

L'adaptation des helminthes à leurs hôtes

Autor(en): **Baer, Jean-G.**

Objektyp: **Article**

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

Band (Jahr): **58 (1933)**

PDF erstellt am: **11.05.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-88708>

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.

L'ADAPTATION DES HELMINTHES A LEURS HÔTES

PAR

JEAN-G. BAER

(AVEC 2 TABLEAUX)

INTRODUCTION

On sait aujourd'hui que les parasites véritables, les seuls qui nous intéressent ici, ne constituent que le terme ultime d'une série d'associations entre deux organismes vivants. Partant d'une association accidentelle, toujours temporaire, cette série aboutit, après un grand nombre de termes intermédiaires, à une association tellement étroite que l'un des deux partenaires ne peut plus assurer son existence sans la présence constante de l'autre. Ce dernier, appelé hôte, héberge ainsi involontairement le parasite qui vit à ses dépens.

Un examen, même rapide, de la bibliographie scientifique démontre que la majorité des grands groupes d'Invertébrés contiennent des formes vivant en parasites ; certains ordres, comme par exemple les Cestodes ou les Acanthocéphales, sont exclusivement parasites. Les Mollusques même, classe apparemment très évoluée, fournissent des formes parasites fort intéressantes. On serait donc en droit de supposer que tous les organismes doivent héberger un très grand nombre de parasites différents, cependant l'observation des faits permet de tirer une tout autre conclusion.

Si la plupart des animaux et des plantes héberge des parasites, on constate néanmoins que ceux d'un groupe donné ne se retrouvent en général pas chez d'autres groupes. C'est ainsi que les Poissons hébergent des parasites nettement différents de ceux des Reptiles qui, à leur tour, sont distincts de ceux des Oiseaux ou des Mammifères. On dit que les parasites sont adaptés à leurs hôtes et que cette adaptation est plus ou moins parfaite suivant les parasites auxquels on a affaire. Chez les parasites, tels que nous les avons définis plus haut, cette adaptation est en général très grande, mais elle varie cependant beaucoup suivant le groupe de parasites envisagé. Une même espèce d'Acanthocéphale peut être hébergée par plusieurs Oiseaux appartenant à des ordres

fort éloignés zoologiquement les uns des autres ; il s'agit donc d'un Ver parasite peu spécifique, puisqu'il est capable de s'adapter à des hôtes fort différents. Par contre, les Crustacés amphipodes du groupe des Bopyridés vivant en parasite sur des Crustacés décapodes sont si parfaitement adaptés à leur hôte, c'est-à-dire leur spécificité est si grande que Giard et Bonnier (cit. Fuhrmann, 1932) ont pu dire qu'un Bopyride trouvé sur un Crustacé non encore signalé comme porteur de ce parasite doit nécessairement appartenir à une espèce nouvelle.

Nous nous proposons d'étudier ici cette adaptation du parasite à ses hôtes ou, autrement dit, la spécificité des parasites. Ce problème est d'un intérêt fondamental en biologie puisqu'il pose la question de l'origine des formes parasites ; sa complexité est très grande, aussi nous manque-t-il encore de nombreux facteurs pour nous permettre d'en donner une solution satisfaisante. Malgré ces lacunes, nous voudrions essayer de vous faire entrevoir, chez les Helminthes, les faits tels qu'ils se présentent et les conclusions qu'il est possible d'en tirer.

DÉFINITIONS

Les Helminthes faisant l'objet de cette étude appartiennent à deux grandes classes différentes. Les Plathelminthes nous fournissent les Cestodes et des Trématodes ; les Némathelminthes, les Nématodes et les Acanthocéphales. Tous ces Helminthes ont en commun de vivre dans les cavités naturelles de leurs hôtes et en particulier dans l'intestin. Les particularités anatomiques de ces Vers sont trop connues pour que nous nous y arrêtions ici.

Lorsqu'on s'efforce de réunir les documents nécessaires à une étude comme celle-ci, on se heurte d'emblée à de nombreuses difficultés dont la plus grande, selon nous, est due à la nécessité où l'on se trouve d'utiliser des renseignements dont il n'est pas toujours possible de contrôler l'exactitude. La détermination précise d'un Helminthe est toujours une opération délicate dans laquelle entrent en jeu, à côté du facteur subjectif, de nombreux autres facteurs. Il est toujours nécessaire d'examiner un grand nombre d'échantillons d'une même espèce afin de la situer correctement dans le cadre du genre. Il faut que les échantillons soient adultes, qu'il y ait des individus mâles et femelles là où les sexes sont séparés, et qu'ils contiennent des œufs mûrs. Or, ces conditions sont rarement satisfaites dans les matériaux d'étude soumis au spécialiste. Le plus souvent, l'hôte n'a pas été autopsié tout de suite après la mort, il en résulte une macération partielle du parasite, macération qui a pour effet de modifier sensiblement et les dimensions et les rapports des organes internes du Ver. Dans ces conditions, nous estimons ne pouvoir nous fier qu'aux

matériaux et aux déterminations faites selon le mode ci-dessus ; de ce fait, le nombre des documents utilisables est singulièrement réduit.

Si la détermination précise du parasite est d'une importance fondamentale, il est non moins important de connaître la désignation exacte de l'hôte. On trouve encore trop fréquemment des auteurs qui se contentent d'indiquer sommairement l'hôte parasité par son nom populaire, lequel s'applique le plus souvent à plusieurs animaux distincts. Il faut également tenir compte d'une confusion d'étiquettes toujours possible, surtout lorsqu'il s'agit de collections que l'on n'a pas faites soi-même.

D'autre part, nous excluons complètement de cette étude les parasites des animaux domestiques. Ces derniers vivant presque toujours dans des conditions de promiscuité très grande, on constate fréquemment des infestations anormales et des manifestations pathologiques qui n'ont aucun rapport avec ce que l'on observe dans la nature.

Sandground (1929) a donné récemment une définition de l'hôte normal, définition que nous adoptons en la modifiant quelque peu. Il va de soi qu'elle ne peut s'appliquer qu'à l'hôte du parasite adulte, c'est-à-dire à l'hôte définitif.

L'*hôte normal* est celui chez lequel le parasite se trouve dans les meilleures conditions pour assurer son existence pendant un temps suffisamment long, lui permettant d'achever normalement sa croissance et sa reproduction. La réaction de l'organisme de l'hôte normal vis-à-vis du parasite est en général insignifiante et le plus souvent de courte durée ; il est rare qu'elle mette la vie de l'hôte en danger, du moins dans les conditions naturelles.

