Zeitschrift: Bulletin de la Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles
Herausgeber: Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles
Band: 76 (1953)

Artikel: Quelques particularités du cycle évolutif de Opisthioglyphe ranae (Fröhlich, 1791) (Trematoda : Plagiorchidae)
Autor: Joyeux, Ch. / Baer, Jean G.
DOI: https://doi.org/10.5169/seals-88831

Nutzungsbedingungen
Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Siehe Rechtliche Hinweise.

Conditions d'utilisation
L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. Voir Informations légales.

Terms of use
The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. See Legal notice.

Download PDF: 29.11.2024

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

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

QUELQUES PARTICULARITÉS DU CYCLE ÉVOLUTIF DE *OPISTHIOGLYPHE RANAE* (FRÖHLICH, 1791) *(TREMATODA : PLAGIORCHIDAE)*

par

CH. JOYEUX ET JEAN G. BAER

AVEC 3 FIGURES

Opisthioglyphe ranae (Fröhlich, 1791) et *O. rastellus* (Olsson, 1876), vivant à l'état adulte dans l'intestin des Amphibiens, sont des espèces extrêmement voisines par leur morphologie et leur comportement biologique. Ainsi qu'on peut le constater en consultant les tableaux de diagnose établis par plusieurs auteurs, notamment TRAVASSOS (1930) et nous-mêmes (1927), la seule différence importante réside dans la situation de la poche du cirre. Chez *O. ranae* elle est courte, placée en avant de la ventouse ventrale ou atteignant à peine son bord antérieur. Chez *O. rastellus*, elle est longue et contourne cette ventouse, son extrémité proximale se trouvant en arrière d'elle. Les autres caractères distinctifs invoqués pour séparer les deux espèces ont été discutés par l'un de nous (BAER, 1943).

Le cycle évolutif de ces Trématodes est analogue, au moins d'après ce que nous en savons jusqu'à présent. Celui de *O. ranae*, fragmentairement découvert par plusieurs auteurs anciens, a été définitivement élucidé par SINITZIN (1905-1907) ; celui de *O. rastellus* a été vu par nous-mêmes (1927). On en trouvera les détails dans la mise au point de BRUMPT (1944-1945) pour *O. ranae* ; dans notre travail pour *O. rastellus*. On peut les schématiser rapidement tous deux en quelques mots : œufs éliminés dans les selles de l'Amphibien ; segmentation, formation et éclosion du miracidium en milieu aquatique ; pénétration du miracidium chez des Mollusques appartenant au groupe des Limnées ; formation chez celles-ci de sporocystes et de cercaires armées d'un stylet ; pénétration de ces cercaires chez des têtards d'Amphibiens ; adultes dans l'intestin des Amphibiens. Ce résumé très sommaire suffit pour comprendre les faits que nous allons exposer.

O. ranae et *O. rastellus* sont communs en France. Cependant leur répartition n'est pas homogène ; suivant les endroits on rencontre l'un ou l'autre. Dans la région parisienne : Vincennes, Meudon (1925-1930) ;

dans l'Oise : Savigny (1924) ; dans le Calvados : Villers-sur-Mer (1926-1929) ; dans le Finistère : Roscoff (1909), nous avons récolté exclusivement *O. rastellus*. Dans les Bouches-du-Rhône : Camargue (1930-1939) ; dans l'Allier : région de Gannat (1944-1952), nous avons trouvé seulement *O. ranae*. Nous croyons utile d'indiquer les époques de nos récoltes ; plusieurs sont déjà anciennes et le parasitisme a pu être modifié dans la suite.

Nous suivons depuis plusieurs années le cycle évolutif de *O. ranae* dans la région de Gannat (Allier). Ce Trématode n'évolue pas dans tous les gîtes où il semblerait pourtant capable d'accomplir son développement ; dans certains il est abondant, dans d'autres on ne le trouve pas ou bien il est très rare. Nous avons cru pouvoir profiter du matériel se trouvant à notre disposition pour préciser quelques points du cycle vital, déjà bien connu dans son ensemble.

COMPORTEMENT DES FORMES LARVAIRES CHEZ LES MOLLUSQUES

Nous avons particulièrement observé le parasitisme dans une très petite collection d'eau, irrégulièrement ovalaire, mesurant 4 m sur 2 m. Elle est située dans un jardin, d'accès facile, alimenté par une source de faible importance, qui ne tarit jamais. Les hôtes se trouvent donc confinés dans un espace étroit. Nous n'y avons observé jusqu'à présent que les formes larvaires d'*O. ranae* et, pendant quelques mois, des cercaires monostomes du groupe Cyclocoelidé, maintenant disparues. Nous pensons que ces observations, suivies dans la nature pendant plusieurs années (1948 à 1952 inclus), se rapprochent plus de la réalité que des expériences de laboratoire.

Les Mollusques du groupe limnées rencontrées dans notre gîte sont *Limnaea ovata* Drap. et *L. palustris* Müll., vivant en promiscuité et se reproduisant sur place. Des examens régulièrement pratiqués de mars à décembre permettent de constater l'augmentation de l'indice parasitaire pendant la saison chaude. Au début du printemps, on trouve chez les Mollusques âgés des sporocystes et cercaires datant de l'année précédente, ayant passé l'hiver chez leurs hôtes enfouis dans la vase, au moins pendant les périodes de grands froids. Les jeunes Mollusques éclos à la fin de l'automne précédent sont rarement parasités [1]. A ce moment, la plupart des Amphibiens sont encore en hibernation et absents de notre gîte. Lorsqu'ils font leur apparition, le cycle commence à s'accomplir plus activement. L'indice parasitaire s'élève au cours de l'été et atteint son maximum en fin d'automne, quand les Amphibiens se préparent à hiberner. La proportion de Mollusques porteurs de formes larvaires varie naturellement suivant la quantité et l'intensité du parasitisme. Elle est également sous la dépendance de facteurs locaux : multiplication plus ou moins grande des Amphibiens, migrations accomplies par eux sous l'influence de la sécheresse ou pour d'autres causes.

[1] Ce fait a déjà été observé pour d'autres Trématodes. En principe les Mollusques connus comme hôtes intermédiaires n'hébergent guère de formes larvaires tant qu'ils sont jeunes.

Nous avons examiné environ 500 *L. ovata* et 300 *L. palustris* chaque année, de 1948 à 1952 inclus ; ces examens étant espacés au cours des saisons, naturellement plus fréquents au moment de l'activité parasitaire. Les seuls pourcentages pouvant être utilement comparés entre eux sont ceux établis en fin d'automne, lorsque l'indice parasitaire est à son maximum. Les Mollusques jeunes étant souvent indemnes, nous avons examiné uniquement les adultes, en prenant comme base la longueur de la coquille indiquée par les auteurs classiques : 15 à 33 mm pour *L. ovata*, 17 à 38 mm pour *L. palustris*. Chez *L. ovata* les proportions obtenues étaient :

78,03	p. 100	parasitées en	1948
86,02	»	»	1949
100	»	»	1950 et 1951
30,05	»	»	1952.

