favorisant sont une eau presque stagnante, à 20° C, et une aération modérée. On remarque que lorsque plusieurs Brêmes de tailles sensiblement égales sont placées conjointement dans le même bassin et soumises à une auto-infestation, les nombres de jeunes couples recensés sur les différentes corbeilles branchiales, après le même laps de temps, peuvent varier du simple au quadruple environ. Faut-il invoquer des réactions humorales ? Où est-ce une question de comportement et de métabolisme individuels de la part de l'hôte ? Néanmoins, sur plus de 100 Poissons du lac infestés expérimentalement, aucun d'entre eux ne s'est montré réfractaire à l'infestation par son parasite spécifique.

Sur des Brêmes de 2 kg, les infestations expérimentales les plus sévères n'excèdent guère 500 couples : cette limite paraît due à la compétition des jeunes couples entre eux. De telles hyper-infestations n'entraînent pratiquement aucune réaction — stases sanguines au niveau branchial, hyper-sécrétions de mucus, etc. — de la part de l'hôte, contrairement à ce que nous avons observé dans le cas de pullulation de *Gyrodactylus* et d'*Ichthyophthyrus*.

Enfin, dans la nature, seules les *Saprolegnia* sont susceptibles de faire concurrence à *Diplozoon*, lorsqu'elles se développent sur le tissu branchial. En captivité, outre ce Champignon parasite, il faut signaler *Ichthyophthyrus*, *Gyrodactylus*, *Dactylogyrus* et éventuellement *Cyclochaeta*.

TROISIÈME PARTIE

La spécificité parasitaire chez *Diplozoon*

Comme l'a très justement relevé LLEWELLYN (36), la classe des Monogènes se singularise par une large spécificité au niveau de la famille ; l'exemple type est celui des *Capsalidae* dont les représentants piscicoles sont hébergés au sein d'un groupement taxonomique extrêmement vaste, s'étendant des Elasmobranches aux Téléostéens en incluant les Holo-céphales et les Chondrostéens. En revanche, on observe généralement une étroite spécificité de ces Plathelminthes au niveau de l'espèce ; comme l'a démontré BYCHOWSKY, nombre d'espèces du genre *Dactylogyrus* sont strictement inféodées à autant d'espèces différentes de Cyprinidés.

La spécificité parasitaire peut se définir par l'ensemble des propriétés biologiques qui résultent des rapports intrinsèques s'étant établis historiquement au sein de l'unité hôte-parasite. Elle traduit avant tout l'adaptation progressive qu'a manifesté le parasite à l'égard de son hôte. Basée sur les critères de la systématique classique et sur les associations interspécifiques dérivant d'observations statistiques, la spécificité parasitaire a fait l'objet de fort nombreux travaux, dans le cadre desquels s'inscrivent ceux ayant trait à la spéciation du genre *Diplozoon*, puisque la majorité des espèces décrites ne paraissent être inféodées qu'à une seule espèce d'hôte.

A titre d'exception à cette règle, citons : *D. gussevi* décrit par GLÄSER & GLÄSER sur *Blicca björkna* (L.) et *Scardinius erythrophthalmus* (L.) ; *D. homoion* décrit par BYCHOWSKY sur *Rutilus rutilus* (L.) et trouvé par GLÄSER & GLÄSER sur *Carassius carassius* L., *Leuciscus grislagine* (L.) et *Alburnus lucidus* Heck. ; enfin, STERBA réussit à infester par *D. tetragonopterini* : *Ctenobrycon spilurus* (C. n. V.) (hôte normal), *Gymnocorymbus ternetzi* (Blgr.) et, à un taux très faible, *Hemmigrammus caudovittatus* Ahl.

Selon la littérature, *Blicca björkna* (L.) hébergerait deux formes distinctes, à savoir *D. paradoxum bliccae* (décrit par REICHENBACH-KLINKE) et *D. gussevi* (décrit par GLÄSER & GLÄSER).

STERBA tenta vainement d'infester *Phoxinus phoxinus* (L.) par *D. tetragonopterini*. C'est pourtant sur le Vairon que ZELLER trouva le matériel nécessaire à ses travaux.

Malgré une forte concentration d'oncomiracidiums et des conditions optimum, nous n'avons pu infester par les deux formes étudiées ici, les Cyprinodontidés américains *Lebistes reticulatus* Peters et *Xiphophorus helleri* (Heck.), ni même les Cyprinidés autochtones *Gobio gobio* (L.) et *Phoxinus phoxinus* (L.) ; ces deux dernières espèces sont pourtant signalées comme hôtes hébergeant *Diplozoon*.

Nous sommes parvenus à infester le Vengeron par la forme inféodée à la Brême. Cependant, la forme spécifique du Vengeron ne s'accommode pas des conditions qu'elle rencontre sur la Brême.

Aucun des 33 *Scardinius erythrophthalmus* (L.) (le plus gros d'entre eux pesait 800 g) que nous avons observés (tous provenant du Bas-Lac) ne fut trouvé infesté naturellement. Ce Poisson, surtout lorsqu'il est encore immature, se laisse pourtant aisément infester expérimentalement tant par la forme inféodée au Vengeron que par celle spécifique de la Brême. (Le Vengeron s'hybride naturellement avec la Brême et le Rotengle dans le Lac de Neuchâtel.) Cependant, les couples obtenus ont quitté leurs hôtes avant d'avoir atteint leur maturité sexuelle. Notons que le Rotengle est signalé comme hôte ayant été trouvé infesté naturellement par *Diplozoon*.

Excepté *Leucaspius delineatus* Heck., toutes les espèces de Cyprinidés du Lac de Neuchâtel ont été examinées, à raison de 4 à 20 corbeilles branchiales par espèces. Seuls le Vengeron, la Brême franche et la Brême bordelière furent trouvés infestés.

N'ayant disposé que d'une douzaine de Brêmes bordelières vraiment typiques, nous n'avons pas considéré cet hôte dans les taux d'infestation. D'autre part, parmi les Brêmes de la rive Nord, plusieurs Poissons présentaient des caractères extérieurs intermédiaires entre la Brême franche et la Brême bordelière (nombre de rayons et forme de la nageoire anale, nombre d'écaillés de la ligne latérale). En cas de doutes, nous avons admis dans le lot des Brêmes franches les Poissons ne comportant qu'une lignée de dents pharyngiennes, sur les deux os pharyngiens.

Sur le plan de la famille, la spécificité est moins stricte. Mis à part *D. tetragonopterini* (américain) et *D. ghanense* (africain), tous deux parasites de Characidés, les types des autres espèces décrites proviennent de Cyprinidés. (WAGENER (1857) dessine un œuf de *Diplozoon* trouvé fixé aux branchies d'*Esox lucius* L. : il ne s'agit pas là d'un critère suffisant pour considérer les Esocidés comme famille susceptible d'héberger ce Ver.) Enfin, dans un ouvrage (en russe) que nous n'avons pu consulter, MARKEVIC (1951) signale *Diplozoon* sur *Lota lota* (L.) et *Cottus gobio* (L.). Il y a tout lieu de supposer que ces deux représentants dulçaquicoles des Cottidés et Gadidés furent infestés à partir de formes primitivement inféodées aux Cyprinidés. Le nombre des familles des Téléostéens hébergeant *Diplozoon* s'élève ainsi à quatre.

En décrivant de nouvelles espèces, peu d'auteurs se sont préoccupés de définir l'incidence du « milieu » que l'hôte offre à son parasite, sur les caractères morphologiques de ce dernier. Il est évident que les caractères morphologiques sont subordonnés pour une large part aux déterminants génétiques : l'essor prodigieux de la science de l'hérédité l'a suffisamment démontré. Pourtant, est-on en droit de considérer le génome comme le seul artisan modelant l'organisme ? Nombre de systématiciens actuels paraissent admettre ce postulat d'une manière implicite.

Notre souci de définir ce qui ressortit au phénotype et au génotype se légitime particulièrement en ce qui concerne les *Polyopisthocotylea* : cette sous-classe chez qui, semble-t-il, de pareilles investigations n'ont jamais été réalisées, se caractérise par une étroite inféodation de nombreuses formes, souvent très voisines morphologiquement (c'est le cas de *Diplozoon*), à des hôtes plus ou moins apparentés.

BYCHOWSKY & NAGIBINA (10), décrivant deux espèces de *Diplozoon*, partagent cette préoccupation. En substance, ils soulignent que les notables différences de taille et parfois de forme qu'accusent les couples adultes, largement répandus sur bien des espèces de Cyprinidés d'URSS, peuvent provenir d'effets mécaniques dus à l'« habitat » de ces Monogènes, et notamment aux dimensions des cavités branchiales et des lames branchiales. N'ayant tenté aucune expérimentation, alléguant que celle-ci se heurte à de grosses difficultés techniques, les auteurs russes précités font preuve de beaucoup de circonspection et de discernement dans le choix des caractères différentiels pris en considération. A notre connaissance, ils sont les seuls à s'être souciés de ce problème, du moins en ce qui concerne la systématique du genre *Diplozoon*.