Nous appellerons *hôte intermédiaire normal* tout animal chez lequel la larve du parasite peut traverser la barrière qui lui est opposée par les sucs digestifs ou par les réactions humérales de l'organisme, sans modifier pour autant son développement larvaire ultérieur.

EXPOSÉ DES FAITS

Acanthocéphales.

Nous disposons de fort peu de renseignements précis quant à la spécificité des Acanthocéphales. Ce groupe de Vers, délaissé pendant longtemps par les spécialistes, subit actuellement des remaniements systématiques profonds basés sur une meilleure connaissance de l'anatomie interne. Malheureusement, les listes d'hôtes et de parasites qui ont été publiées jusqu'à présent sont copiées en grande partie des ouvrages classiques de Rudolphi et de von Linstow. Il faudrait donc examiner à nouveau tous ces matériaux avant d'accepter les indications d'hôtes. C'est ainsi qu'il nous paraît fort peu probable que le *Polymorphus boscadis*

(Schrank, 1788) dont la larve se trouve chez divers Poissons marins, ait été constaté chez la Poule et chez la Bécassine, et que le *Corynosoma strumosum* (Rudolphi, 1802) dont la larve se trouve également chez des Poissons marins, ait été signalé chez des Oiseaux aquatiques, des Pinnipèdes, des Cétacés, ainsi que chez le Chat et la Belette. Parmi les auteurs modernes, nous nous étonnons que Travassos (1926) signale la larve de *Filicollis sphaerocephalus* (Bremser, 1819), dont l'adulte vit chez des Hérons et des Mouettes, chez une Sarigue, *Didelphis aurita* Wied., sans même relever ce qu'il y a de curieux dans cette observation. De même il serait nécessaire de revoir toutes les déterminations d'Acanthocéphales d'Oiseaux publiées par Marval (1904).

Il en résulte que, dans l'état actuel de nos connaissances, il est impossible de se prononcer d'une façon précise sur l'existence d'une spécificité vis-à-vis des hôtes chez les Acanthocéphales.

Cestodes.

L'adaptation des Cestodes à leurs hôtes ne semble être reconnue, par la majorité des auteurs, que pour les seuls ténias des Oiseaux. Il nous paraît cependant possible d'étendre cette notion aux ténias des autres grands groupes de Vertébrés.

Parmi les Poissons, les Sélaciens hébergent des ténias qui ne se retrouvent chez aucun autre groupe de Vertébrés et qui leur sont absolument caractéristiques. Cependant, cette spécificité des Cestodes de Poissons pour leurs hôtes ne semble pas très marquée au premier abord, mais elle existe néanmoins à condition de ne l'appliquer qu'aux grands groupes systématiques et non à leurs subdivisions. Une Raie, par exemple, héberge des ténias nettement différents de ceux d'un Turbot, mais qui seront très voisins, sinon identiques, à ceux d'un Requin.

Il semblerait que chez les ténias des Poissons d'eau douce il soit possible d'entrevoir un degré de spécificité un peu plus élevé que chez les Sélaciens. Les Salmonidés et les Cyprinidés sont parasités par des Cestodes appartenant aux mêmes genres, mais à des espèces différentes. C'est ainsi que *Ichthyotaenia longicollis* (Zeder, 1800) n'a jamais été trouvé dans un hôte autre qu'un Salmonidé et *Ichthyotaenia torulosa* (Batsch, 1786) chez un hôte autre qu'un Cyprinidé (*fide* La Rue, 1914). Pourtant les Poissons appartenant à ces deux familles vivent dans des conditions fort semblables et disposent d'une nourriture identique, il n'y aurait donc rien d'étonnant à ce qu'une Perche s'infectât en mangeant des larves de ténias de Féra ou de Bondelle par exemple et vice versa.

Cette spécificité de groupe se retrouve encore chez les Cestodes de Reptiles ; les Sauriens, les Chéloniens, les Ophidiens et les Batraciens ont en commun un certain nombre de genres, mais chaque groupe a ses espèces distinctes.

Chez les Mammifères, nous ne connaissons aucun cas, nette-

ment démontré, où l'on ait signalé une même espèce de ténia à la fois dans deux ordres différents. Il existe un grand nombre de genres communs à plusieurs ordres, mais dont les espèces sont toujours distinctes pour chaque ordre. Nous savons cependant que l'Homme peut héberger accidentellement certains ténias de Rongeurs ou de Carnivores, mais nous persistons à considérer ces infestations comme anormales et fortuites, dues à des conditions d'hygiène déplorables, en l'absence de preuves expérimentales qui permettraient de démontrer l'existence d'espèces ou de races biologiques parmi les parasites. Il suffit de se rappeler l'exemple classique d'une espèce ou d'une race biologique, à savoir le ténia nain, *Hymenolepis nana* (v. Siebold, 1852), parasite fréquent d'enfants dans les régions chaudes du globe, et qu'il n'est pas possible de distinguer anatomiquement de *Hymenolepis fraterna* (Stiles, 1906), parasite banal des Rongeurs. Les expériences d'infestation croisée ne réussissent que très exceptionnellement et permettent de conclure à la présence de deux formes anatomiquement identiques, mais biologiquement distinctes.

Dans l'ordre des Insectivores, on constate que chaque famille paraît avoir ses ténias particuliers et qui lui sont propres. Les Cestodes des Taupes sont différents de ceux des Hérissons ou des Musaraignes. Par contre, chez les Carnivores, le Chien et le Chat ont quelques espèces en commun, il ne faut cependant pas perdre de vue qu'il s'agit d'animaux domestiqués depuis la plus haute antiquité. Il semblerait pourtant que lorsqu'on s'adresse à des Canidés ou à des Félidés sauvages, non décédés dans des jardins zoologiques, l'on retrouve cette spécificité de groupe.

Chez les Oiseaux, la spécificité des Cestodes atteint un degré très élevé. Entrevue par le Danois Krabbe vers 1869, elle a été confirmée depuis, d'une façon éclatante, par Fuhrmann en 1908. Depuis cette époque, d'innombrables travaux sont venus confirmer cette hypothèse. Dans un mémoire récent, Fuhrmann (1932) a discuté les quelques cas qui semblent aller à l'encontre de l'idée de la spécificité. Nous renvoyons à cette discussion qui semblerait démontrer que dans peu de cas, bien nets, il y ait aussi des espèces ou des races biologiques chez les ténias des Oiseaux.

La spécificité des ténias d'Oiseaux paraît d'autant plus surprenante que ces Vertébrés vivent dans des conditions de milieu parfois très semblables. Si autour d'un lac se trouvent des Canards, des Plongeurs, des Hérons, des Cormorans, des Flamants, des Poules d'eau et des Mouettes, se nourrissant tous de la même faune, cela n'empêchera pas chaque groupe d'acquérir des ténias qui lui seront propres et spécifiquement différents de ceux des autres groupes.