Nous pensons que la très forte infestation de 1950-1951 correspond à une concentration des Amphibiens dans notre gîte pourvu d'eau, tandis que la plupart des mares avoisinantes étaient desséchées. Chez *L. palustris*, l'indice parasitaire est moindre ; nous avons trouvé seulement 24,44 p. 100 au moment où l'infestation était la plus intense. Ces deux Limnées coexistant dans le gîte, il est probable que *L. ovata* représente un hôte plus favorable que *L. palustris*.

Dans un autre gîte éloigné du précédent de quatre à cinq km et ne communiquant pas avec lui, *O. ranae* a toujours été rare ; il existe cependant. Nous y avons récolté *Leptolimnaea glabra* (Müll.), qui peut héberger des sporocystes et des cercaires morphologiquement semblables à ceux de *O. ranae*. L'enkystement se fait aussi chez des têtards. Les métacercaires obtenues se rapportent très probablement à cette espèce ; cependant en l'absence d'adultes, nous n'osons affirmer la diagnose. Sur 24 *L. glabra*, deux hébergeaient les larves en question. Vu la rareté du Trématode dans ce gîte, ce pourcentage est relativement élevé ; *L. glabra* serait peut-être susceptible, le cas échéant, de jouer un rôle appréciable comme hôte intermédiaire.

On sait que les cercaires d'*O. ranae*, en dehors des têtards d'Amphibiens, sont capables de s'enkyster dans le pied musculeux des Limnées. La quantité de kystes ainsi obtenus dépend naturellement du nombre de cercaires mises en liberté. A l'époque où l'infestation de la glande digestive atteignait son maximum, nous avons trouvé 47 p. 100 de *L. limosa* hébergeant des kystes dans la musculature de leur pied. Cette proportion est tombée à 2 p. 100 après abaissement de l'indice parasitaire de cette glande digestive. Chez *L. palustris*, l'indice parasitaire a été plus faible avec maximum de 35,6 p. 100, ensuite il est tombé à 0 p. 100. Comme *L. palustris* coexiste avec *L. ovata*, toutes deux également exposées à la pénétration des cercaires, nous croyons pouvoir expliquer cette différence par le fait que l'épithélium de la première est plus difficile à pénétrer, à cause de sa dureté et de son épaisseur. On pourrait peut-être supposer aussi que les cercaires se trouvant dans le pied proviennent directement de la glande digestive du même Mol-

lusque et se sont enkystées dès leur sortie. Plus fréquentes dans la glande digestive de *L. ovata*, elles devraient également l'être dans le pied. Vu les faibles dimensions de notre gîte et l'intensité de l'infestation, nous donnons la préférence à la première explication. En outre, chez *L. palustris*, nous avons vu des métacercaires enkystées ailleurs que dans le pied, celui-ci étant indemne et la glande digestive ne portant aucune trace de parasitisme. Les cercaires n'ont donc pu venir que du dehors et ont réussi à s'insinuer dans des parties de consistance plus molle que le pied. Nous avons déjà mentionné des faits analogues concernant la difficulté de pénétration de cercaires et larves de Nématodes dans des tissus de consistance dure.

Il est facile d'augmenter expérimentalement le nombre des kystes dans le pied de *L. ovata* ; il suffit de placer les Mollusques parasités dans un petit récipient ne contenant pas d'autres animaux. Les cercaires mises en liberté s'enkystent chez les Mollusques eux-mêmes, à défaut d'autres hôtes. On arrive ainsi à obtenir, chez la même Limnée, un nombre très considérable de kystes dans le pied et même ailleurs. Mais on s'écarte des conditions naturelles.

Toutefois, nous pensons que les véritables hôtes de la cercaire enkystée sont les têtards d'Amphibiens que nous étudions plus loin. Les Mollusques constituent des hôtes aberrants.

HIBERNATION DES FORMES LARVAIRES

Nous avons dit plus haut que, dans notre gîte, les formes larvaires d'*O. ranae* passent l'hiver chez *L. ovata*, où on les retrouve au début du printemps, avant la réapparition des Amphibiens.

Pendant l'hiver 1949-1950, les sporocystes et cercaires ont été suivis jusqu'au 29 décembre. Ils étaient à divers stades de formation. En 1951-1952, nous avons essayé de préciser ce comportement. Pour cela, nous avons suivi comparativement deux lots de *L. ovata* : le premier constitué par des Limnées de notre gîte, laissées dans les conditions naturelles et exposées au froid ; le second par des Limnées provenant de ce même gîte, placées en aquarium dans une chambre chauffée. La nourriture était la même pour les deux lots : plantes aquatiques et plancton du gîte, cependant la luminosité était plus intense dans le gîte que dans la pièce contenant l'aquarium.

Le 21 novembre 1951, récolte de vingt *L. ovata* dans le gîte. L'examen pratiqué immédiatement montre qu'elles contiennent toutes des sporocystes et des cercaires au début de leur développement. Ce même jour, quarante-quatre autres *L. ovata* sont prélevées et placées dans l'aquarium. Celui-ci se trouve dans une chambre chauffée de 9 heures du matin à 23 heures du soir. La température de l'eau est prise le matin avant l'allumage du feu et le soir avant son extinction, ce qui correspond donc approximativement à un minimum et à un maximum thermiques. Elle a oscillé, pendant toute la durée de l'expérience entre + 13° et + 17°. La température de l'eau du gîte était également prise : le matin vers 8 heures, avant l'échauffement diurne, et au moment du

coucher du soleil, vers 16-17 heures. Elle variait peu : + 4° et + 5°. Nous croyons avoir ainsi obtenu des maxima et des minima, sous réserve toutefois de refroidissements nocturnes. C'est ainsi que le 13 décembre au matin, une couche de glace s'était formée à la surface de l'eau, au-dessous de laquelle la température était de + 1°. Immédiatement après cette constatation, il a été récolté 44 *L. ovata* dans le gîte qui ont été aussitôt examinées. Les quarante-quatre autres de l'aquarium ont été également disséquées.

Les Limnées provenant du gîte et ayant subi l'action du froid contenaient toutes des sporocystes et des cercaires aux mêmes stades de formation que celles examinées au début de l'expérience, soit vingt-deux jours avant. Les cercaires étaient de petite taille, avec queue courte et renflée, ventouses à peine ébauchées. Au contraire, les Limnées ayant passé ces vingt-deux jours à une température plus élevée avaient évolué, au moins en partie. Dix hébergeaient des sporocystes et cercaires, morts sans s'être développés, quatre montraient des cercaires plus avancées, trente avaient des cercaires à tous les stades de développement, dont un grand nombre étaient mûres, très mobiles et pourvues de leur stylet.

Conclusions. Bien que cette expérience n'ait pas été rigoureusement conduite, en raison du manque d'appareils thermiques enregistreurs, les données obtenues sont suffisantes pour montrer l'influence de la température sur le développement des cercaires, le facteur nutrition n'entrant pas en ligne de compte puisque les deux lots étaient nourris de la même façon. Nous pensons que dans la nature le cycle vital se ralentit ou même s'interrompt pendant les périodes froides, les Mollusques étant d'ailleurs rares, la plupart enfouis dans la vase. Dès le début du printemps il reprend son cours et l'on trouve des cercaires mûres avant l'apparition des Amphibiens.