Considérations préliminaires à l'expérimentation

Notre but était d'user de l'expérimentation pour justifier le statut des nombreuses espèces du genre *Diplozoon* déjà décrites, sur la base de critères morphologiques éprouvés ; ou au contraire, démontrer que les critères pris en considération étaient impropres à légitimer la création de multiples espèces génétiquement distinctes.

Le problème ainsi posé s'est avéré complexe, pour des raisons techniques tout d'abord, et ensuite parce que sur notre matériel tout au moins, la plupart des caractères morphologiques utilisés en systématique sont sujets à des variations importantes, dépendant de facteurs ordinairement non signalés dans la littérature.

Les difficultés techniques sont de deux ordres :

Sur le plan théorique, il importe d'être toujours conscient que les conditions expérimentales sont loin d'équivaloir celles que les parasites et leurs hôtes trouvent naturellement dans leur biotope.

Sur le plan pratique, il convenait de réaliser des infestations croisées entre hôtes et parasites et d'observer si les caractéristiques spécifiques du parasite demeuraient ou non conservées. Une méthode, astreignante certes mais scientifiquement irréprochable, consiste à reproduire hôtes et parasites avant de procéder aux infestations croisées. C'est pour cette solution que nous avons opté : défauner les hôtes par une élévation de la température n'est en effet pas un moyen des plus rigoureux, les couples immatures étant non décelables sur l'hôte vivant. Par ailleurs, d'éventuelles incidences de caractère immunologique sont ainsi évitées. Pourtant, le principe choisi ne fut pas sans inconvénient : après une année d'élevage, les Poissons utilisés ne mesuraient que 5 à 11 cm de longueur totale (contre 4,5 à 5 cm dans le lac) ; c'est à cette taille qu'ils furent infestés. Les couples obtenus atteignirent leur maturité sexuelle sans dépasser la longueur totale de 1,8 mm (fixation Bouin-Hollande à chaud), après avoir vécu 6 mois sur des hôtes atteignant au maximum 14,4 cm.

Une limitation de l'expérimentation s'imposait également dans le choix des espèces d'hôtes et de parasites : seuls le Vengeron et la Brème du Lac de Neuchâtel et leurs parasites respectifs furent envisagés ici. Enfin la valeur des caractères morphologiques doit être considérée

objectivement. En effet, sur la base des critères utilisés dans certaines clés subdivisant le genre, il serait actuellement possible de déterminer plusieurs espèces ou sous-espèces au sein d'une même souche génétique.

Il apparaît que les mensurations de parties anatomiques contractiles restent sans signification signalétique si celles-ci sont effectuées sur la base d'un matériel monté entre lame et lamelle. A titre d'exemple, nous avons noté une variation de la largeur maximum d'une *Diporpa* allant du simple au quintuple, suivant la pression exercée sur la lamelle ; la longueur de la larve par contre avait à peine varié du simple au double. Nous préconisons la fixation des Vers en parfait état de fraîcheur dans le Bouin-Hollande à *chaud* ; sauf indication contraire, nous basons les considérations qui suivent sur un matériel ainsi fixé, et non comprimé (fig. 36).

I. Les dimensions

1. Longueur totale et largeur maximum du Ver

REICHENBACH-KLINKE (49) et TRIPATHI (59) utilisent ces caractères comme critères de détermination, sans indiquer la manière dont ont été fixés les Vers mesurés. Pour ce qui est de notre matériel récolté sur la Brême, la longueur du Ver mature varie entre 1,2 et 8,2 mm, sur près de 1500 Vers observés. La largeur maximum du Ver, plus constante, est elle-même sujette à de fortes variations, en relation avec la saison entre autre (métabolisme des vitellogènes).

En conséquence, nous ne pouvons nous rallier aux conceptions de GLÄSER & GLÄSER qui admettent que ces caractères peuvent être utilisés « als Hilfskriterium », tant qu'une méthode de fixation dûment éprouvée, l'âge approximatif du parasite, la taille de l'hôte et la saison ne sont pas indiqués.

2. Mesure des crochets

La dimension des crochets semble être au premier abord un caractère extrêmement constant. Nos investigations montrent pourtant qu'un hôte jeune (5 à 10 cm) peut héberger des couples atteignant leur maturité sexuelle à des tailles minimales (1,2 mm) ; que ces couples pondent des œufs de faible volume, dont dépendent les dimensions de l'oncomiracidium qui en éclôt et de ses crochets. C'est ainsi que les dimensions des crochets d'oncomiracidiums provenant de couples hébergés par des Brêmes de 7 cm et de 45 cm se définissent par un rapport égal à 1 : 1,58 (cf. p. 146).

Les mensurations des crochets effectuées sur des individus matures pressés entre lame et lamelle ont une valeur signalétique fort discutable : dans la majorité des cas, l'inclinaison des crochets relégués dans le parenchyme du cotylophore ne permet qu'une évaluation grossière de la longueur réelle du fléau et du manche. C'est pourquoi nos mensurations n'ont porté que sur les crochets d'oncomiracidiums écrasés. Elles ne peuvent ainsi guère être comparées à celles dont il est fait état dans la littérature.

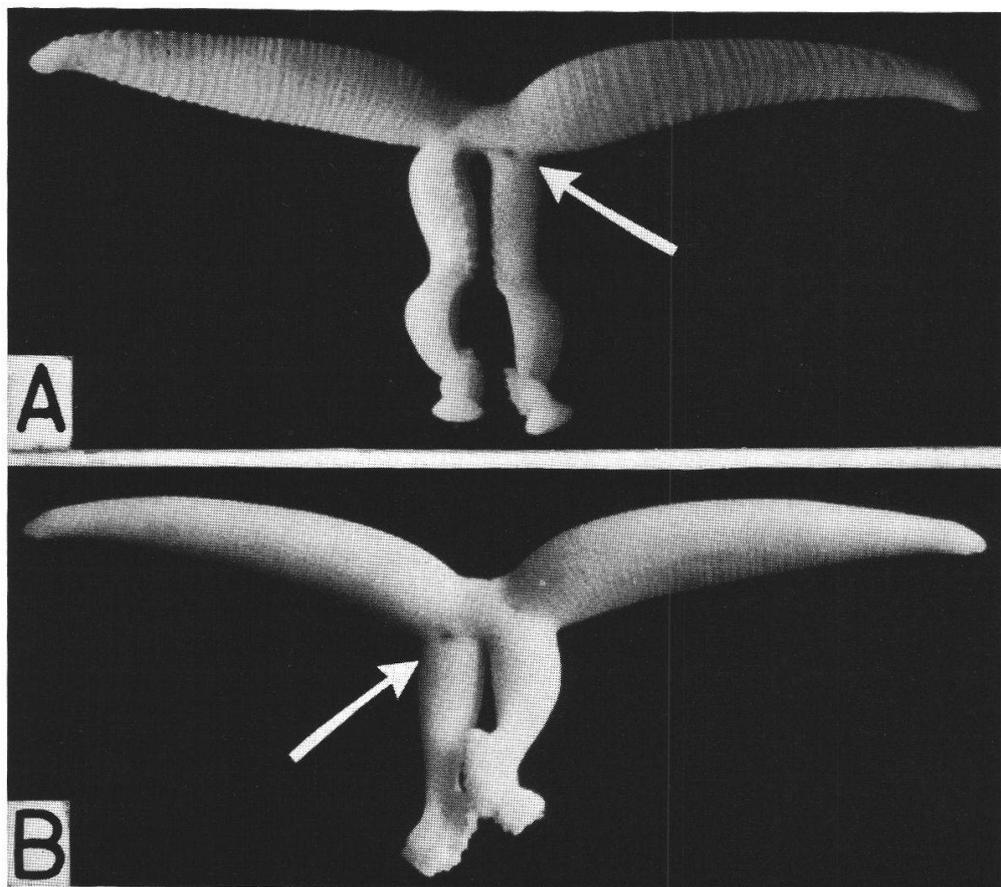


Fig. 36. A : couple de deux ans au moins, provenant de la Brême ; B : couple de deux ans au moins, provenant du Vengeron. Les flèches indiquent les pores utérins. (Photo Cl. Vaucher).

II. Les proportions

Les proportions représentent des caractères différentiels certes meilleurs que les simples dimensions. Pourtant, même si l'on s'en tient à une seule technique de fixation, les variations de proportionnalité sont importantes pour ce qui touche les éléments contractiles (longueur de la partie postérieure rapportée à la longueur de la partie antérieure, par exemple). En raison des fortes allométries de croissance de bien des organes, de telles proportions n'ont de valeur discriminante que si l'âge ou au moins la taille moyenne des individus est précisé. Du fait que les caractères spécifiques des formes étudiées ici ne se manifestent pleinement que chez les couples de grande dimension (c'est-à-dire âgés et issus d'hôtes de grande taille), nous avons abandonné les rapports des dimensions de parties anatomiques contractiles, les écarts observés étant trop faibles chez des couples adultes de 1,2 à 1,8 mm.