C'est certainement chez les Oiseaux que la spécificité des Cestodes apparaît sous sa forme la plus schématique et peut-être aussi la plus parfaite. Elle est cependant bien marquée chez les ténias des autres grands groupes de Vertébrés. Il semblerait même que

l'adaptation des Cestodes à leurs hôtes devienne de plus en plus étroite au fur et à mesure que l'hôte Vertébré s'éloigne du type primitif.

Nématodes.

La spécificité des Nématodes parasites de Vertébrés ne semble pas avoir frappé les auteurs, ni avoir fait l'objet d'une étude particulière. Il est regrettable de constater le grand nombre de spécialistes qui étudient aujourd'hui les collections de Nématodes et qui se contentent encore de décrire les Vers dans leur ordre systématique sans tâcher de les grouper par ordre systématique des hôtes. Il nous semble que ceci est une des causes principales pour laquelle la spécificité des Nématodes n'est pas apparue d'une façon bien nette.

Nous avons utilisé comme sources de renseignements les ouvrages de Yorke et Maplestone (1926), de Cram (1927) et de Törnquist (1931).

Parmi les Poissons, il semblerait, d'après Törnquist, que certaines espèces de la famille des Camallanidés soient caractéristiques de certains hôtes seulement. Par contre, l'espèce *Procamallanus spiralis* (Baylis, 1923) aurait été trouvée à la fois chez des Poissons marins et chez des Poissons d'eau douce.

Chez les Nématodes de Reptiles, on trouve que toute la famille des Diaphanocéphalidés, comprenant trois genres et de nombreuses espèces, n'est signalée que chez les Ophidiens. Par contre, certains Oxyures, comme par exemple l'espèce *Pharyngodon spinicauda* (Dujardin, 1845), se trouvent à la fois chez des Amphibiens et chez des Sauriens.

Dans l'ouvrage de Cram, contenant la description d'environ 500 espèces de Nématodes d'Oiseaux, il nous a été possible de relever à peu près quarante et un cas où une même espèce aurait été trouvée à la fois chez des Oiseaux appartenant à des ordres différents, parfois même fort éloignés zoologiquement. En examinant chacun de ces cas attentivement, nous avons pu nous convaincre que trente-cinq d'entre eux avaient été relevés dans la littérature avant 1900 et notamment dans les ouvrages anciens de Molin, Rudolphi et de Diesing. Or, les collections de ces derniers se trouvent en grande partie réunies dans les musées de Vienne et de Berlin où elles sont accessibles aux spécialistes. Tant que ces matériaux originaux n'auront pas fait l'objet d'une révision approfondie, nous nous permettons de mettre en doute la validité des faits avancés. L'expérience a démontré, du moins pour ce qui est des Cestodes et des Trématodes de ces mêmes collections, qu'il existe beaucoup d'erreurs d'étiquettes dans les flacons. Il est d'autre part évident que les critères que nous employons aujourd'hui pour distinguer les espèces entre elles sont beaucoup plus précis que ceux employés il y a plus d'un siècle.

D'ailleurs l'invraisemblance de certaines de ces trouvailles est

frappante, témoin l'espèce *Eustrongylides papillosus* (Rudolphi, 1802) qui aurait été trouvée chez le Canard, l'Oie et chez le Casse-Noix ! et dont la forme larvaire se trouverait en toute probabilité chez un Poisson. Que des groupes aussi éloignés que des Anséri-formes et des Passeriformes hébergent les mêmes parasites, cela nous paraît tout ce qu'il y a de moins probable.

Des six exceptions récentes relevées dans l'ouvrage de Cram, nous pouvons éliminer tout de suite, en vertu des raisons données plus haut, *Tetrameres confusa* (Travassos, 1919), qui aurait été trouvée chez des Poules et des Pigeons domestiques.

Microtetrameres inermis (Linstow, 1879) a été signalé plusieurs fois chez des Passereaux, mais aussi chez quelques Rapaces diurnes. Malheureusement, les documents ne nous permettent pas de préciser si les parasites trouvés chez les Rapaces ne provenaient pas de Passereaux tombés en proie à ces derniers¹.

Le cas de *Subulura similis* (Gendre, 1909) qui serait hébergé à la fois par des Strigiformes, des Coraciiformes et des Coccoyiformes a déjà été contesté par Railliet et Henry (*vide* Cram, 1927, p. 127). Il nous reste encore à discuter les trois cas suivants :

Hadjelia inermis (Gedœlst, 1919) chez les Passeriformes et les Alcyoniformes. *Hartertia obesa* (Seurat, 1915) chez les Galliformes, Charadriiformes et les Otidiformes. *Tetrameres coccinea* (Seurat, 1914) chez les Ardéiformes, Phœnicoptériformes et les Anséri-formes. Ce dernier cas nous paraît très douteux vu que le Nématode en question est fort mal connu, des exemplaires mâles n'ayant pas encore été décrits. Les deux autres cas restent sans explications en attendant que de nouvelles recherches aient été faites à leur sujet.

Nous connaissons enfin un nombre restreint de cas où une même espèce de Nématode a été signalée chez des Oiseaux appartenant à deux ordres voisins, comme par exemple les Ardéiformes et les Phalacrocoraciformes. Nous avons déjà eu l'occasion de discuter ces cas ailleurs (Baer, 1933) et n'y reviendrons pas ici.

Parmi les Nématodes parasites de Mammifères, nous rappelons l'exemple classique de l'*Ascaris lumbricoides* (Linné, 1758), qui serait à la fois parasite de l'Homme, du Porc et du Mouton. Cependant, les tentatives d'infestations croisées, expérimentales, réalisées même sur une grande échelle, ont toutes échoué jusqu'à maintenant. Nous sommes probablement ici en présence d'une espèce ou d'une race biologique et l'on ne saurait affirmer l'identité du Nématode de l'Homme avec celui du Porc ou du Mouton.

D'autre part, on sait que la Filaire de Médine, *Dracunculus medinensis* (Linné, 1758), peut être hébergée par un grand nombre de Mammifères différents et même par des Reptiles, et que la Filaire de la Martre, *Filaria martis* (Gmelin, 1790), aurait

¹ Nous avons eu récemment l'occasion de retrouver cette espèce chez une Corneille. Il semblerait que le Nématode des Passereaux soit spécifiquement distinct de celui des Rapaces.