INFESTATION DES HOTES DÉFINITIFS

On sait que les cercaires formées chez le Mollusque s'enkystent chez les têtards d'Amphibiens, ce processus étant facile à observer dans la nature et à réaliser au laboratoire, aussi bien pour *O. ranae* que pour *O. rastellus*. Mais comment la cercaire enkystée chez le têtard arrive-t-elle dans l'intestin de l'Amphibien adulte ?

Le mécanisme de ce processus est compliqué ; il a suscité des observations et des publications contradictoires. Le cycle de *O. ranae* a été établi par SINITZIN en faisant ingérer à des Amphibiens adultes des fragments de tissus porteurs de métacercaires enkystées ; cet auteur a obtenu des adultes dans l'intestin. Nous avons procédé d'une façon analogue pour *O. rastellus* et sommes arrivés au même résultat. Il était naturel de penser, par analogie avec ce qui se passe pour de nombreux Trématodes et beaucoup d'autres Helminthes, que l'hôte intermédiaire hébergeant les métacercaires est dévoré par l'hôte définitif ; c'est le cannibalisme qui a donc été invoqué pour expliquer le passage du pre-

mier au second. Cette théorie a encore ses partisans. BRUMPT a constaté la présence des kystes dans la cavité buccale d'Amphibiens après pénétration expérimentale de cercaires ; il représente même (*op. cit.*, fig. 6) une infestation intense dans la musculature de la langue chez un Triton palmé. Mais il ne croit pas que les métacercaires enkystées se trouvant sous l'épithélium des muqueuses du tube digestif puissent tomber dans la lumière de ce dernier, de même que celles qui sont dans le derme ne peuvent passer dans le milieu extérieur. A propos de *O. ranae*, il écrit : « La conservation de l'espèce est assurée par toutes les métacercaires, quelle que soit leur localisation, à condition qu'elles soient ingérées par des Batraciens assez volontiers cannibales dans la nature. » Cet auteur n'admet pas les conclusions de P. CARRÈRE, dont nous allons parler.

Toutefois cette façon de voir n'avait pas été admise par tous les helminthologistes. Déjà LOOSS (1899), avant les travaux de SINITZIN, avait pensé que les métacercaires sortant de leurs kystes, se dirigeaient vers l'intestin. SINITZIN avait été frappé de l'extrême lenteur apparente dans la croissance des adultes. Nous-mêmes, établissant le cycle de *O. rastellus*, avions noté l'accumulation de cercaires enkystées dans les culs-de-sac épibranchiaux des têtards, sans pouvoir expliquer la raison de cette localisation. BEN DAWES, dans son ouvrage classique (1946, p. 484 et 489), mentionne le cycle vital de *O. ranae* et semble mettre en doute le rôle des têtards comme hôtes des métacercaires. Il admet difficilement l'infestation par cannibalisme que nous avons établie pour *O. rastellus*. Il n'a probablement pas eu connaissance du travail de BRUMPT maintenant cette théorie, ni de celui de CARRÈRE décrivant un autre processus.

A notre laboratoire de Marseille, P. CARRÈRE ayant eu l'occasion de constater la présence d'*O. ranae* dans l'intestin de très jeunes Grenouilles dont la métamorphose était à peine achevée, fut frappé de l'invraisemblance de l'opinion admettant l'infestation par cannibalisme dans la nature et pensa à vérifier l'ancienne opinion de LOOSS sur la migration des métacercaires. Après avoir fait pénétrer expérimentalement des cercaires d'*O. ranae* chez les têtards de *Bufo vulgaris* Laur., il éleva ces Amphibiens à l'abri de toute contamination. Quatre à six semaines après la métamorphose, les jeunes Crapauds furent sacrifiés : ils hébergeaient des kystes plus ou moins abondants à la surface cutanée, notamment sur le moignon de régression caudal. On en trouvait un grand nombre dans les masses musculaires de la langue, de la cavité buccale, des tuniques de l'œsophage. Des coupes sériées permirent de constater que les kystes s'approchaient de la muqueuse du tube digestif, la déprimaient et tombaient dans la lumière intestinale. Dans les infestations intenses, on observait tous les stades de cette migration. Ainsi s'expliquait l'infestation de l'hôte définitif dès la fin de sa métamorphose. P. CARRÈRE ne put malheureusement continuer le travail qu'il projetait sur cette intéressante question et dut se contenter de publier une note préliminaire (1935). En tout cas, il avait, non pas émis une hypothèse, comme le dit BRUMPT, mais relaté des expériences réalisées dans de bonnes conditions.

En somme, l'infestation de l'hôte définitif par cannibalisme, aisée à obtenir au laboratoire, est difficile à concevoir dans la nature, au moins comme mécanisme exclusif. D'abord, les Amphibiens adultes, tout en étant occasionnellement carnassiers, ne font pas leur nourriture habituelle de têtards. On trouve surtout dans leur estomac des débris de Vers et d'Insectes. De plus, comme SINITZIN l'avait déjà remarqué, on constate souvent la présence de très jeunes *O. ranae*, semblant sortis des kystes depuis peu de temps, dans l'intestin d'Amphibiens adultes. Lorsqu'il s'agit d'animaux vivant en captivité, on peut penser que ce retard est à mettre sur le compte de l'état biologique de l'hôte, refusant toute nourriture et gavé artificiellement, d'où carences alimentaires et arrêt de croissance des parasites ; des faits analogues sont connus en expérimentation helminthologique. Mais on voit également ces très jeunes *O. ranae* chez des Grenouilles vivant en liberté et autopsiées aussitôt après leur capture, en pleine saison estivale, quand les têtards sont absents ou rares. Enfin l'objection la plus grave est tirée du fait que l'on observe des *O. ranae* dans l'intestin d'Amphibiens dont la métamorphose est à peine terminée et qui sont manifestement incapables de dévorer des têtards. Ils ne sont d'ailleurs aucunement carnassiers à ce stade.

Tel est l'état actuel de la question. Nous nous sommes efforcés de continuer les recherches de notre élève P. CARRÈRE, faites à Marseille, en utilisant les Amphibiens les plus communs de la région de Gannat. Comme nous l'avons dit plus haut, le parasitisme par *O. ranae* est intense en certains gîtes, rare ou inexistant dans d'autres, ce qui nous a permis des observations comparées. Nous avons pu nous procurer du matériel infestant ainsi que des animaux neufs, ceux-ci étant également obtenus par élevage. En l'absence de la forme voisine *O. rastellus*, nous n'avons pu étendre nos conclusions à cette espèce, cependant l'accumulation de métacercaires que nous avons observée autrefois dans les culs-de-sac épibranchiaux semble indiquer que le comportement est le même que chez *O. ranae*. On pourra peut-être même l'observer chez d'autres Trématodes de ce groupe dont le développement est encore ignoré.

Nous étudions d'abord le mode de pénétration des cercaires, puis, comme conséquence, la répartition des métacercaires enkystées dans l'organisme. Enfin, nous discutons la destinée des kystes à métacercaires.