Il en va de même dans une certaine mesure, des éléments plus stables que représentent les grands diamètres des organes buccaux, du pharynx et des pinces ; nous définissons par grand diamètre des pinces leur « largeur », c'est-à-dire l'écart séparant les tangentes aux pièces B (cf. fig. 3), parallèles au plan de symétrie de la pince ; le petit diamètre, perpendiculaire au précédent, n'est d'aucune valeur signalétique, puisqu'il dépend du degré d'occlusion de la pince au moment de la fixation. La figure 38 justifie nos doutes quant à l'utilisation simple de tels caractères (voir plus loin). De toute manière, contrairement à ce que prétendent GLÄSER & GLÄSER, toute corrélation entre les diamètres des pinces, établie à partir d'un matériel monté entre lame et lamelle, est dénuée de signification.

Bien que dépendant de la taille du Ver dont il est issu, l'œuf s'est révélé susceptible de fournir des caractères différentiels d'une très grande stabilité. Si les corrélations entre les grands diamètres des organes buccaux, pharynx et pinces varient en fonction de deux facteurs indépendants (taille de l'hôte et âge du couple), les dimensions de l'œuf (longueur et diamètre) ne dépendent que de la taille du couple. On constate en outre que les proportions de l'œuf restent étonnamment stables. Vu que chez les formes de *Diplozoon*, provenant des lacs jurassiens, les proportions établies sur les dimensions de l'œuf représentaient un caractère nettement tranché, bien que d'ordre quantitatif, et que par ailleurs les installations de l'Institut nous permettaient de recueillir facilement de grands nombres d'œufs des parasites, nous avons voué une attention particulière aux caractéristiques de l'œuf.

III. Les particularités morphologiques

Les deux particularités morphologiques les plus marquantes qui caractérisent les deux formes inféodées respectivement à la Brême et au Vengeron, sont d'une part la présence ou l'absence de la « cuillère » et, d'autre part, le type d'annelures cuticulaires (cf. fig. 36). Nous admettons la constance de ces deux caractères quel que soit le mode de fixation utilisé, pour autant que les Vers ne soient ni macérés ni trop écrasés entre

lame et lamelle. Remarquons toutefois que ces particularités, accusées chez les couples de grandes dimensions, sont peu apparentes chez les Vers pourtant matures, mais de petite taille. En outre, le type d'anneures de la partie antérieure est un caractère difficilement mesurable, puisqu'il dépend de la taille du Ver. Pour ces raisons, nous avons abandonné de tels indices, sans pour autant récuser leur valeur taxonomique.

Outre ces caractères morphologiques extérieurs, bon nombre d'autres particularités ont été relevées qui ont permis à divers auteurs (11, 24, 48, 58, 59) d'établir une clé de détermination des espèces décrites. Ce sont principalement : la structure des sclérites des pinces, l'anneau complet ou imparfait du tube digestif autour des organes reproducteurs, les ramifications plus ou moins complexes de l'intestin dans sa portion postérieure aux organes génitaux, la forme du testicule, la présence ou l'absence de glandes céphaliques. Nous y ajouterons la présence ou l'absence de paranéphrocytes (?) dans la région pharyngienne.

Avec une certaine habitude, il est possible sans risque d'erreur de différencier, par la simple vue d'une de leurs pinces, les individus provenant de la Brême de ceux trouvés sur le Vengeron. Il s'agit plus d'une question de « physionomie » que de traits particuliers. Globalement, les sclérites de la pince de la forme inféodée au Vengeron sont plus élancés, aérés ; ceux de la forme typique de la Brême, plus massifs. Ces caractéristiques sont plus nettement dessinées chez les individus de grande taille et touchent plus particulièrement les deux dernières paires de pinces. BYCHOWSKY & NAGIBINA, puis GLÄSER & GLÄSER ont basé leurs diagnoses sur certaines caractéristiques des sclérites des pinces. Sans pouvoir juger de la validité des caractères que ces auteurs ont pris en considération, il nous paraît judicieux d'insister sur le fait que, suivant le degré d'occlusion de la pince, la pression du couvre-objet et la mise au point du microscope aux forts grossissements, les sclérites, très réfringents, peuvent présenter chez une même pince des contours et des particularités fort variables. Chez nos deux formes provenant du Lac de Neuchâtel, aucun caractère qualitatif des sclérites n'a retenu notre attention.

Nous avons fait mention (p. 89) du caractère inconstant que représente, chez les formes étudiées ici, l'anneau ouvert ou fermé du diverticule intestinal entourant les organes génitaux (diverticule ovarien).

En ce qui concerne les ramifications postérieures du tube digestif, nos observations chez la forme inféodée à la Brême ne coïncident pas exactement avec celles de BYCHOWSKY & NAGIBINA, et GLÄSER & GLÄSER. Ces auteurs décèlent plusieurs anastomoses des diverticules postérieurs : les dessins qu'ils publient en comportent 2, chez de jeunes individus, à 6, chez des individus âgés. Chez des individus de 8 mm, nous en avons observé une et deux à de rares reprises (voir aussi fig. 21).

La morphologie du testicule n'offre aucune différence entre les deux formes ici étudiées.

Enfin, le seul caractère qualitatif que nous ayons mis en évidence est la présence (chez la forme inféodée à la Brême) ou l'absence (chez la forme inféodée au Vengeron) des présumés paranéphrocytes (cf. p. 98).

Tous ces caractères sont sans exception insuffisamment apparents ou nuls chez les Vers matures de 1,2 à 1,8 mm de longueur. Il s'avère que ce ne sont pas les infestations croisées qui amenuisent ces particularités, mais bien et uniquement un faible développement somatique dû à l'espace vital restreint trouvé sur les hôtes d'élevage.

Les résultats expérimentaux

Pour procéder à des infestations croisées, il est de première nécessité de disposer de Poissons vierges de tout parasite. A cet effet, Brêmes et Vengerons sont élevés à partir de l'œuf. En vue d'assurer le succès de cette première opération, des œufs sont recueillis sur les frayères respectives de ces deux espèces et disposés sur le fond de bacs abondamment aérés ; d'autre part, au moment opportun, des géniteurs sont installés en bassins où ils ne tardent pas à frayer ; enfin, des fécondations artificielles sont pratiquées. De ces trois tentatives, qui aboutissent chacune à une éclosion massive, la deuxième est celle qui implique le moins de soins et de déchet.

En outre, une hybridation entre Brêmes et Vengerons est réalisée (♀ Brême × ♂ Vengeron et ♂ Brême × ♀ Vengeron) en vue de constituer un milieu hybride susceptible d'héberger un couple lui-même « hybride », obtenu par l'accouplement de *Diporpas* des deux formes.

Les alevins sont nourris avec Infusoires, nauplies d'*Artemia salina*, *Anguillula aceti* et *Tubifex*. Des préparations sèches du commerce complètent ce régime alimentaire.

La longueur totale moyenne des Poissons est de 5,5 cm pour la Brême, 6,5 cm pour le Vengeron et 7 cm pour les hybrides, après une année d'élevage.

Le programme des infestations pratiquées après une année d'élevage des alevins est le suivant :

1. Infestation d'un lot de Brêmes par la forme de la Brême.
2. Infestation d'un deuxième lot de Brêmes par la forme du Vengeron.
3. Infestation d'un lot de Vengerons par la forme du Vengeron.
4. Infestation d'un deuxième lot de Vengerons par la forme de la Brême.
5. Infestations individuelles de 25 hybrides par un oncomiracidium de la forme du Vengeron et un oncomiracidium de la forme de la Brême.

Seules les tentatives indiquées sous chiffres 1, 3 et 4 furent couronnées de succès. La forme spécifique du Vengeron ne semble pas pouvoir se développer sur la Brême. Nous avons noté que même des oncomiracidiums, ayant perdu leurs cellules ciliées, ont été rejetés par les jeunes Brêmes.

De prime abord, la tentative de réaliser un couple « hybride » se heurtait à de grosses difficultés ; l'échec est dû au fait que nous nous adressions à des alevins déjà beaucoup trop grands, et que l'essai aurait dû être pratiqué sur un plus grand nombre d'individus. Sur le plan physiologique, nous ne pouvons donc présumer qu'un tel appariement puisse se réaliser.

LA TAILLE DES CROCHETS

Aucun caractère morphologique des crochets ne permet de différencier les deux formes, bien que des particularités individuelles s'observent chez l'une et l'autre forme : sur telle larve, les deux fléaux sont arqués dans leur partie proximale ; sur telle autre, ils présentent un renflement de la partie moyenne, etc.