été trouvée outre chez des Mustélinés, chez des Rongeurs hystri-comorphes. Il ne faut cependant pas perdre de vue qu'il s'agit ici de parasites que nous qualifierons de « somatiques », par opposition aux parasites intestinaux. A l'heure qu'il est, nous ne possédons pas de renseignements précis au sujet de la spécificité éventuelle de ces parasites « somatiques », car leur étude zoologique est encore loin d'être terminée et réservera probablement des surprises aux spécialistes.

La Trichine, *Trichinella spiralis* (Owen, 1835), signalée également chez un grand nombre de Mammifères, rentre aussi dans ce groupe puisque la femelle pénètre dans la paroi intestinale pour décharger ses embryons dans les vaisseaux lymphatiques. Il en est de même du Strongle géant, *Diectophyme renale* (Goeze, 1782) qui vit normalement dans le rein d'un grand nombre de Mammifères piscivores, principalement des Carnassiers.

Nous connaissons aujourd'hui plus de deux mille espèces distinctes de Nématodes parasites de Vertébrés, aussi nous sentons-nous autorisé à dire, les quelques rares exceptions signalées plus haut mises à part, qu'il existe une spécificité bien marquée des parasites à l'égard de leurs hôtes. Il est possible que l'avenir nous permette de démontrer que certaines de ces exceptions ne sont qu'apparentes et qu'il s'agit en réalité de races ou d'espèces biologiques différentes, quoique semblables morphologiquement. Il nous semble qu'on ne peut plus nier l'existence d'une adaptation étroite des Nématodes parasites à leurs hôtes Vertébrés. Cette adaptation de groupe, telle que nous l'avons définie pour les Cestodes, paraîtrait cependant moins parfaite que chez ces derniers.

Trématodes.

On comprend actuellement sous le titre général de Trématodes deux sous-classes fort différentes, les Trématodes monogénétiques, dont le développement se fait directement sans le secours d'hôtes intermédiaires, et les Trématodes digénétiques dont le cycle évolutif nécessite toujours la présence de diverses formes larvaires.

En nous basant sur nos recherches relatives aux Temnocéphales, nous avons proposé, il y a quelques années (Baer, 1931) d'élever ces deux sous-classes au rang de classes, les *Polystomoidea* contenant les Trématodes monogénétiques, presque exclusivement ectoparasites sur les branchies de divers Poissons et exceptionnellement dans la vessie urinaire de Batraciens, et les *Trematoidea*, ou Trématodes digénétiques, toujours endoparasites. Nous considérerons donc ces deux classes séparément dans la suite.

Il semblerait, *à priori*, que des parasites vivant à la surface des branchies de l'hôte et se développant sans métamorphoses, doivent montrer une plus grande spécificité que des parasites

dont le développement nécessite le passage par plusieurs hôtes intermédiaires, provoquant ainsi une dissémination des germes. Les renseignements qu'il est possible de tirer de la bibliographie démontrent en effet l'existence d'une spécificité bien marquée. Les genres *Nitzschia* Baer 1826 et *Diclibothrium* Leuckart 1836, par exemple, ne se rencontrent que chez les Esturgeons, plusieurs genres sont absolument caractéristiques des Sélaciens et il semblerait même, d'après Bychowsky (1933) que certains genres seraient caractéristiques pour des familles de Poissons bien déterminées. Ainsi, les espèces du genre *Discocotyle* Diesing 1850 ne se rencontrent que chez les Salmonidés ; celles du genre *Mazocraes* Hermann 1782 que chez les Clupéidés. Le genre *Tetraonchus* Diesing 1858 n'a été signalé que chez les Esocidés et le genre *Dactylogyrus* Diesing 1850 que chez les Cyprinidés. Les espèces de ce dernier genre semblent d'ailleurs très fortement adaptées à leurs hôtes d'après les recherches de Bychowsky (1933).

Le peu de renseignements dont nous disposons au sujet des *Polystomoidea* ne nous permet pas de tirer des conclusions ; il semblerait cependant que les représentants de ce groupe montrasent un certain degré de spécificité bien marqué vis-à-vis de leurs hôtes.

En ce qui concerne les documents relatifs aux *Trematoidea*, c'est-à-dire les Trématodes digénétiques, les opinions des nombreux auteurs sont malheureusement contradictoires, ce qui provient sans doute du fait que ces Vers sont très difficiles à déterminer avec précision. Certains auteurs, tels que Looss (1896) et Ciurea (1924), n'admettent pas qu'une même espèce de Trématode puisse se trouver à la fois chez les Oiseaux et chez les Mammifères, même s'il n'existe pas de différences morphologiques entre les individus. C'est ainsi que l'espèce *Opisthorchis geminum* (Looss, 1896), parasite d'Oiseaux rapaces de l'Egypte, ne peut être distinguée morphologiquement de l'espèce *Opisthorchis felinus* (Rivolta, 1884), parasite de Carnivores et de l'Homme en Europe. Cependant, cette espèce ne se trouve jamais chez les Carnivores égyptiens, ni la première chez les Rapaces européens. Il nous paraît d'autre part impossible qu'un Trématode dont l'évolution se fait dans l'eau douce puisse se trouver, à l'état adulte, chez un animal marin. Aussi sommes-nous persuadé que *Fasciola hepatica* (Linné, 1758) n'a jamais été trouvé chez une Baleine !

Chez les Poissons, les Trématodes des Sélaciens sont distincts de ceux des Téléostéens et il n'y a pas de genres ni d'espèces qui soient communs aux deux groupes.

Chez les Oiseaux, par contre, il existe de nombreux exemples où une même espèce se trouve à la fois chez plusieurs ordres différents. C'est ainsi que *Haplorchis pumilio* Looss, 1899, se trouve et chez les Péléciformes et chez les Accipitriformes. Mais c'est sans doute dans la famille des Hétérophidés que se trouve le

plus grand nombre de cas. Par exemple, *Cryptocotyle lingua* (Creplin, 1825) a été trouvé spontanément ou obtenu expérimentalement chez quatre ordres d'Oiseaux et chez trois ordres de Mammifères ! *Metagonimus romanicus* Ciurea, 1924, a été signalé chez le Chien, le Chat, le Porc et le Pélican.

Le Trématode *Prosthogonimus ovatus* (Rudolphi, 1803) a été trouvé chez des Passériformes, Accipitriformes, Galliformes, Lariformes, Ralliformes, Colymbiformes et Strigiformes et les espèces *Catatropis verrucosa* (Fröhlich, 1789) et *Notocotylus attenuatus* (Rudolphi, 1809) chez des Ansériformes, des Charadriiformes et des Ralliformes. Il est vrai que ces trois dernières espèces vivent normalement dans les caecums et dans le cloaque de l'hôte, localisation nettement différente de l'intestin au point de vue physiologique.