MODE DE PÉNÉTRATION DES CERCAIRES

Nous envisageons deux sortes de pénétration :

1° Le processus bien connu par perforation de la peau sur lequel nous n'insistons pas. Il suffit de placer les têtards en contact avec des cercaires ou des Mollusques les hébergeant au moyen d'un dispositif quelconque. Pour nous rapprocher des conditions naturelles, nous les mettons souvent dans une cage grillagée qui est plongée presque complètement dans la mare où se trouvent les Limnées parasitées. La durée de l'exposition varie suivant l'intensité du parasitisme larvaire à ce moment. Nous nous efforçons d'éviter des infestations trop abondantes.

Chaque Amphibien, après ce contact, est isolé de façon à empêcher le cannibalisme de la part de ses congénères. Il est ensuite élevé suivant les techniques classiques, en évitant toute nouvelle contamination apportée par la nourriture ou autrement, et sacrifié un temps variable après l'infestation et la fin de la métamorphose.

2° En pratiquant les autopsies d'Amphibiens ainsi infestés, on constate une importante accumulation de kystes à métacercaires dans la cavité buccale, la musculature de la langue, les régions branchiales, pharyngienne, en définitive dans les endroits où circule l'eau pendant la respiration aquatique. La pénétration des cercaires dans la région céphalo-pharyngienne est donc, à cette période, sous la dépendance de la fonction respiratoire.

Nous avons voulu réaliser ce mécanisme en nous rapprochant des conditions naturelles. Quelques cercaires contenues dans une faible quantité d'eau ont été introduites dans la cavité buccale au moyen d'une fine pipette. Nous avons opéré sur de jeunes Amphibiens ainsi que sur des adultes, de façon à voir si l'infestation pouvait encore se réaliser chez ces derniers, en raison de leurs mœurs aquatiques, permanentes ou temporaires, malgré l'établissement de la respiration aérienne.

I. Un têtard de *Rana dalmatina* Bonap. possédant encore sa queue, mais avec membres déjà formés, toujours en vie aquatique, élevé au laboratoire, reçoit à la pipette quatre cercaires d'*O. ranae*, administrées par la bouche. Autopsie au bout de 20 heures. La région céphalique contient deux kystes récemment formés, correspondant à l'infestation expérimentale (enveloppe mince et vessie excrétrice non encore remplie). L'intestin et le reste du corps sont indemnes. Il est propable que les deux autres cercaires dont on n'a pas trouvé trace ont passé dans le tube digestif ; elles ont été digérées ou évacuées.

II. Une jeune *R. dalmatina* Bonap., dont la métamorphose vient de se terminer et qui a déjà acquis des mœurs terrestres, absorbe quatre cercaires par la même technique. Autopsie au bout de 20 heures. La région céphalique montre un kyste à peine formé : 200 μ de diamètre et une cercaire en voie d'enkystement, dont l'enveloppe se déchire pendant la manipulation. Les deux autres cercaires n'ont pas été trouvées, même explication que ci-dessus.

III. Quatre *Rana esculenta* L. adultes, provenant d'un gîte où le parasitisme n'a jamais été observé, absorbent chacune quatre cercaires par la même technique. Autopsies au bout de 24 heures :

Première grenouille. Taille 57 mm de long. Un kyste dans la musculature de la langue.

Deuxième grenouille. 68 mm de long. Trois kystes dans la musculature de la langue.

Troisième grenouille. 75 mm de long. Un kyste dans la musculature de la langue, un autre dans la paroi buccale.

Quatrième grenouille. 77 mm de long. Un kyste dans la musculature de la langue.

Ces quatre grenouilles ne montrent aucun autre kyste dans le reste du corps. Les intestins sont indemnes de *O. ranae*.

Témoins de cette expérience : vingt-deux *R. esculenta* L., récoltées au même gîte, mesurant 60 à 85 mm de long, sont entièrement indemnes de *O. ranae*, aussi bien adultes dans l'intestin que métacercaires enkystées. Nous avons d'ailleurs fait remarquer que ce parasite n'a jamais été observé dans le gîte en question.

Conclusion

Les cercaires d'*O. ranae* peuvent pénétrer chez les têtards de deux façons :

1° Par perforation de la peau puis enkystement dans le tissu sous-cutané ;

2° Par aspiration au cours des mouvements incessants de la respiration aquatique. L'enkystement se fait alors dans la région céphalo-pharyngienne, où s'accumulent les kystes.

En fait, ces deux mécanismes se réalisent simultanément ; mais le second, ainsi que nous allons le voir, a une importance beaucoup plus considérable que le premier pour la conservation de l'espèce.

Chez les Amphibiens adultes à respiration aérienne, on peut encore faire pénétrer les cercaires par voie buccale et obtenir leur enkystement. Nous discuterons plus loin (p. 83-84), d'après nos observations, le rôle des deux modes de pénétration pour expliquer l'infestation des Amphibiens âgés.

Répartition des métacercaires enkystées dans l'organisme des Amphibiens

Les métacercaires sont contenues dans des kystes de dimensions variables : en principe plus volumineux lorsqu'ils sont plus âgés, quoique cette règle ne soit pas absolue. Ils sont arrondis, plus rarement ovalaires. Leur diamètre oscille le plus souvent entre 175 et 260 μ, la moyenne étant 200 μ. Il y a des formes géantes et naines. Nous avons trouvé 250 μ pour des kystes d'*Alytes obstetricans* (Laur.) (XVI) infesté depuis 210 jours.

Nous avons confirmé les observations de P. Carrère sur la localisation des métacercaires. Elle varie suivant les sujets : dans les infestations intenses, les kystes se voient à peu près dans tout le corps avec habitats aberrants. En expérimentant avec des quantités modérées de cercaires pour se rapprocher des conditions naturelles, on constate deux localisations principales :

1° *Localisation céphalo-pharyngienne*, acquise par aspiration de cercaires. Les kystes se trouvent principalement dans la musculature de la langue, la mâchoire inférieure, les culs-de-sac épibranchiaux et tissus avoisinants ; après établissement de la respiration aérienne, régions péripharyngienne, périœsophagienne.

Nous rattachons à cette localisation, en leur attribuant la même origine, les kystes que l'on peut rencontrer autour du tube digestif, accolés à la paroi extérieure ou dans les replis mésentériques, la région du foie. Nous avions émis l'hypothèse, après constatation de semblables kystes dans l'étude du cycle de *O. rastellus*, qu'ils pouvaient provenir de l'ingestion de cercaires, entraînées plus ou moins loin dans le tube digestif, puis ayant perforé sa paroi pour s'enkyster à l'extérieur. Nous pensons qu'il doit en être de même pour *O. ranae*.

2° *Localisation ano-caudale*, acquise par pénétration des cercaires dans la peau, les kystes sont sous-cutanés. Elle est représentée par la queue entière, depuis son origine et la région anale qui lui est contiguë jusqu'à son extrémité. Lors de sa régression chez les Anoures, les kystes s'accumulent dans le moignon et les parties avoisinantes. Après la disparition définitive de ce dernier, on trouve encore des kystes, notamment au-dessous de l'anus.