Les crochets étant articulés, la longueur totale de ceux-ci est malaisée à déterminer en raison de l'insertion subterminale du fléau sur l'extrémité du manche et de l'angle inconstant que dessinent ces deux éléments après écrasement de l'oncomiracidium.

Nous avons préféré séparer les mesures des manches et des fléaux, ne prenant en considération que les crochets dont l'articulation forme un angle de plus de 90°. La figure 10 indique de quelle manière ces mesures ont été effectuées.

Sont envisagés ici les crochets de quatre lots d'oncomiracidiums, qui proviennent des parasites des hôtes suivants :

- a) 12 jeunes Brêmes d'élevage — taille moyenne 8,5 cm — infestées expérimentalement par *Diplozoon* spécifique de la Brême.
- b) 34 Vengerons de 21 cm et plus, infestés naturellement.
- c) 1 *Blicca björkna* de 33 cm, infestée naturellement.
- d) 17 Brêmes de 34 cm et plus, infestées naturellement.

De chacun de ces 4 lots, 50 crochets sont mesurés et les moyennes, représentées en figure 37, s'établissent comme suit :

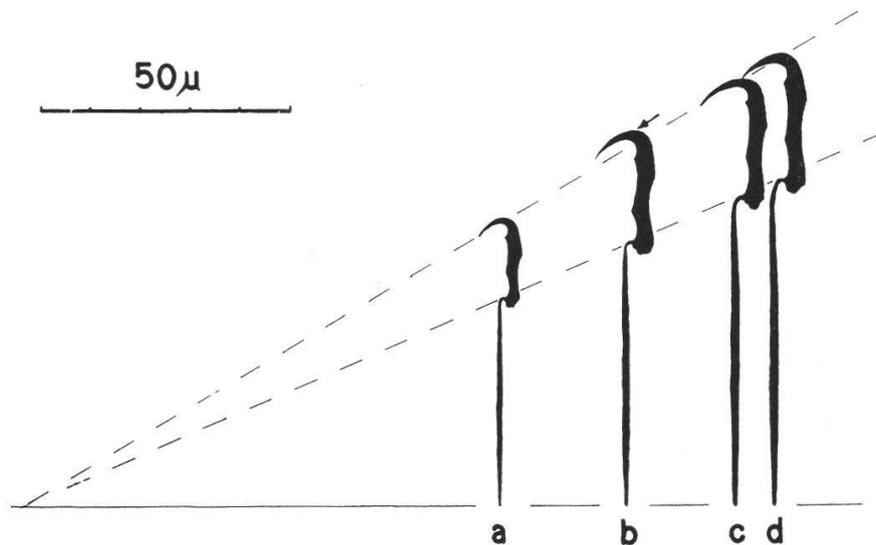


Fig. 37. A la même échelle, crochets moyens d'oncomiracidiums issus d'œufs provenant : a : de jeunes Brêmes (8,5 cm de longueur totale) infestées par le parasite de la Brême ; b : de Vengerons adultes infestés naturellement ; c : d'une Brême bordelienne adulte, infestée naturellement ; d : de Brêmes franches adultes, infestées naturellement. La flèche indique une dimension très légèrement supérieure du fléau par rapport au manche, chez le parasite du Vengeron, différence statistiquement peu significative.

	manches	fléaux
a)	42,5 μ	19,5 μ
b)	53 μ	26,5 μ
c)	63,5 μ	28 μ
d)	66 μ	29,5 μ

On le voit fort bien, ces mesures se révèlent inaptes à différencier les parasites spécifiques des Brêmes et Vengerons, les dimensions dépendant de la taille des œufs et les rapports entre elles n'étant statistiquement guère significatifs. Le rapport que déterminent les dimensions moyennes des crochets chez les parasites du Vengeron et de la Brême, provenant d'infestations naturelles, est le même pour le matériel de GLÄSER & GLÄSER et le nôtre. Cependant, les dimensions absolues de notre matériel dépassent d'un quart celles de GLÄSER & GLÄSER, pour des raisons, pensons-nous, de non-perpendicularité des crochets avec l'axe optique lors des investigations des auteurs allemands. Quant aux comparaisons des dimensions des crochets du matériel de BYCHOWSKY & NAGIBINA avec le nôtre, les valeurs obtenues chez le parasite de la Brême concordent assez exactement ; en revanche, nos mesures relatives aux crochets des parasites des Vengerons sont d'un quart supérieures à celles des auteurs russes.

LES DIMENSIONS DES ORGANES BUCCAUX

DU PHARYNX ET DES PINCES ET LES PROPORTIONS QU'ELLES DÉFINISSENT

La figure 38 fait état des corrélations existant entre les grands diamètres du pharynx, des organes buccaux et des quatre paires de pinces, en A chez la forme parasite du Vengeron, en B chez la forme parasite de la Brême. Chaque ligne brisée correspond aux mensurations moyennes effectuées sur un individu. Les Vers envisagés sont des larves libres ou fixées jusqu'à trois paires de pinces et des couples dès quatre paires de pinces. Seule la taille croissante des Vers a motivé le choix des individus pris en considération : aucun d'entre eux n'a été rejeté pour la raison que la ligne brisée qui lui eût correspondu ne se serait pas intégrée dans l'allure générale du graphique. Intentionnellement, nous avons omis de faire figurer les longueurs totales des individus considérés, les corrélations pour ce caractère étant très faibles en raison de l'état plus ou moins contracté du corps des Vers, malgré une fixation à chaud. Les individus de la forme inféodée à la Brême proviennent tous d'hôtes de plus de 44 cm, les individus inféodés au Vengeron d'hôtes de plus de 21 cm.

Les corrélations obtenues montrent que sur des bases statistiques plus solides, il serait possible, chez chacune des deux formes de *Diplozoon*, de formuler une loi définissant les rapports existant entre les dimensions des organes considérés. Ces lois tiendraient compte, naturellement, du stade ontogénique du Ver. Toutefois, celles-ci ne s'appliqueraient qu'à des individus s'étant développés sur des hôtes de grandes