Il semblerait que les Echinostomes soient un peu mieux adaptés à leurs hôtes, car nous avons tenté plusieurs fois, mais toujours en vain, l'infestation de Canards avec des Métacercaires d'Echinostomes de Ralliformes.

Les Trématodes de Mammifères paraissent un peu mieux adaptés à leurs hôtes, mais nous ne pouvons actuellement tirer de conclusions, car les documents dont nous disposons sont encore trop insuffisants. Il manque notamment, dans la grande majorité des cas, la preuve expérimentale qu'un Trématode donné peut réellement se développer normalement chez des hôtes très différents. Cela semble être le cas chez *Cryptocotyle lingua* (Creplin, 1825), d'après les recherches de Stunkard (1930) et peut-être aussi chez certaines espèces de la même famille. Cependant, d'après ce que nous savons aujourd'hui des Trématodes digénétiques, il n'est pas possible de dire que leur adaptation à l'hôte soit grande ; on n'observe qu'exceptionnellement un degré élevé de spécificité.

Formes larvaires.

L'étude de la spécificité des formes larvaires des Helminthes rencontre des difficultés considérables vu la carence des matériaux. D'autre part, certaines formes larvaires ont le pouvoir de se réencapsuler dans des hôtes différents des hôtes intermédiaires habituels. Nous avons démontré expérimentalement, en collaboration avec Ch. Joyeux, que certaines larves plérocercoides de Bothriocéphales ont le pouvoir de se réencapsuler chez un grand nombre d'hôtes. Il en est de même, d'après nos recherches récentes (Joyeux et Baer, 1933), pour les larves *Tetrathyridium* de *Mesocostoides ambiguus* Vaillant, 1863. Ces dernières, arrivées dans l'intestin de l'hôte définitif, le Chat, ont le pouvoir d'y devenir adultes ou de traverser la paroi du tube digestif pour se réencapsuler à nouveau dans le mésentère. Il y a là un phénomène biologique curieux et encore non expliqué. Nous avons également démontré le pouvoir de réencapsulement des larves de

Diplopylidium acanthotetra (Parona, 1887) chez un Lézard, *Lacerta muralis* Laur. Ce pouvoir de réencapsulement semble d'ailleurs plus répandu parmi les Cestodes qu'on ne le croit habituellement. Nous sommes persuadé que les larves de Tétrarhynques ont également ce pouvoir, témoin la présence de la larve de *Grillotia erinacea* (v. Beneden, 1858) chez une Lotte du lac de Morat, laquelle avait vraisemblablement mangé le cadavre d'un Poisson migrateur qui s'était contaminé en avalant des Crustacés marins infestés. C'est également à un réencapsulement que nous attribuons la présence de la larve de l'Acanthocéphale, *Fillicollis sphaerocephalus* (Bremser, 1819) chez une Sarigue (voir plus haut).

Comme la grande majorité des Nématodes ayant une importance économique a un cycle évolutif dans lequel n'entrent pas d'hôtes intermédiaires, il s'ensuit que nous ne possédons pas beaucoup de documents au sujet de la spécificité éventuelle des formes larvaires des Nématodes.

Chez les Cestodes larvaires, la spécificité ne semble pas exister dans la nature, cependant on la constate continuellement dans l'expérimentation; elle est alors due, en toute probabilité, à des erreurs et en particulier au fait que l'organisme de l'hôte intermédiaire expérimental souffre des conditions de captivité.

Chez les Trématodes, qui évoluent tous, au début du moins, chez les Mollusques, il semblerait qu'il y ait plusieurs exemples d'une spécificité nette vis-à-vis des hôtes. C'est ainsi que Dubois (1929) a pu démontrer que la Bithynie, *Bithynia tentaculata* (L.) héberge douze espèces de cercaires différentes et qui lui sont absolument propres. D'autre part, cet auteur a disséqué un total de 2400 Mollusques divers dont 691 hébergeaient des cercaires, et cette étude lui a permis de conclure qu'il existe une spécificité vis-à-vis des hôtes; elle n'est pas toujours absolue, mais elle existe dans plus de la moitié des cas. Il est curieux de constater, d'après ce qui précède, que ce sont les Vers adultes les moins spécifiques (Trématodes) qui semblent avoir les larves les plus spécifiques.

HYPOTHÈSES SUR L'ANCIENNETÉ DES HELMINTHES

Avant de chercher à tirer des conclusions des documents ci-dessus, il nous paraît intéressant et utile d'établir la répartition des divers genres d'Helminthes chez les principaux ordres de Vertébrés. Cette véritable tâche d'Hercule ne devient possible qu'à condition de se fixer des limites nettes, car le nombre des genres s'accroît continuellement à raison d'environ cinquante nouveaux genres par an !

Nous nous sommes donc arrêté aux ouvrages suivants : Pour les Acanthocéphales, la liste fournie par Van Cleave (1923); pour

les Cestodes, les deux ouvrages de Fuhrmann (1931 et 1932); pour les Trématodes également, l'ouvrage de Fuhrmann (1928), et pour les Nématodes, les ouvrages de Yorke et Maplestone (1926) et de Cram (1927). Nous trouvons ainsi les chiffres globaux suivants : 43 genres d'Acanthocéphales, 256 genres de Cestodes, 295 genres de Nématodes, 418 genres de Trématodes digénétiques et 60 genres de Trématodes monogénétiques. Afin de rendre ces chiffres comparables, nous avons établi le pourcentage de la répartition de ces nombreux genres chez les grands ordres de Vertébrés.

Chez les Poissons, nous étudions séparément les Sélaciens et les Téléostéens; nous avons par contre réuni sous le nom de Reptiles : les Sauriens, Chéloniens, Ophidiens et Amphibiens. Les chiffres ainsi obtenus sont réunis dans le tableau ci-contre. Son examen nous permet de conclure que chaque groupe d'Helminthes a une répartition qui lui est propre dans les différents ordres de Vertébrés. Nous voyons ainsi que le plus grand nombre de genres d'Acanthocéphales est hébergé par les Poissons téléostéens, celui des Cestodes par les Oiseaux, celui des Nématodes par les Mammifères, celui des Trématodes digénétiques par les Poissons téléostéens et celui des Trématodes monogénétiques également par les Poissons téléostéens. Nous constatons, d'autre part, l'absence d'Acanthocéphales chez les Sélaciens ainsi que celle des *Polystomoidea* chez les Oiseaux et les Mammifères. Nous avons transcrit ce tableau d'une façon graphique qui permet de saisir rapidement la répartition des divers genres d'Helminthes chez leurs hôtes Vertébrés.