Outre ces deux principales localisations, on peut observer ailleurs un nombre variable de kystes, surtout dans les infestations importantes. Ils proviennent, comme ceux de la région ano-caudale, de la pénétration de cercaires à travers la peau. On les voit notamment dans la région axillaire, inguinale, dans la paroi dorsale et surtout ventrale, accessoirement en n'importe quel autre endroit.

Nous n'avons jamais observé de progénèse, même dans les plus anciennes infestations.

DESTINÉE DES MÉTACERCAIRES ENKYSTÉES

Sur les nombreux Amphibiens examinés dans notre région, nous n'avons trouvé jusqu'à présent que *Triturus helvèticus* (Raz.) et *Rana esculenta* L. hébergeant spontanément *O. ranae*. Nous avons pu infester d'autres hôtes énumérés ci-dessous, mais nous donnons seulement les observations de ceux qui ont été suivis assez longtemps pour qu'on en puisse tirer une utile conclusion.

Triturus helveticus (Raz.)

Expérimentation

I. *Infesté plusieurs fois à l'état de têtard. Métamorphose terminée depuis 6 à 8 jours.*

Région céphalo-pharyngienne : 43 kystes.
Région ano-caudale : 15 kystes.
Autres localisations cutanées : 39 kystes.
Rectum : 1 kyste n'ayant pas éclos pendant la traversée du tube digestif, prêt à être évacué.
Seconde moitié de l'intestin : 2 formes libres sorties de leurs kystes, mesurant 600/70 μ, organes en voie de développement [1].

II. *Infesté à l'état de têtard depuis 8 jours. Métamorphose non terminée.*

Région céphalo-pharyngienne : débitée en coupes sériées. Il existe des kystes dans la totalité de la tête et de la région pharyngienne. Plusieurs dépriment la paroi du tube digestif et sont prêts à la traverser.
Région ano-caudale : 60 kystes.
Autres localisations cutanées : 126 kystes.
Rectum : 6 kystes sans éclosion.
Seconde moitié de l'intestin : 7 formes libres mesurant 610 à 620 μ/72 μ. Organes en voie de développement.

[1] Rappelons que les dimensions généralement admises pour *O. ranae* complètement développé sont 1,6 mm à 2,5 mm sur 0,6 mm à 0,7 mm.

III. *Infesté à l'état de têtard depuis 20 jours. Métamorphose terminée depuis 12 à 15 jours.*

Région céphalo-pharyngienne : 63 kystes.
Région ano-caudale : 6 kystes.
Autres localisations cutanées : 16 kystes.
Seconde moitié de l'intestin : 8 formes libres mesurant 300 à 420 μ/170 à 240 μ ; moyenne 364 μ/218 μ. Intestin et testicules développés. Poches du cirre encore indistinctes des ébauches génitales.

IV. *Infesté à l'état de têtard depuis 23 jours. Métamorphose terminée depuis 7 jours.*

Région céphalo-pharyngienne : 29 kystes.
Région ano-caudale : 5 kystes.
Autres localisations cutanées : 28 kystes.
Seconde moitié de l'intestin : 1 forme libre.

V. *Infesté à l'état de têtard depuis 45 jours. Métamorphose terminée depuis 5 jours.*

Région céphalo-pharyngienne : 7 kystes.
Région ano-caudale : 0 kyste.
Autres localisations cutanées : 0 kyste.
Seconde moitié de l'intestin : 1 forme libre.

VI. *Infesté avec le précédent depuis 45 jours. Métamorphose terminée depuis 7 jours.*

Région céphalo-pharyngienne : 7 kystes.
Région ano-caudale : 4 kystes.
Autres localisations cutanées : 0 kyste.
Seconde moitié de l'intestin : 1 forme libre.

VII. *Infesté avec les précédents depuis 45 jours. Métamorphose terminée depuis 5 jours.*

Région céphalo-pharyngienne : 9 kystes.
Région ano-caudale : 7 kystes.
Autres localisations cutanées : 0 kyste.
Seconde moitié de l'intestin : 1 forme libre.

VIII. *Infesté avec les précédents depuis 45 jours. Métamorphose terminée depuis 6 jours.*

Région céphalo-pharyngienne : 9 kystes.
Région ano-caudale : 7 kystes.
Autres localisations cutanées : 1 kyste.
Seconde moitié de l'intestin : 2 formes libres.

IX. *Infesté avec les précédents depuis 45 jours. Métamorphose terminée depuis 7 jours.*

Région céphalo-pharyngienne : 3 kystes.
Région ano-caudale : 0 kyste.
Autres localisations cutanées : 1 kyste.
Seconde moitié de l'intestin : 2 formes libres, dont l'une mesure déjà 700 μ/380 μ. Appareil génital fonctionnel, utérus contenant 22 œufs.

X. *Infesté avec les précédents depuis 45 jours. Métamorphose terminée depuis 6 jours.*

Région céphalo-pharyngienne : 4 kystes.
Région ano-caudale : 0 kyste.
Autres localisations cutanées : 3 kystes.
Seconde moitié de l'intestin : 1 forme libre.

XI. *Infesté avec les précédents depuis 45 jours. Métamorphose terminée depuis 6 jours.*

Région céphalo-pharyngienne : 6 kystes.
Région ano-caudale : 0 kyste.
Autres localisations cutanées : 0 kyste.
Pas de forme libre.

XII. *Infesté à l'état de têtard depuis 51 jours. Métamorphose terminée depuis 11 jours.*

Région céphalo-pharyngienne : 9 kystes.
Région ano-caudale : 0 kyste.
Autres localisations cutanées : 4 kystes.
Seconde moitié de l'intestin : 1 forme libre mesurant 410 μ/215 μ ; intestin et testicules développés.

XIII. *Infesté à l'état de têtard depuis 52 jours. Métamorphose terminée depuis 9 jours.*

Région céphalo-pharyngienne : 5 kystes.
Région ano-caudale : 0 kyste.
Autres localisations cutanées : 1 kyste.
Seconde moitié de l'intestin : 1 forme libre.

XIV. *Infesté à l'état de têtard depuis 116 jours. Métamorphose terminée depuis 54 jours.*

Région céphalo-pharyngienne : 17 kystes.
Région ano-caudale : 0 kyste.
Autres localisations cutanées : 9 kystes.
Intestin indemne.

XV. *Infesté à l'état adulte jeune depuis 85 jours.*

Région céphalo-pharyngienne : 150 kystes.
Région ano-caudale : 0 kyste.
Autres localisations cutanées : 12 kystes.
Intestin indemne.

XVI. *Infesté avec le précédent depuis 85 jours. Approximativement de même âge.*

Région céphalo-pharyngienne : 59 kystes.
Région ano-caudale : 5 kystes.
Autres localisations cutanées : 14 kystes.
Intestin indemne.