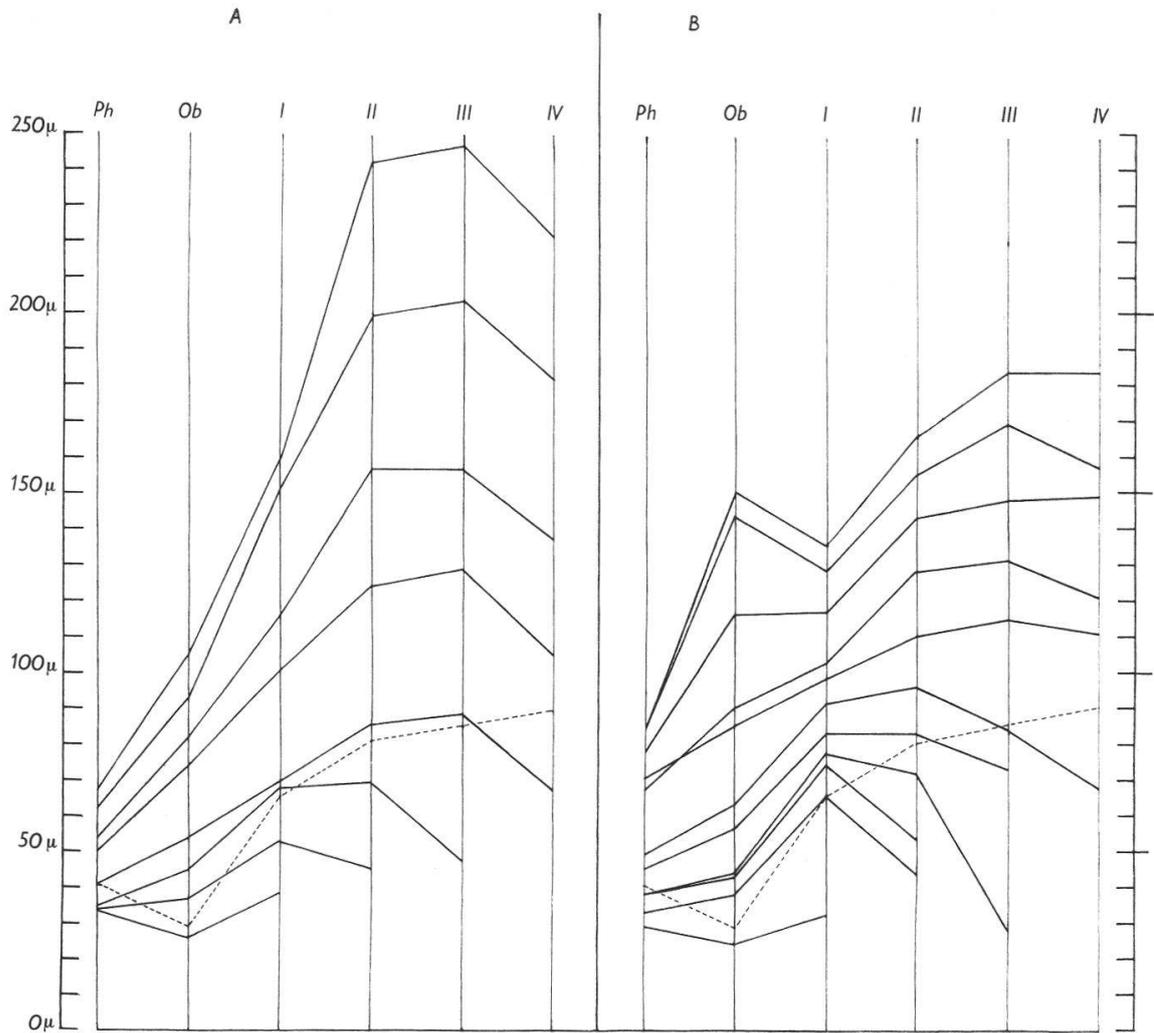


Fig. 38. Corrélations existant entre les plus forts diamètres du pharynx (Ph), des organes buccaux (Ob) et des 4 paires de pinces (I, II, III, IV), chez les formes parasites du Vengeron (A) et de la Brême (B). Chaque ligne brisée correspond à une larve ou à un couple, tous récoltés sur les branchies d'hôtes de plus de 20 cm (en A), de plus de 45 cm (en B), excepté les deux lignes brisées qui se rapportent à des oncomiracidiums (1 seule pince). Les lignes pointillées représentent les corrélations obtenues à partir d'un couple mature inféodée à la Brême, s'étant développé sur un Vengeron d'élevage (8,2 cm).

tailles. En effet, les allométries de croissance de ces organes, que traduisent les lignes brisées obtenues, sont subordonnées à l'« espace vital » dont dispose le Ver sur son hôte. On en trouve la confirmation dans la ligne de traits interrompus, reproduite dans les deux graphiques et correspondant aux valeurs obtenues chez un Ver mature, âge de six mois (1,4 mm) de la forme inféodée à la Brême, s'étant développé sur les branchies d'un Vengeron de 8,2 cm ; cette ligne ne suit pas l'allure générale des graphiques ni de la forme inféodée au Vengeron (A), ni de

celle inféodée à la Brême (B). Elle s'apparente par contre nettement aux lignes des deux formes, qui sont du reste très voisines, obtenues à partir d'individus matures de faible taille, s'étant développés sur leurs hôtes respectifs dont la taille est comprise entre 6 et 8 cm. (Ces corrélations ne figurent pas ici.)

Pour obtenir les séries de corrélations relativement homogènes de la figure 38, nous avons été conduit, après maints tâtonnements, à fixer tout d'abord les Vers à chaud, puis à séparer les parties antérieures des parties postérieures, et à orienter les fragments dans la glycérine de manière que, lors des mensurations, la base des pinces notamment soit parallèle à la platine. Les corrélations établies sur la base d'un matériel monté entre lame et lamelle, même pressé modérément selon la technique indiquée par GLÄSER & GLÄSER, nous ont régulièrement conduit à l'obtention de résultats disparates *ne pouvant aucunement être utilisés* comme caractères différentiels en systématique.

REICHENBACH-KLINKE estime que les rapports que définissent les diamètres des pinces figurent parmi les caractères les plus significatifs permettant de différencier les formes de *Diplozoon*. A notre connaissance, il ne se préoccupe pourtant nullement des techniques de fixation précédant les mensurations. Un exemple soulignant cette lacune regrettable apparaît dans le tableau récapitulatif des différents caractères particuliers aux espèces de *Diplozoon* (REICHENBACH-KLINKE, 1961, pp. 550-553) : les largeurs des pinces de *D. paradoxum* sont comprises entre 0,6 et 0,8 mm (contre 0,15 à 0,18 mm pour les plus gros Vers de notre matériel). Les dimensions qu'il indique (vraisemblablement établies sur la base d'un matériel extrêmement comprimé entre lame et lamelle) sont ainsi quatre fois plus élevées chez *D. paradoxum* v. Nordmann (inféodé à la Brême) que chez *D. homoion* Bychowsky (inféodé au Vengeron) !

En conclusion, les corrélations que définissent les grands diamètres des pinces, du pharynx et des organes buccaux, sans être dénuées de valeur quant à leur utilisation en taxonomie, doivent tout d'abord être établies selon une technique très rigoureuse, puis être utilisées avec toute la circonspection voulue, notamment en ce qui concerne la taille de l'hôte.

LES DIMENSIONS DE L'ŒUF

Sans donner d'indication sur la taille des géniteurs ni sur le nombre des mesures, BYCHOWSKY & NAGIBINA donnent les dimensions de l'œuf suivantes, mesurées sur un matériel provenant du Golfe de Finlande : chez *D. paradoxum*, longueur 0,31 - 0,34 mm, diamètre (ou petit axe de l'ellipsoïde) 0,12 - 0,14 mm ; chez *D. homoion*, longueur 0,25 - 0,28 mm, diamètre 0,10 - 0,15 mm. Quoique pour notre matériel les rapports moyens de la longueur sur le diamètre de l'œuf affectent entre les deux formes une différence sensiblement plus marquée, il n'en demeure pas moins qu'à volumes égaux les œufs sont plus allongés chez le parasite de la Brême que chez celui du Vengeron, aussi bien sur le matériel russe que sur le nôtre.

L'œuf, nous l'avons dit, présente des variations importantes de volume dépendant de la taille du couple dont il provient. Cette variation ne modifie pas le rapport longueur sur diamètre de l'œuf. Ce rapport présente entre les deux formes de *Diplozoon* considérées ici une différence significative. Par 4000 mesures, nous avons défini cette différence, la stabilité des rapports chez les deux formes et l'incidence négligeable de l'hôte sur les proportions de l'œuf.

La figure 39 (œuf de la forme du Vengeron en haut, de la Brême au-dessous) indique de quelle manière les mesures ont été effectuées (L = longueur, D = diamètre) : l'épaisseur de la coque n'est pas comprise

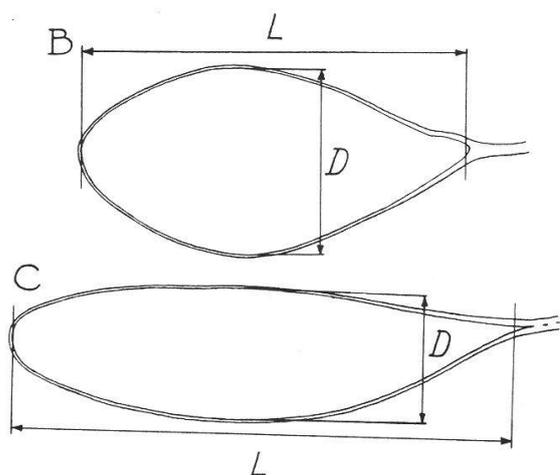


Fig. 39. Méthode de mensuration des œufs. B : œuf de la forme inféodée au Vengeron ; C : œuf de la forme inféodée à la Brême ; L : longueur ; D : diamètre. (Les lettres B et C correspondent à celles de la fig. 41. Voir le texte.)

dans la mesure ; d'autre part, la longueur de l'œuf est limitée du côté du filament par une ligne virtuelle perpendiculaire à l'axe de l'œuf, dont le segment compris dans la cavité de l'œuf équivaut à l'épaisseur d'une paroi de la coque. Cette dernière limitation s'impose notamment chez les œufs issus de grands couples adultes inféodés à la Brême, où la cavité de l'œuf se poursuit parfois profondément dans le filament. Cette méthode de mesure, appliquée à tous les œufs, est arbitraire ; elle présente l'avantage de normaliser les distributions de fréquence des longueurs ; en outre, bien que minimisant l'écart réel des rapports entre les deux formes de *Diplozoon*, elle donne une image plus représentative des dimensions des œufs envisagés.

Les œufs sont montés entre lame et lamelle dans l'eau du robinet ; le degré d'hydratation de la préparation est constamment contrôlé de manière qu'aucun œuf ne soit écrasé par le couvre-objet et que, d'autre part, l'axe longitudinal de l'œuf soit aussi parallèle que possible à la platine. Tous les œufs sont mesurés au même grossissement ($\times 200$).

Les œufs, groupés en lots de 100, sont mesurés suivant leurs longueurs L et leurs plus grands diamètres D. Les moyennes et écarts-type des distributions de fréquence obtenues sont ensuite déterminés pour les deux dimensions ; en outre, afin de justifier la recherche des écarts quadratiques moyens, la normalité des gaussiennes est vérifiée (sur 500 œufs provenant de parasites du Vengeron). La figure 40 présente,

dans le cas d'un échantillon de 100 œufs issus du parasite du Vengeron, les histogrammes des longueurs et diamètres, les moyennes et les écarts-type des distributions, et le diagramme de dispersion ; les contours des deux œufs dessinés correspondent à $M \pm \sigma$ des deux distributions (les deux coordonnées ont même échelle).