La grande majorité des auteurs qui se sont occupés du problème compliqué de l'origine des formes parasites sont d'accord pour admettre que si on trouve aujourd'hui des parasites identiques ou très voisins chez des hôtes actuellement fort éloignés géographiquement, cela tient à ce que les ancêtres de ces parasites se trouvaient déjà chez les ancêtres des hôtes actuels et qu'ils se seraient adaptés à leurs descendants.

Si on accepte ce postulat, il serait logique d'en déduire que les parasites les plus anciens et les plus primitifs se trouvent chez les Vertébrés inférieurs, c'est-à-dire primitifs. Cette hypothèse a été utilisée par Fuhrmann (1931) dans son ouvrage général sur les Cestodes; il a démontré qu'effectivement les Cestodes de Sélaciens sont des ténias dont l'anatomie doit être considérée comme étant la plus primitive parmi les formes connues actuellement, et qu'il est possible d'en faire dériver les Cestodes des autres grands groupes de Vertébrés. L'examen du tableau I montre que c'est chez les Oiseaux que l'on trouve la plus forte proportion de genres différents de Cestodes. Il n'y a rien d'étonnant à cela lorsqu'on songe au nombre très élevé de genres d'Oiseaux actuels, comparé aux restes fossiles de leurs ancêtres. Il semble y avoir eu, à un moment donné, une véritable explosion de formes nouvelles, nées probablement par mutations successives. Ces dernières ont mo-

	Sélaciens	Téléostéens	Reptiles	Oiseaux	Mammifères
Echinorhynchoidea	0	35	4,7	34	25,6
Cestoidea	22	16	3,5	38	20,7
Nematoidea	1,3	6	18	20	54
Trematoidea	0,7	31	22	30	16,7
Polystomoidea	28	66	5	0	0

Tableau I. Les chiffres indiquent, en pour cent, le nombre des genres dans chaque groupe de Vertébrés.



Tableau II. Représentation graphique du tableau précédent. M, mammifères; O, oiseaux; R, reptiles; T, poissons téléostéens; S, poissons sélaciens. N, nématodes; E, acanthocéphales; C, cestodes; T, trématodes digénétiques; P, trématodes monogénétiques.

difié non seulement les caractères morphologiques, mais aussi les caractères physiologiques des Oiseaux. Il en est résulté que le milieu intestinal a dû, lui aussi, subir l'action de ces mutations et que, par conséquent, les Cestodes qui s'y trouvaient y ont également participé. Nous pouvons alors envisager deux possibilités. La mutation ne modifie que les caractères morphologiques; il s'ensuit que le milieu intestinal ne changera pas et que la faune helminthologique ne sera pas affectée. C'est ainsi que nous expliquons la présence d'une même espèce de Cestode chez des genres d'Oiseaux différents, mais appartenant à un même ordre. La mutation ne modifie pas seulement les caractères morphologiques, mais aussi les caractères physiologiques; il s'ensuit que le parasite en est affecté; il lui reste alors deux possibilités, ou bien il s'adapte en subissant des modifications, ou bien il est éliminé. En effet, imaginons une mutation profonde qui nécessite, au point de vue systématique, la création d'un nouvel ordre d'Oiseaux, le ténia s'adapte en se modifiant et nous obtenons une nouvelle espèce. D'autre part, la modification du milieu intestinal peut être telle qu'elle provoque une mutation chez le Cestode, mutation qui aurait pour résultat l'apparition d'un nouveau genre. Dans chaque mutation profonde de l'hôte, nous savons que le parasite est influencé, car on ne saurait trouver la même espèce de Cestode chez deux ordres d'Oiseaux différents.

Le vaste groupe des Mammifères ne semble pas avoir pris naissance d'une façon aussi explosive que celui des Oiseaux. Les documents paléontologiques paraissent démontrer l'existence d'une évolution graduelle, accompagnée parfois de petites mutations. Cette évolution lente explique peut-être pourquoi les genres de Cestodes de Mammifères sont beaucoup moins nombreux que ceux des Oiseaux. On trouve une beaucoup moins grande fantaisie dans les caractères génériques et souvent même il est très malaisé de distinguer les espèces entre elles, surtout lorsqu'il s'agit de ténias dépourvus de crochets et n'ayant que des organes mous.

Chez les Poissons téléostéens, la majorité des genres se trouve chez les Poissons d'eau douce. Ceci est particulièrement vrai pour la presque totalité des genres du sous-ordre des Pseudophyllidés, lequel semble d'ailleurs avoir pris naissance chez les Poissons d'eau douce et être devenu secondairement marin, introduit en toute probabilité par l'intermédiaire des Poissons migrants. Zschokke et Heitz ont étudié la faune parasitaire des Poissons migrants et plus particulièrement celle du Saumon. Ils déduisent de leurs recherches que les Saumons qui quittent la mer pour aller frayer dans l'eau douce perdent leurs parasites au fur et à mesure qu'ils s'éloignent de la mer. Par contre, les Poissons catadromes qui quittent les eaux douces pour aller frayer dans la mer ne semblent pas perdre leurs parasites.

Malheureusement, si les faits se présentent ainsi en apparence, l'explication est au fond tout autre. Le Saumon qui remonte dans

les fleuves pour frayer ne se nourrit plus, mais vit de ses réserves; or, c'est un fait bien observé que le jeûne provoque chez un animal l'élimination des parasites intestinaux, ce qui expliquerait la diminution progressive du nombre de ténias au fur et à mesure que le Poisson s'éloigne de la mer. D'autre part, le Cestode en question, *Eubothrium crassum* (Bloch, 1779), par son évolution même, est un parasite typique de Poissons d'eau douce, comme le témoigne sa présence chez des Saumons de lacs fermés, c'est-à-dire ne communiquant pas avec la mer. C'est pour ces raisons que nous admettons que les ancêtres des Pseudophyllidés, parasites de Poissons marins, ont probablement été introduits dans la mer par des Poissons migrants catadromes.

Chez les Nématodes, l'hypothèse sur l'ancienneté des formes parasites ne semble pas pouvoir être appliquée, car comme le démontrent nos tableaux, il n'existe chez les Sélaciens que quelques rares genres, qui n'ont d'ailleurs rien d'un Nématode primitif.

La plupart des auteurs admettent aujourd'hui que les Nématodes parasites actuels sont issus de formes libres, terrestres ou aquatiques. Baylis et Daubney (1926) envisagent même la possibilité de plusieurs souches différentes qui seraient apparues à des époques lointaines et qui auraient donné naissance aux formes parasites actuelles.