Observations dans la nature

XVII. *Adulte en vie aquatique récolté dans le gîte à parasitisme intense. Femelle pleine d'œufs.*

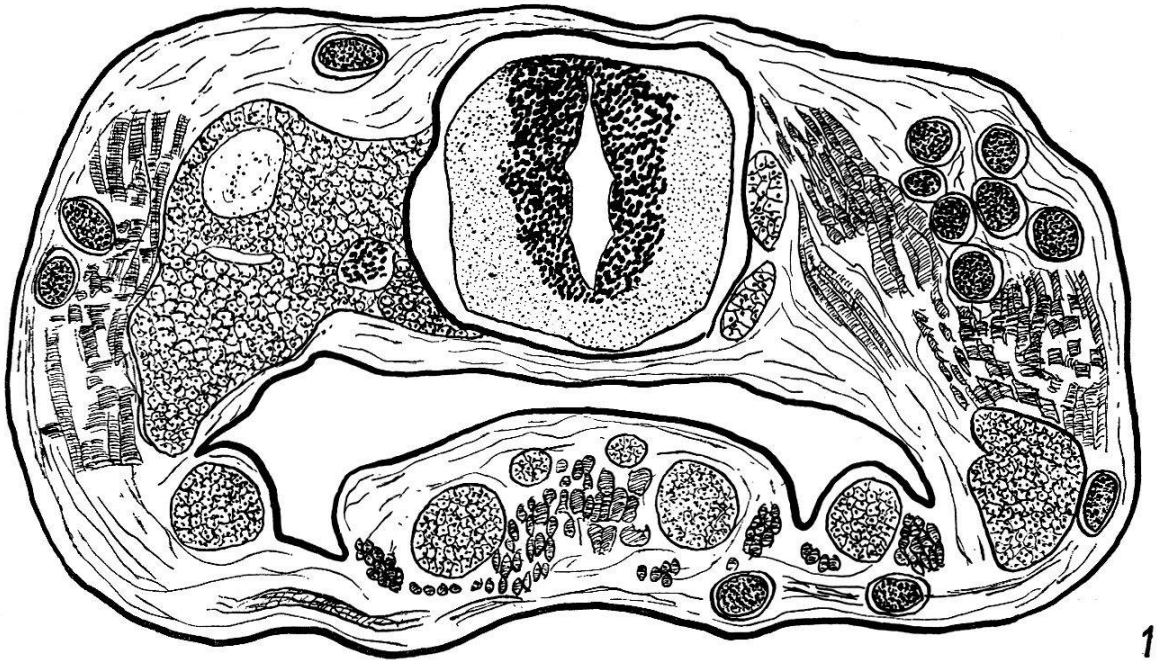
Région céphalo-pharyngienne : 7 kystes.
Région ano-caudale : 62 kystes.
Autres localisations cutanées : 57 kystes.
Estomac : 1 kyste.
Seconde moitié de l'intestin : 6 formes libres mesurant 780 à 850 μ/400 à 435 μ ; moyenne 815 μ/417,5 μ. Nombreux œufs dans les utérus.

XVIII. *Récolté avec le précédent. Femelle pleine d'œufs.*

Région céphalo-pharyngienne : 60 kystes.
Région ano-caudale : 5 kystes.
Autres localisations cutanées : 75 kystes.
Estomac : 4 kystes.
Première moitié de l'intestin : éclosion de formes libres sortant des kystes.
Seconde moitié de l'intestin : 60 formes libres ou se dégageant des kystes ; taille 450 à 765 μ/200 à 300 μ. Organes à divers stades de développement, les plus âgés montrant des œufs dans l'utérus.

Discussion

Seize expériences (I à XVI) et deux observations dans la nature (XVII et XVIII) montrent que *T. helveticus* (Raz.) est un hôte favorable pour *O. ranae*. On peut trouver chez le même animal les divers stades du développement des métacercaires : kystes dans la région



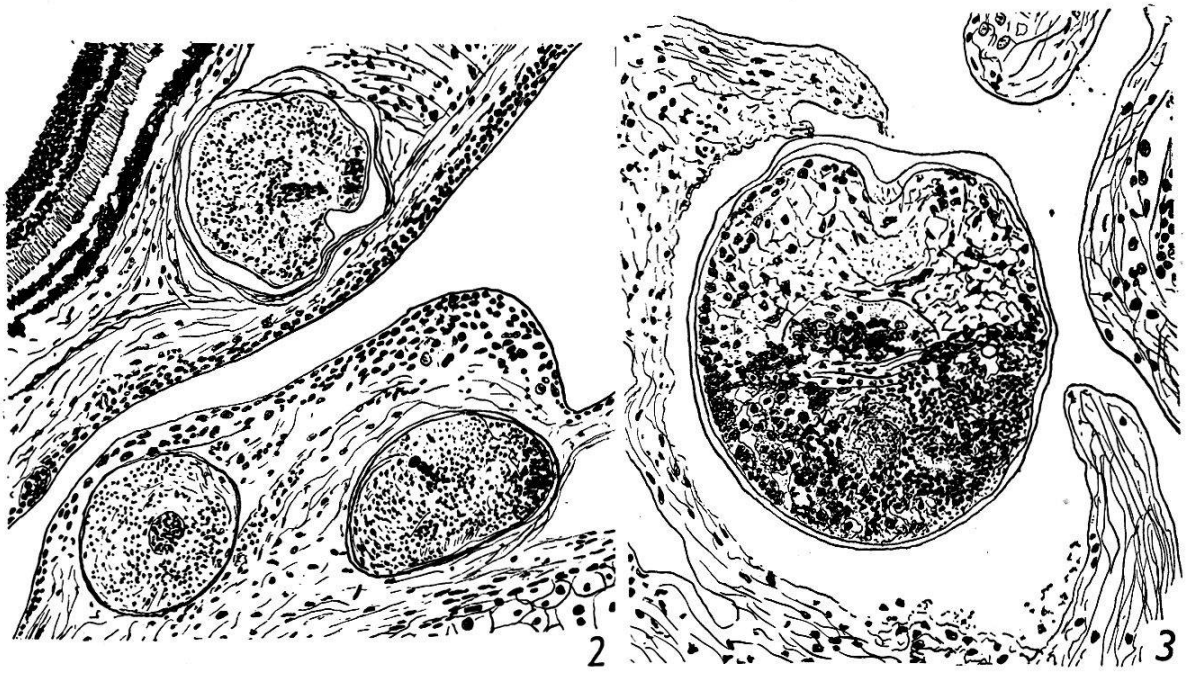


Fig. 1. Coupe transversale passant à travers la tête de *Triturus helveticus* (Raz.) et montrant treize métacercaires enkystées dans cette région.

Fig. 2. Portion d'une coupe transversale de la région buccale de *Triturus helveticus* (Raz.) montrant trois métacercaires qui se rapprochent de la lumière de la cavité buccale.

Fig. 3. Coupe passant par la région branchiale d'un têtard de *Triturus helveticus* (Raz.), montrant une métacercaire libérée par résorption des tissus et tombant dans la cavité pharyngienne.

céphalo-pharyngienne s'approchant de la paroi du tube digestif et la déprimant (nous verrons le passage chez d'autres hôtes) ; kystes dans l'estomac (XVII et XVIII) ; éclosions dans la première moitié de l'intestin, se continuant dans la seconde (XVIII), où se fera la croissance des adultes.