Pour ne pas traverser le diagramme de dispersion, les lignes pointillées de la figure 40 correspondant à $M \pm \sigma$ des deux distributions ont été interrompues et terminées par des flèches. Les huit flèches délimitent un rectangle correspondant à l'*indice de dispersion des dimensions des œufs*. Cet indice est établi pour les différents lots de 100 œufs envisagés dans les comparaisons.

La figure 41 rend compte de l'emplacement de ces indices sur un système de coordonnées identique à celui de la figure 40. Pour plus de sécurité, les indices de chacune des provenances A, B et C sont déterminés à cinq reprises (à partir de 15 lots de 100 œufs) et, pour chacune des provenances B et C, les cinq lots d'œufs proviennent de géniteurs différents. Les indices sont ensuite reportés sur le graphique et seuls leurs contours extérieurs sont tracés. L'intersection des moyennes des deux dimensions est indiquée pour chaque lot par un cercle. La provenance des œufs est la suivante :

Indices A : 12 à 8 Vengerons d'élevage, supportant 13 à 11 couples de la forme inféodée à la Brême. Une période d'un mois sépare un lot du suivant. (Quatre Poissons sont morts dans l'intervalle.)

Indices B : env. 40 Vengerons de plus de 21 cm de longueur totale, infestés naturellement et supportant quelque 120 couples adultes.

Indices C : env. 25 Brêmes de plus de 44 cm de longueur totale, infestées naturellement et supportant quelque 130 couples adultes.

Indice D : 1 Brême bordelière de 33 cm infestée naturellement (1 lot de 100 œufs) (nombre de couples non déterminé).

Indice E : 4 Vengerons de 23 cm de longueur moyenne, défaunés par élévation de température (24° C pendant deux mois) et infestés en bassin durant 10 jours. Les œufs sont recueillis 11 semaines après (nombre de couples matures non déterminé).

Le triangle indique la moyenne établie sur 50 œufs issus de couples de la forme inféodée au Vengeron, s'étant développés sur 12 Vengerons d'élevage.

La croix indique la moyenne établie sur 50 œufs issus de couples de la forme inféodée à la Brême, s'étant développés sur 9 Brêmes d'élevage.

Il ressort de la figure 41 que le rapport moyen longueur sur largeur de l'œuf chez la forme inféodée à la Brême demeure pour ainsi dire constant quel que soit l'hôte et quelle que soit la taille de l'œuf. L'œuf de la forme infestant naturellement la Brême bordelière est assimilable par ses dimensions à la forme spécifique de la Brême franche (considération basée sur un seul hôte). Le rapport moyen de l'œuf chez la forme inféodée au Vengeron demeure constant quelle que soit la taille de l'œuf.

Les rapports moyens de la longueur de l'œuf sur sa largeur équivalent à 3,61 chez la forme inféodée à la Brême, 2,06 chez la forme inféodée au Vengeron. La différence des rapports est donc de 1,55. Enfin, chez la forme inféodée à la Brême, la différence des rapports imputable à l'hôte (Vengeron et Brême) est de 0,27. Tous ces chiffres sont basés sur les mensurations de 500 œufs (soit 1500 au total).

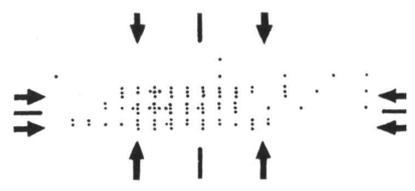
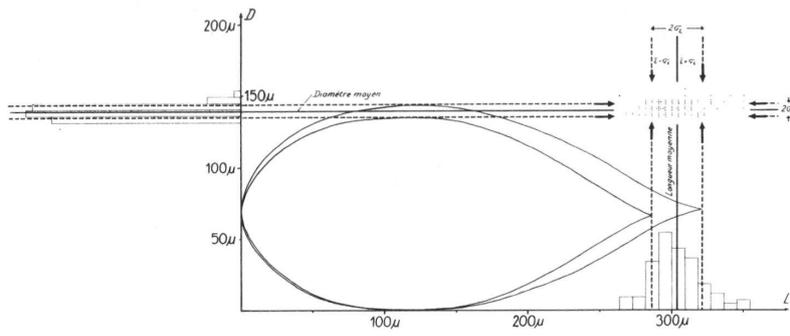
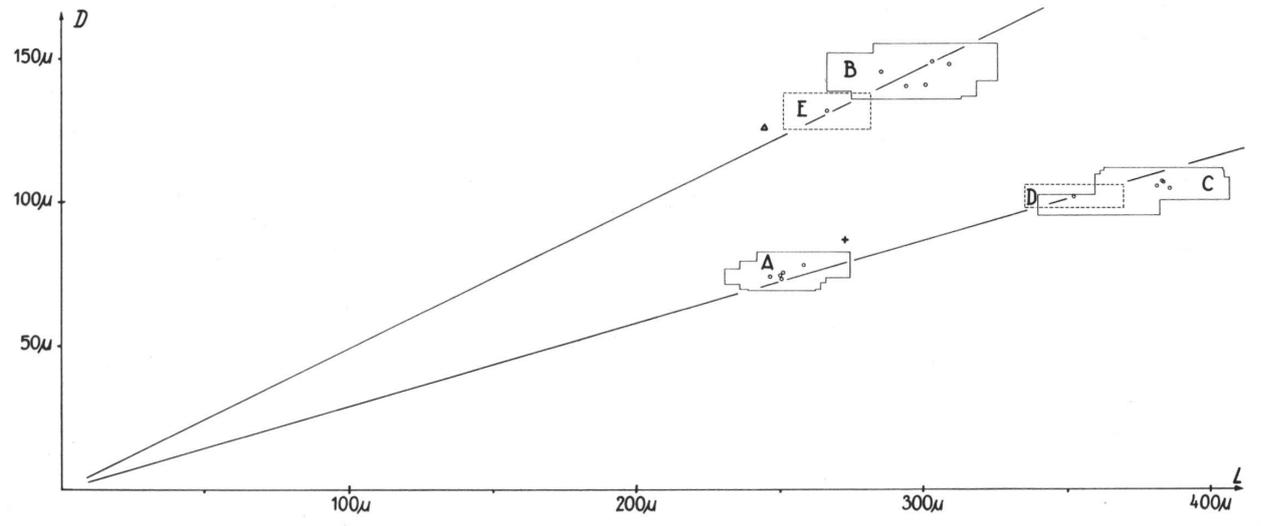


Fig. 40. Distribution de fréquence des longueurs et diamètres d'un échantillon de 100 œufs du parasite du Vengeron (correspondant à l'indice B, fig. 41). (Voir le texte.)

Fig. 41. Disposition des indices de dispersion. (Voir le texte.)



Statut taxonomique des formes de *Diplozoon* du Lac de Neuchâtel

REICHENBACH-KLINKE différencie la sous-espèce *D. paradoxum bliccae* qu'il trouve sur la Brême bordelière du Danube bavarois, de l'espèce type *D. paradoxum* (spécifique de la Brême franche) par les caractères suivants : « Vorderende mit höckerigen Dornen besetzt » et organes buccaux particulièrement petits. Nous n'avons pas observé d'expansions spinuleuses de la région céphalique sur notre matériel issu de la Brême bordelière. Par ailleurs, les dimensions des organes buccaux, indiquées chez cette sous-espèce par son descripteur (0,06 mm de diamètre), correspondent aux dimensions que nous avons déterminées sur des couples âgés d'environ 6 mois à une année et provenant de la Brême franche aussi bien que de la Brême bordelière.

GLÄSER & GLÄSER (27) décrivant *D. gussevi*, trouvé sur la Brême bordelière et *Scardinius erythrophthalmus* (L.) dans les environs de Berlin (bassin de l'Elbe), n'observent pas d'expansions spinuleuses de l'extrémité antérieure. Le seul caractère qualitatif discriminatif qu'ils mentionnent est la présence d'une pièce médiane s'interposant entre les sclérites marginaux des mâchoires antérieures, chez les 2^e, 3^e et 4^e paires de pinces. Nous n'avons pas retrouvé ce caractère sur notre matériel.

Si plusieurs caractères morphologiques différencient indiscutablement les formes spécifiques de la Brême et du Vengeron, nous inclinons à croire que les Vers découverts sur la Brême franche et sur la Brême bordelière appartiennent dans le Lac de Neuchâtel à une seule et même forme génétique. Cette considération basée sur l'observation directe d'un matériel peu abondant provenant du lac mériterait confirmation par l'expérimentation, notamment sur le plan de la spécificité.