On connaît aujourd'hui dans le vaste groupe des Oxyures, par exemple, des formes libres, terrestres; des formes parasites d'Insectes et des formes parasites de Vertébrés, principalement de Mammifères et de Reptiles. Il n'y a pas d'Oxyures chez les Sélaciens et ils sont à peine représentés chez les Téléostéens. Parmi les Reptiles, on trouve des genres qui sont communs aux Tortues d'eau douce et aux Tortues marines; or, on sait aujourd'hui que les Tortues marines dérivent de formes dulçaquatiques. Malheureusement, nous ne possédons pas encore de renseignements aussi précis sur les autres groupes de Nématodes parasites, mais si l'on considère les Oxyures comme étant les Nématodes parasites les plus primitifs et en tenant compte de ce que nous avons déduit pour les Cestodes, on peut très bien admettre que les Nématodes actuels sont issus de formes terrestres libres, devenues parasites et émigrées secondairement dans les milieux marin et dulçaquatique; cela expliquerait le nombre réduit de genres chez les Poissons en général et chez les Sélaciens en particulier et serait en harmonie avec l'hypothèse qui voudrait que les Nématodes actuels ne soient que des Insectes dégénérés du groupe des Diptères.

Les quelques documents que nous avons pu réunir au sujet des Acanthocéphales ne nous permettent malheureusement pas de tirer des conclusions autres que d'un ordre tout à fait général. Il faut cependant faire ressortir l'absence complète d'Acanthocéphales chez les Sélaciens, ce qui semblerait peut-être parler en faveur d'une origine terrestre ou dulçaquatique de ce groupe de parasites.

En ce qui concerne les Trématodes, on voit, d'après nos tableaux, que les *Polystomoidea* ou Trématodes monogénétiques sont représentés par un maximum de genres chez les Poissons téléostéens et qu'ils font complètement défaut chez les Oiseaux et chez les Mammifères. L'origine marine de ce groupe ne semble pas faire de doute, car aujourd'hui la très grande majorité des genres se trouve encore chez des Poissons marins sélaciens et téléostéens. D'autre part, nous avons vu que ce groupe paraît présenter une assez grande spécificité vis-à-vis de ses hôtes, ce qui, selon nous, semble parler en faveur d'un groupe fort ancien. Cette supposition est encore légitimée par le fait que, dans l'eau douce, les Trématodes monogénétiques se fixent dans la majorité des cas sur les branchies de Cyprinidés, groupe fort ancien de Poissons d'eau douce. La présence de ces parasites dans la vessie urinaire de Batraciens s'explique par une adaptation fortuite à un nouveau mode de vie, car les larves vivent sur les branchies des Têtards pour ne s'introduire dans le tube digestif qu'au moment de la résorption de ces dernières.

La plupart des auteurs admettent maintenant l'origine polyphylétique des Trématodes digénétiques, mais ils ne peuvent se mettre d'accord sur les rapports qui doivent exister entre les nombreux genres et les familles. Il semblerait que le phénomène de convergence joue un rôle considérable dans la disparition de certains organes et en particulier de l'acétabulum. L'étude des formes larvaires, et en particulier celle des cercaires, permet d'envisager l'existence d'un certain nombre de souches distinctes. C'est ainsi que l'analyse des formes larvaires de l'ancien groupe des Monostomes a mis en évidence le fait que ce groupe est en réalité très hétéroclite et que la ventouse ventrale subit des réductions considérables, identiques pour des formes phylogénétiquement distinctes. C'est pour cette même raison que les Trématodes sanguicoles ne sont pas nécessairement issus d'une souche commune, comme le voudraient certains auteurs, puisque ce groupe a deux types distincts de formes larvaires.

L'origine polyphylétique des Trématodes digénétiques ainsi que le faible degré de spécificité de leurs formes adultes semblent plaider en faveur d'une origine relativement récente, d'autant plus que les quelques rares genres signalés chez les Sélaciens appartiennent à une famille dont les autres représentants vivent en grande partie chez des Poissons migrateurs et en particulier chez les Salmonidés. D'autre part, les Sélaciens, hôtes de ces Trématodes, sont rattachés aux formes vivant près des côtes et dans les estuaires, ce qui pourrait expliquer leur contamination par les Poissons migrateurs.

CONCLUSIONS

L'exposé quelque peu sommaire que nous venons de faire de la question de la spécificité chez les Helminthes nous permettra cependant d'entrevoir certains des problèmes qui en dépendent.

Il est possible d'envisager l'âge géologique d'un certain nombre de Vers parasites comme par exemple celui des Cestodes du genre *Houttuynia* Fuhrmann, 1920. Ce genre ne se trouve que chez les Autruches du sud de l'Afrique et chez les Nandous de l'Amérique du sud. Cependant, l'espèce sud-américaine ne présente pas suffisamment de caractères pour la différencier nettement de l'espèce africaine; c'est d'ailleurs pour cela que nous l'avons réduite autrefois au rang de sous-espèce. Or, pour que des Oiseaux coureurs, actuellement très éloignés géographiquement, aient le même parasite, il faut admettre que ce dernier, ou peut-être sa forme primitive, ait été hébergé par les ancêtres communs des hôtes actuels avant que l'Amérique du sud ne soit séparée de l'Afrique. Or, nous savons que, d'après Wegener (1924), l'Amérique du sud s'est définitivement détachée du continent africain à l'époque crétacée; il faudrait donc admettre que les formes primitives de Cestodes qui ont donné naissance au genre *Houttuynia* remontassent jusqu'à cette période géologique correspondant à la fin de l'ère secondaire. D'autre part, les Trématodes et Nématodes hébergés par les Autruches et les Nandous sont nettement différents, et ne permettent pas d'envisager la possibilité d'une origine commune. Leur apparition chez ces Oiseaux s'est donc faite après que la séparation des deux continents ait eu lieu, c'est-à-dire à une période plus récente. Ce cas vient ainsi appuyer notre hypothèse sur une plus grande ancienneté des Cestodes.

Nous ne voulons pas insister ici sur l'utilisation éventuelle des parasites dans l'étude des relations des hôtes entre eux. Rappelons seulement que Metcalf (1921) a utilisé ses recherches sur le groupe des Opalines, infusoires ciliés parasites d'Amphibiens, pour établir la phylogénie et l'âge géologique de ce groupe de Vertébrés. La connaissance des Helminthes parasites peut également servir à élucider des problèmes biologiques obscurs. Nous ne voulons citer qu'un seul de ces problèmes qui nous paraît d'un grand intérêt, à la fois biologique et géologique, nous voulons parler du problème de la migration des Anguilles.