Toutefois ce développement est loin d'être toujours identique dans tous les cas ; il se caractérise par son extrême irrégularité. Les kystes de la région céphalo-pharyngienne passent, en principe, dans la lumière du tube digestif à la fin de la métamorphose. Ils peuvent le faire antérieurement (II). Ce passage ne se fait pas en une seule fois pour tous les kystes ; on observe dans le même intestin des jeunes Vers récemment sortis de leurs kystes, à en juger par leur petite taille et l'état de leurs organes peu développés, tandis que d'autres émettent déjà des œufs. Ces différences correspondent probablement à des arrivées successives de kystes provenant de la région céphalo-pharyngienne. D'ailleurs il en reste encore lorsque l'Amphibien adopte des mœurs terrestres, sans doute susceptibles de se développer ultérieurement. Mais, ici aussi, on observe des comportements variables. On peut ne trouver aucune forme libre intestinale, malgré la présence de kystes céphalo-pharyngiens (XI-XIV-XV-XVI). Ceux-ci peuvent traverser tout le tube digestif sans que les métacercaires se libèrent ; on en observe dans le rectum, intacts et prêts à être évacués (I et II). En outre, les adultes, encore jeunes, peuvent être infestés, au moins jusqu'au stade de métacercaire enkystées (XV et XVI).

On remarque une grande différence dans le nombre des kystes chez les Tritons. Nous avons essayé, pour nous rapprocher des conditions naturelles, de conférer de faibles infestations expérimentales ; nous croyons y être arrivés dans plusieurs cas (V à XIV) ; notons que les deux Tritons récoltés dans la nature, bien que vivant en promiscuité (XVII et XVIII), hébergeaient des kystes en nombre variable. Ceux de la région céphalo-pharyngienne sont plus nombreux que ceux des autres localisations dans les infestations expérimentales, mais pas toujours dans la nature (XVII) ; il est possible que, dans ce cas, un grand nombre d'entre eux soient déjà tombés dans la lumière du tube digestif. Nous reviendrons plus loin sur ces faits.

Nous pensons que toutes ces irrégularités dans la marche du développement sont à mettre sur le compte de susceptibilités individuelles des hôtes considérés (état biologique, degré de résistance, etc.).

Les kystes à localisations sous-cutanées (queue et corps) ne semblent guère servir au cours du développement, qui peut parfaitement s'accomplir sans eux. Répétons que nos Amphibiens ont été isolés aussitôt après le contact avec les cercaires, ce qui élimine toute possibilité de cannibalisme [1].

[1] Mentionnons l'infestation expérimentale de deux *Triturus marmoratus* (Lat.), adultes jeunes, récoltés dans un gîte où le parasitisme est inconnu. Ils ont été sacrifiés quelques jours après exposition aux cercaires. Ils hébergeaient :

Région céphalo-pharyngienne :	8 et 6 kystes.	
Région ano-caudale :	7 et 5 kystes.	
Autres localisations cutanées :	0 et 2 kystes.	Intestins indemnes.

Rana esculenta L.

Expérimentation

I. *Infestée à l'état de têtard depuis 44 jours. Métamorphose terminée depuis 4 jours.*

Région céphalo-pharyngienne : 256 kystes.
Région ano-caudale : 52 kystes (moignon de la queue).
Autres localisations cutanées : 18 kystes.
Estomac : 2 kystes.
Seconde moitié de l'intestin : 12 formes libres jeunes, quelques organes ébauchés.

Observations dans la nature

II. *Capturée dans le gîte à parasitisme abondant. Mesure 80 mm de long.*

Région céphalo-pharyngienne : 2 kystes, l'un dans la musculature du plancher de la bouche, l'autre dans la musculature pharyngienne. Leur diamètre est de 345 μ ; ils sont entourés d'une zone de réaction de 100 μ.
Région ano-caudale : 0 kyste.
Autres localisations cutanées : 0 kyste.
Seconde moitié de l'intestin : 32 formes libres jeunes, mesurant 300 à 680 μ/160 à 300 μ ; moyenne 480,90 μ/225,23 μ. Organes à divers stades de développement, pas encore d'œufs.

III. *Capturée dans le gîte à parasitisme abondant. 75 mm de long.*

Région céphalo-pharyngienne : 0 kyste.
Région ano-caudale : 0 kyste.
Autres localisations cutanées : 0 kyste.
Seconde moitié de l'intestin : 8 formes libres jeunes, mesurant 640 à 820 μ/200 à 280 μ ; moyenne 711,42 μ/214,28 μ. Organes à divers stades de développement. Pas encore d'œufs.

IV. *Capturée dans le gîte à parasitisme abondant. 76 mm de long.*

Aucun kyste dans les localisations habituelles.
Seconde moitié de l'intestin : 7 formes libres mesurant 700 à 1730 μ/300 à 630 μ ; moyenne 1342,85 μ/531,42 μ. Organes en voie de développement et complètement développés. Deux exemplaires montrent 60 et 70 œufs dans l'utérus, mesurant 50 μ/30 μ.

V. *Capturée dans le gîte à parasitisme abondant. 72 mm de long.*

Région céphalo-pharyngienne : 1 kyste dans la musculature de la langue.
Aucun kyste dans les autres localisations. Intestin indemne.

Discussion

Ces observations complètent les précédentes sur *T. helveticus* (Raz.). *R. esculenta* L. peut être considérée comme un hôte favorable pour *O. ranae*. Elle l'héberge d'ailleurs fréquemment. On constate, ici encore, une réserve de kystes dans la région céphalo-pharyngienne après que la migration a commencé à s'effectuer (I).

Chez les adultes récoltés dans le gîte à parasitisme abondant, on observe divers comportements. Présence de formes libres dans l'intestin, avec kystes persistant encore dans la région céphalo-pharyngienne, de grandeur anormale et entourés d'une zone de réaction. Nous ignorons la cause de ce processus inhabituel (II). Dans d'autres cas, plus de kystes, mais uniquement formes libres dans l'intestin ; plusieurs ont

atteint la taille normale et émettent des œufs (III et IV). Enfin un seul kyste dans la région céphalo-pharyngienne, intestin indemne (V). Nous pensons que, dans ce dernier cas, il s'agit d'une arrivée récente dans le gîte. Nous avons démontré (voir ci-dessus) que *R. esculenta* adulte peut être infestée expérimentalement par voie buccale.

Rana dalmatina Bonap.

Expérimentation

I. *Infestée à l'état de têtard jeune (début des pattes postérieures) et sacrifiée le lendemain, afin d'étudier le comportement des kystes.*

Région céphalo-pharyngienne : en coupes sériées, cercaires enkystées principalement dans les régions branchiales, mais aussi kystes disséminés ailleurs, un peu partout.
Région ano-caudale : 43 kystes.
Autres localisations cutanées : 7 kystes.
Intestin entièrement indemne.

II. *Infestée à l'état de têtard depuis 62 jours. Métamorphose terminée depuis 3 jours.*

Région céphalo-pharyngienne : 106 kystes.
Région ano-caudale : 8 kystes.
Autres localisations cutanées : 5 kystes.
Intestin : 55 kystes ne montrant aucune tendance à l'évolution. 3 formes libres jeunes, organes non encore développés.

III. *Infestée à l'état de têtard depuis 64 jours. Métamorphose terminée depuis 22 jours.*

Région céphalo-pharyngienne : 82 kystes.
Région ano-caudale : 27 kystes.
Autres localisations cutanées : 79 kystes.
Rectum : 1 kyste.
Intestin indemne.