Les caractères permettant de séparer les formes spécifiques de la Brême franche et du Vengeron ressortissent à l'une des trois catégories suivantes :

1. Les caractères morphologiques de Vers provenant d'infestations naturelles. De natures génotypique et phénotypique plus ou moins associées, ces caractères apparaissent comme étant les plus nombreux, mais aussi les plus sujets à caution s'ils doivent arrêter des critères de diagnose.
2. Les caractères morphologiques du matériel d'expérimentation après infestations croisées. Dans la mesure où ils se superposent qualitativement ou quantitativement à ceux de la première catégorie, ils traduisent exclusivement une composante génétique, non entachée d'éventuelles influences déterminées par l'hôte.
3. Les caractères de spécificité.

Les caractères suivants s'apparentent respectivement à ces trois catégories :

<i>Forme inféodée à la Brême</i>	<i>Forme inféodée au Vengeron</i>
1. A) Cuticule à annelures grossières et peu nombreuses	Cuticule à annelures fines et nombreuses
B) Partie antérieure subcylindrique	Partie antérieure lancéolée
C) Présence de crêtes transversales ventrales sur le tiers basal de la partie postérieure	Crêtes transversales de la partie postérieure absentes
D) Présence de la « cuillère » s'interposant entre le segment porteur des crêtes transversales et le cotylophore	Absence de « cuillère »
E) Allométries de croissance particulières aux deux formes, caractéristiques surtout lorsque les Vers se sont développés sur des hôtes de forte taille (fig. 38)	
F) Pinces petites et massives	Pinces grandes, à sclérites déliés
G) Tube digestif à diverticules nombreux, disposés lâchement, très rarement anastomosés entre eux, entre le testicule et le cotylophore (fig. 21)	Tube digestif à diverticules serrés et peu nombreux, situés entre le testicule et le cotylophore (fig. 21)
H) Présence de paranéphrocytes (?)	Absence de paranéphrocytes (?)
I) Rapport longueur sur diamètre de l'œuf égal à 3,61	Rapport longueur sur diamètre de l'œuf égal à 2,06
J) Couples matures attachés de préférence à une lame branchiale	Couples matures fixés de préférence à deux lames branchiales successives
2. K) Rapport longueur sur diamètre de l'œuf issu de couples fixés sur le Vengeron égal à 3,34	—
3. L) Forme inféodée à la Brême franche et à la Brême bordelière dans les infestations naturelles	Forme inféodée au Vengeron dans les infestations naturelles
M) Forme s'accommodant du Vengeron et de l'hybride Brême × Vengeron dans les conditions expérimentales (de même que <i>Scardinius erythrophthalmus</i> sans que la maturité sexuelle ne soit atteinte)	Forme s'accommodant de l'hybride Brême × Vengeron (mais non de la Brême) dans les conditions expérimentales (de même que <i>Scardinius erythrophthalmus</i> sans que la maturité sexuelle ne soit atteinte)

Sur la foi de nos observations, nous pouvons donc tirer les conclusions suivantes :

1. La dimension des œufs après infestations croisées ne laisse subsister aucun doute au sujet de l'appartenance des deux formes à *deux types génétiques bien distincts*.
2. Excepté la dimension des œufs, les caractères morphologiques des Vers provenant d'infestations naturelles sont tous sujets à des variations d'amplitude plus ou moins grande, dépendant soit de la taille de l'hôte, soit de l'âge du parasite, soit des deux. En effet, un Ver peut être mature sans que l'un ou l'autre de ces caractères soit nécessairement présent. Et même, sur des hôtes de 6 à 10 cm, des couples matures depuis cinq mois n'extériorisent aucun de ces caractères soit-disant discriminatifs, dans les conditions expérimentales.

D'après les descriptions de la littérature, la forme que nous trouvons sur le Vengeron paraît bien s'identifier à *D. homoion* Bychowsky. Une équivoque subsiste au sujet de la forme inféodée à la Brême : provenant d'Allemagne et de Russie, cette forme présente, selon GLÄSER & GLÄSER et BYCHOWSKY, des anastomoses régulières des diverticules intestinaux postérieurs, qui ne se retrouvent que très rarement sur notre matériel. Ne faut-il voir dans cette divergence qu'une question d'interprétation ? Seule une comparaison de matériels fixés de la même manière saurait résoudre ce dilemme.

Nous l'avons vu, le rapport longueur sur largeur de l'œuf est le caractère par excellence qui permet de différencier *dans tous les cas* les individus matures des deux formes étudiées dans ce travail. Tout autre caractère (hormis celui de la présence ou de l'absence de paranéphrocytes) paraît être d'utilisation pratique malaisée en tant que critère de diagnose. En conséquence, nous ne pouvons souscrire à un statut d'espèces différentes pour l'une et l'autre forme. Pourtant, une différence génétique les sépare indiscutablement. C'est pourquoi, nous proposons une discrimination sur le plan de la sous-espèce, chaque forme étant comprise comme un écotype dans le sens que CUÉNOT (13) donne à ce terme (p. 259). La forme inféodée à la Brême devient ainsi *Diplozoon paradoxum paradoxum* von Nordmann, 1832, la forme inféodée au Vengeron *Diplozoon paradoxum homoion* Bychowsky, 1959.

Enfin, signalons que le terme de « forme » utilisé dans ce travail est pris dans le sens qu'on lui attribue avant 1960. Le Code International de Nomenclature Zoologique précise (article 45, pp. 44-46) que « après 1960, on doit considérer qu'un nouveau nom publié comme celui d'une « variété » ou d'une « forme » est de rang infrasubspécifique ». Le statut de notre matériel étant défini ci-dessus, le terme de « forme » employé dans cette étude doit être compris comme sous-espèce.

BIBLIOGRAPHIE

1. AFZELIUS, B. A. — (1959). *J. Biophys. Biochem. Cytol.* 5 : 269-278.
2. ANDRÉ, J. — (1960). Congrès international de Biologie cellulaire, pp. 231-232, résumé.
3. ANDRÉ, J. — (1961). Sur quelques détails nouvellement connus de l'ultrastructure des organites vibratiles. *J. Ultrastruct. Research* 5 : 86-108.
4. BAER, J. G. & EUZET, L. — (1961). In GRASSÉ, P. P. : Traité de zoologie. Tome 4, Fasc. 1 : 213-692.
5. BIJTEL, J. H. — (1949). The structure and the mechanism of movement of the gill filaments in Teleosti. *Arch. néerl. Zool.*, 8 : 1-22.
6. BOVET, J. — (1959). Observations sur l'œuf et l'oncomiracidium de *Diplozoon paradoxum* v. Nordmann, 1832. *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.* 82 : 231-245.
7. — (1961). Quelques particularités de l'anatomie de *Diplozoon paradoxum* v. Nordmann, 1832. *Rev. suisse Zool.* 68 : 166-172.
8. BRITT, H. G. — (1947). Chromosomes of digenetic Trematodes. *Amer. Nat.* 81 : 276-296.
9. BYCHOWSKY, B. E. — (1957). Monographie des Monogènes, systématique et phylogénie. 509 pp., Moscou (en russe).
10. BYCHOWSKY, B. E. & NAGIBINA, L. F. — (1959). Sur les systématiques du genre *Diplozoon* Nordmann (Monogenoidea). *Zool. H.* 38 : 362-377 (en russe).
11. CHAUHAN, B. S. — (1953). Studies on the Trematode fauna of India : Part 1 — Sub-class Monogenea. *Rec. Indian Mus.* 51 : 113-208.
12. COMBES, C. — (1966). Recherches sur les formes néoténiques de Polystomatidae (Monogenea). Néoténiques de *Polystoma integerrimum pelobatis* Euzet et Combes, 1966, obtenus expérimentalement chez *Pelobates cultripes* (Cuvier). *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.* 89 : 5-16.
13. CUÉNOT, L. — (1936). L'espèce. 310 pp., Paris (Doin & Cie).
14. DAWES, B. — (1946). The Trematoda. 644 pp., Cambridge (Univ. Press).
15. DAYAL, J. — (1941). On a new Trematode, *Diplozoon indicum*, n. sp. from a fresh-water fish, *Barbus (Puntius) sarana* (Ham.). *Proc. Nat. Acad. Sci. India.* 2 (4) : 93-98.
16. DOGIEL, V. A., PETRUSHEVSKI, G. K., POLYANSKI, Yu. I. — (1961). Parasitology of fishes (traduit du russe). 384 pp., Plenum Press.
17. DOTRENS, E. — (1951). Les Poissons d'eau douce. Vol. 1-2, 186 + 227 pp., Neuchâtel-Paris (Delachaux & Niestlé S. A.).
18. DUJARDIN, F. — (1845). Histoire naturelle des Helminthes ou vers intestinaux. Vol. I, 645 pp. ; Atlas : 15 pp., 12 pl., Paris.
19. EUZET, L. — (1955). Larves gyrodactyloïdes nageantes de quelques Trematodes monogénétiques de Poissons marins. *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.* 78 : 71-79.
20. EUZET, L. & RAIBAUT, A. — (1960). Le développement postlarvaire de *Squalonchocotyle torpedinis* (Price, 1942) (*Monogenea, Hexabothriidae*). *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.* 83 : 101-108.