On sait, en effet, aujourd'hui, grâce aux patientes recherches de Joh. Schmidt, que les Anguilles d'Europe effectuent des migrations considérables pour aller pondre dans le voisinage de la mer des Sargasses, et que les Anguilles de l'Amérique orientale viennent également pondre dans une région avoisinante de la première. Cependant, le mystère le plus absolu plane sur le sort ultérieur des Anguilles qui ont effectué leur ponte; elles semblent disparaître à tout jamais dans les profondeurs de la mer, tandis que leur progéniture se dirige vers les côtes continentales pour

remonter les fleuves. De nombreuses hypothèses ont cherché à expliquer cette migration extraordinaire, et l'on a invoqué un mystérieux instinct qui se transmettrait d'une génération à l'autre. Cependant, cette hypothèse paraît tout à fait fantaisiste, à moins d'admettre l'existence antérieure d'une mer intérieure qui occupait l'emplacement approximatif de la mer des Sargasses actuelle. Or, la théorie de Wegener admet la présence d'une mer intérieure à cet emplacement, avant que l'Amérique du nord n'ait commencé à dériver vers l'occident.

D'autre part, les Anguilles d'Europe constituent actuellement une espèce distincte des Anguilles des côtes orientales de l'Amérique du nord ; cependant les deux espèces hébergent en commun deux Cestodes, à savoir : *Bothriocephalus claviceps* (Goeze, 1782) et *Ichthyotaenia macrocephala* (Creplin, 1825). La première de ces deux espèces appartient à un genre dont les représentants se trouvent essentiellement chez des Poissons marins et la deuxième à un genre hébergé par des Poissons d'eau douce. Il est impossible d'admettre ici qu'il y ait eu une évolution parallèle qui aurait abouti à la formation de deux espèces identiques, il ne peut donc être question que d'une origine commune. Il faudrait donc admettre que les Anguilles primitives aient hébergé les parasites actuels ou du moins leurs ancêtres ; mais alors comment expliquer la présence de parasites marins chez des Anguilles vivant dans l'eau douce où elles sont arrivées à un stade trop jeune pour pouvoir s'infester avec des parasites marins ? Le problème demeure insoluble pour le moment, car on ne peut admettre que les Anguilles adultes remontent les fleuves après avoir frayé, puisque c'est contraire à tout ce que nous savons de leur biologie.

Parmi toutes les hypothèses concernant la spécificité des Vers parasites, certaines auront besoin de nouvelles vérifications, d'autres devront probablement être modifiées ; il reste cependant un fait certain, c'est que *la faune helminthologique d'un Vertébré n'est pas seulement conditionnée par le milieu dans lequel il vit, comme on a voulu le prétendre jusqu'à présent, mais encore par ses propres affinités zoologiques.*

BIBLIOGRAPHIE

1931. BAER, Jean-G. Etude monographique du groupe des Temnocéphales. *Bull. biol. France et Belgique*, 65, p. 1-57, 3 fig., pl. I-V.
1933. — Note sur un nouveau Trématode, *Clinostomum lophophallum* sp. nov. avec quelques considérations sur la famille des Clinostomidae. *Rev. suisse Zool.*, 40, p. 317-342, 3 fig.
1926. BAYLIS, H.-A. & DAUBNEY, R. A Synopsis of the families and genera of Nematoda. *British Museum*, 277 p.
1933. BYCHOWSKY, B. Die Bedeutung der monogenetischen Trematoden für die Erforschung der systematischen Beziehungen der Karpfenfische. *Zool. Anz.*, 102, p. 243-251.
1924. CIUREA, J. Hétérophyidés de la faune parasitaire de Roumanie. *Parasitology*, 16, p. 1-21, pl. I-V.
1927. CRAM, E.-B. Bird parasites of the Nematode sub-orders Strongylata, Ascaridata and Spirurata. *Bull. U. S. nat. mus.*, n° 140, 465 p., 444 fig.
1929. DUBOIS, G. Les Cercaires de la région de Neuchâtel. *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.*, 53, p. 1-177, 8 fig., pl. I-XVII.
- 1928-1931. FUHRMANN, O. Trematoidea und Cestoidea. *Kückenthal's Handb. Zool.*, 2 (2), p. 1-416, 435 fig.
1932. — Les Ténias des Oiseaux. *Mém. Université Neuchâtel*, 8, 381 p., 147 fig.
1933. JOYEUX, Ch. & BAER, Jean-G. Le réencapsulement de quelques larves de Cestodes. *C. R. Ac. Sc.*, Paris, 197, p. 493-495.
1914. LARUE, G.-R. A revision of the Cestode family Proteocephalidae. III. *Biol. Monogr.*, 12, n° 13.
1896. LOOSS, A. Recherches sur la faune parasitaire de l'Egypte. I. *Mém. Inst. égypt.*, 3, p. 12-252, 193 fig., pl. XXIV-XXXII.
1904. MARVAL, L. DE. Monographie des Acanthocéphales d'Oiseaux. *Rev. suisse Zool.*, 13, p. 195-387, pl. I-IV.
1921. METCALF, M. The geographical distribution of the Anura and their Opalinid parasites. *Anatom. Rec.*, 20.
1923. NICOLL, W. A reference list of the Trematode parasites of British Birds. *Parasitology*, 15, p. 151-202.
1929. SANDGROUND, J.-H. A consideration of the relation of host specificity of Helminths and other metazoan parasites to the phenomena of age resistance and acquired immunity. *Parasitology*, 21, p. 227-255.

1930. STUNKARD, H.-W. The life-history of *Cryptocotyle lingua* (Creplin) with notes on the physiology of the metacercariae. *Journ. Morph. & Physiol.*, 50, p. 143-191, pl. I-IV.
1931. TÖRNQUIST, N. Die Nematodenfamilien Cucullanidae und Camallanidae. *Göteb. Kungl. Vetensk. Handlg.*, sér. B, 2, p. 1-441. 14 fig., pl. I-XVII.
1926. TRAVASSOS, L. Revisao dos Acanthocephalos brasileiros. II. *Mém. Inst. Osw. Cruz*, 19, p. 31-125, pl. III-XXVI.
1923. VAN-CLEAVE, H.-J. A key to the genera of Acanthocephala. *Trans. Am. Micr. Soc.*, 42, p. 184-191, 1 fig.
1924. WEGENER, A. La Genèse des continents et des océans. Paris, A. Blanchard.
1926. YORKE, W. & MAPLESTONE, P.-A. The Nematode parasites of Vertebrates. London, J. & A. Churchill.

Manuscrit reçu le 13 novembre 1933.

Dernières épreuves corrigées le 11 mars 1934.