21. EUZET, L. & TRILLES, J. P. — (1961). Sur l'anatomie et la biologie de *Cyclocotyla bellones* (Otto, 1821) (*Monogenea-Polyopisthocotylea*). *Rev. suisse Zool.* 68 : 182-193.
22. FATIO, V. — (1890). Faune des Vertébrés de la Suisse, tome IV, Histoire naturelle des Poissons, 1^{re} partie. 786 pp., Genève-Bâle (H. Georg).
23. FAWCETT, D. W. — (1958). *Intern. Rev. Cytol.* 7 : 195-293.
24. FISCHTHAL, J. H. & KUNTZ, R. E. — (1963). Trematode parasites of fishes from Egypt. Part II. *Diplozoon aegyptensis* n. sp. (*Monogenea : Polyopisthocotylea : Diclidophoroidea*) from *Labeo forskalii*. *Proc. Helminth. Soc. Washington* 30 (1) : 31-33.
25. FUHRMANN, O. — (1928). Trematoda. In Kukenthal's Handbuch d. Zool. 2 : 1-140, Berlin, Leipzig.
26. GEITLER, L. — (1934). Grundriss der Cytologie VIII. 296 pp., Berlin (Gebr. Borntraeger).
27. GLÄSER, H. J. & GLÄSER, B. — (1964). Zur Taxonomie der Gattung *Diplozoon* Nordmann, 1832. *Zeitschr. f. Parasitenk.* 25 : 164-192.
28. GOTO, S. — (1891). On *Diplozoon nipponicum* n. sp. *J. Coll. Sci. Imp. Univ. Tokyo* 4 : 151-192.
29. HALTON, D. W., and J. B. JENNINGS — (1964). Demonstration of the nervous system in the monogenetic trematode *Diplozoon paradoxum* Nordmann by the indoxyl acetate method for esterases. *Nature* 202 : 510-511.
30. — (1965) Observations on the nutrition of monogenetic trematodes. *The Biol. Bull.* 129 : 257-272.
31. HUXLEY, H. E. — (1956). Muscular contraction. *Endeavour* 15 : 177-188.
32. JOHRI, L. N. & SMYTH, J. D. — (1956). A histochemical approach to the study of helminth morphology. *Parasitology* 46 : 107-116.
33. KAW, B. L. — (1950). Studies in helminthology. Helminth parasites of Kashmir. Part I. Trematoda. *Indian J. Helminth.* 2 : 67-126.
34. KEARN, G. C. — (1963). Feeding in some Monogenean skin parasites : *Entobdella soleae* on *Solea solea* and *Acanthocotyle* sp. on *Raia clavata*. *J. mar. biol. Ass. U. K.* 43 : 749-766.
35. LEWELLYN, J. — (1954). Observations on the food and the gut pigment of the *Polyopisthocotylea* (*Trematoda : Monogenea*). *Parasitology* 44 : 428-437.
36. — (1957 a). Host-specificity in monogenetic Trematodes. Premier Symposium sur la spécificité parasitaire des parasites de Vertébrés, pp. 199-212, Neuchâtel.
37. — (1957 b). The mechanism of the attachment of *Kuhnia scombri* (Kuhn, 1829) (*Trematoda : Monogenea*) to the gills of its host *Scomber scombrus* L., including a note on the taxonomy of the parasite. *Parasitology* 47 : 30-39.
38. — (1957 c). The larvae of some monogenetic trematode parasites of Plymouth fishes. *J. mar. biol. Ass. U. K.* 36 : 243-259.
39. — (1960). The attachment of the monogenean *Discocotyle sagittata* Leuckart to the gills of *Salmo trutta* L. *Parasitology* 50 : 51-61.

40. — (1962). The life histories and population dynamics of Monogenean gill parasites of *Trachurus trachurus* (L.). *J. mar. biol. Ass. U. K.* 42 : 587-600.
41. MAGNAN, C. — (1961). *Traité de microscopie électronique II*. 1318 pp., Paris (Hermann).
42. MARKEVIČ, A. P. — (1951). Die Parasitenfauna der Süßwasserfische der Ukrainischen SSR. 375 pp., Kiew (Verlag der Akademie der Wissenschaften der Ukrainischen SSR) (en russe).
43. NORDMANN, A. v. — (1832). Mikrographische Beiträge zur Naturgeschichte der wirbellosen Thiere. Erstes Heft. X + 118 pp., 10 pl., Berlin.
44. OWEN, I. L. — (1963). The attachment of the monogenean *Diplozoon paradoxum* to the gills of *Rutilus rutilus* L. *Parasitology* 53 : 455-468.
45. PRICE, E. W. — (1934). A new term for the adhesive organs of trematodes. *Proc. Helminth. Soc. Wash.* 1 : 1-34.
46. — (1943). North American monogenetic Trematodes. VI. The family *Diclidophoridae* (*Diclidophoroidea*). *J. Wash. Acad. Sci.* 33 : 44-54.
47. REICHENBACH-KLINKE, H. H. — (1951). Eine neue Art des Trematodengattung *Diplozoon* v. Nordmann. *Zeitschr. f. Parasitenk.* 15 : 148-184.
48. — (1954). Weitere Mitteilung über den Kiemenparasiten *Diplozoon barbi* Reichenbach-Klinke (*Trematoda, Monogenea*). *Ibid.* 16 : 373-387.
49. — (1961). Die Gattung *Diplozoon* v. Nordmann — Zugleich Neubeschreibung einer Species und zweier Subspecies sowie Revision der Gattung. *Ibid.* 20 : 541-557.
50. SENFT, D. E., PHILPOTT, D. E. & PELOFSKY, A. H. — (1961). Electron microscope observations of the integument, flame cells and gut of *Schistosoma mansoni*. *J. Parasit.* 47 : 217-229.
51. SHORT, R. B. & MENZEL, M. Y. — (1960). Chromosomes of nine species of Schistosomes. *J. Parasit.* 46 : 273-287.
52. SIEBOLD, C. Th. von — (1851). Über die Conjugation des *Diplozoon paradoxum*. *Zeitschr. f. wiss. Zool.* 3 : 62-68.
53. SPROSTON, N. G. — (1946). A synopsis of the Monogenetic Trematodes. *Trans. Zool. Soc. Lond.* 25 : 185-599.
54. STERBA, G. — (1957). Zur Morphologie und Biologie der Gattung *Diplozoon*. *Zool. Anz.* 158 : 181-196.
55. STUNKARD, H. W. — (1962). *Taeniocotyle* nom. nov. for *Macraspis* Olsson, 1896, preoccupied, and systematic position of the *Aspidobothrea*. *Biol. Bull.* 122 : 137-148.
56. — (1963). Systematics, taxonomy and nomenclature of the *Trematoda*. *Quart. Rev. of Biol.* 33 : 221-233.
57. SZENT-GYÖRGYI, A. — (1951). *Chemistry of muscular contraction*. 162 pp., New York (Acad. Press).
58. THOMAS, J. D. — (1957). A new monogenetic Trematode, *Diplozoon ghanense*, sp. nov. (*Polyopisthocotylea: Discocotylea*) from a West African fresh-water fish *Alestes macrolepidotus* (C. & V., 1849) in West Africa. *J. West. Afr. Sci. Ass.* 3 : 178-182.
59. TRIPATHI, Y. R. — (1957). Monogenetic Trematodes from fishes of India. *Ind. J. Helminth.* 9 : 1-149.

60. WAGENER, G. R. — (1857). Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Eingeweidwürmer. 112 pp., *Haarlem*.
 61. WEGENER, G. — (1910). Die Ektoparasiten der Fische Ostpreussens. *Schr. phys. ökon. Ges. Königsberg* 50 : 195-286.
 62. WILLIAMS, J. B. — (1960). The Dimorphism of *Polystoma integerrimum* (Frohlich) Rudolphi and Its Bearing on Relationship within the Polystomatidae : Part I. *J. Helminth.* 34 : 151-192.
 63. WOSKOBOINIKOFF, M. M. — (1932). Apparat der Kiemenatmung bei den Fischen. *Zool. Jahrb., Abt. Anat. u. Ontog.* 55 : 315-488.
 64. YIN, W. Y. & SPROSTON, N. G. — (1948). Studies on the monogenetic trematodes of China. Part 5. A note on *Diplozoon nipponicum* Goto, from the Goldfish. *Sinensia* 19 : 82-85.
 65. ZELLER, E. — (1872). Untersuchungen über die Entwicklung des *Diplozoon paradoxum*. *Z. Zool.* 22 : 168-180.
 66. — (1888). Über den Geschlechtsapparat des *Diplozoon paradoxum*. *Ibid.* 46 : 233-239.
-