IV. *Infestée à l'état de têtard depuis 72 jours. Métamorphose terminée depuis 2 jours.*

Région céphalo-pharyngienne : 25 kystes.
Région ano-caudale : 84 kystes.
Autres localisations cutanées : 7 kystes.
Estomac : 6 kystes.
Rectum : 4 kystes.
Seconde moitié de l'intestin : 3 formes libres jeunes, organes non encore développés.

V. *Infestée à l'état de têtard depuis 73 jours. Métamorphose terminée depuis 3 jours.*

Région céphalo-pharyngienne : 35 kystes.
Région ano-caudale : 29 kystes.
Autres localisations cutanées : 79 kystes.
Tube digestif totalement indemne.

VI. *Jeune adulte provenant d'un gîte où le parasitisme n'existe pas. Mesure 17 mm de long.*

Exposé aux cercaires pendant 18 heures et examiné aussitôt après.
Région céphalo-pharyngienne : 5 kystes.
Aucun autre kyste. Tube digestif entièrement indemne.

VII. *Capturé avec le précédent, infesté et examiné comme lui. 18 mm de long.*

Région céphalo-pharyngienne : 28 kystes.
Région ano-caudale : 3 kystes.
Autres localisations cutanées : 4 kystes.
Estomac : 1 kyste.
Intestin indemne.

Discussion

R. dalmatina Bonap. apparaît comme hôte moins favorable que *T. helveticus* et *R. esculenta*. Dans deux cas seulement, nous avons observé des formes libres intestinales (II et IV), mais on peut constater dans le tube digestif des kystes intacts, probablement destinés à être évacués. *R. dalmatina* ne semble pas mentionnée comme hôte de *O. ranae* ; nous avons eu souvent l'occasion d'en autopsier, capturées dans la nature, sans jamais les trouver parasitées par ce Trématode. Cette Grenouille a d'ailleurs des mœurs plus terrestres que *R. esculenta*.

Nous constatons, ici encore, la possibilité d'infester l'adulte, au moins à l'état jeune, ainsi que la différence de sensibilité au parasite chez deux jeunes *R. dalmatina* de même âge, de même provenance, infestées ensemble de la même façon (VI et VII).

Dans quatre cas sur six, les kystes de la région céphalo-pharyngienne étaient plus abondants que ceux des autres localisations (II, III, VI et VII) ; dans les deux autres, ils étaient en nombre inférieur (IV et V).

Pelodytes punctatus (Daud.)

Expérimentation

I. *Infesté à l'état de têtard depuis 10 jours. Métamorphose non encore commencée.*

Région céphalo-pharyngienne : 18 kystes.
Région ano-caudale : 12 kystes.
Autres localisations cutanées : 8 kystes.
Intestin : Une forme libre sortant de son kyste (libération artificielle ?).

II. *Infesté à l'état de têtard depuis 75 jours. Métamorphose non complètement terminée.*

Région céphalo-pharyngienne : 14 kystes.
Région ano-caudale : 6 kystes.
Autres localisations cutanées : 6 kystes.
Intestin indemne.

III. *Infesté avec le précédent depuis 75 jours. Mais métamorphose terminée depuis 10 jours.*

Région céphalo-pharyngienne : 16 kystes.
Région ano-caudale : 6 kystes.
Autres localisations cutanées : 27 kystes.
Région péri-intestinale : 6 kystes accolés au mésentère.
Intestin indemne.

IV. *Infesté à l'état de têtard depuis 78 jours. Métamorphose non complètement terminée.*

Région céphalo-pharyngienne. En coupes sériées on observe tous les stades de la migration dans cette région : kystes dans les tissus, s'approchant de la paroi du tube digestif, déprimant cette paroi, enfin la rompant et tombant dans la lumière du tube digestif.
Région ano-caudale : 38 kystes.
Autres localisations cutanées : 5 kystes.
Seconde moitié de l'intestin : 3 formes libres mesurant 650 à 950 μ/330 à 460 μ.
Organes en voie de développement.
Pas encore d'œufs.

V. *Infesté à l'état de têtard depuis 112 jours. Métamorphose terminée depuis 60 jours.*

Région céphalo-pharyngienne : 36 kystes.
Région ano-caudale : 20 kystes.
Autres localisations cutanées : 6 kystes.
Intestin indemne.

VI. *Infesté avec le précédent depuis 112 jours. Métamorphose terminée depuis 67 jours.*

Région céphalo-pharyngienne : 217 kystes.
Région ano-caudale : 87 kystes.
Autres localisations cutanées : 31 kystes.
Intestin indemne.

VII. *Infesté à l'état de têtard depuis 115 jours. Métamorphose terminée depuis 65 jours.*

Région céphalo-pharyngienne : 64 kystes.
Région ano-caudale : 60 kystes.
Autres localisations cutanées : 11 kystes.
Rectum : 1 kyste.
Intestin indemne.

VIII. *Infesté à l'état de têtard depuis 120 jours. Métamorphose terminée depuis 31 jours.*

Région céphalo-pharyngienne : 29 kystes.
Région ano-caudale : 20 kystes.
Autres localisations cutanées : 11 kystes.
Région péri-intestinale : 14 kystes accolés au mésentère, certains assez éloignés de l'intestin.

IX. *Infesté à l'état de têtard depuis 226 jours. Métamorphose terminée depuis 173 jours. En hibernation depuis environ 6 semaines. Longueur 12 mm.*

Région céphalo-pharyngienne : 11 kystes.
Région ano-caudale : 16 kystes.
Autres localisations cutanées : 9 kystes.
Intestin indemne.

Tous les kystes sont morts ; la plupart présentent une coloration jaunâtre, un aspect opacifié qui rend les métacercaires difficiles à distinguer.

Discussion

P. punctatus ne semble pas un hôte favorable pour *O. ranae* ; il n'est d'ailleurs pas signalé comme hébergeant communément ce parasite. Pendant la période de métamorphose, on observe quelques éclosions dans l'intestin (I et IV) ; mais ultérieurement elles ne se produisent plus ; on peut voir des kystes dans le rectum prêts à être expulsés (VII). Dans deux cas (III et IX), nous constatons que les kystes de la région céphalo-pharyngienne sont moins nombreux que ceux des autres localisations. Nous reviendrons sur ces faits à propos d'*A. obstetricans.*

Les kystes peuvent mourir au cours de l'hiver (IX) ; nous le verrons aussi pour *A. obstetricans.*

Nous avons suivi sur coupes la migration des kystes, depuis l'intérieur des tissus jusque dans la lumière du tube digestif.

Alytes obstetricans Laur.

Expérimentation

I. *Infesté à l'état de têtard depuis 22 jours. Métamorphose non terminée.*

Région céphalo-pharyngienne : en coupes sériées, nombreux kystes dont plusieurs près de la paroi du tube digestif.
Région ano-caudale : 12 kystes.
Autres localisations cutanées : 9 kystes.
Seconde partie de l'intestin : 2 formes larvaires mesurant 450 et 600 μ/280 et 300 μ. Organes en formation.

II. *Infesté à l'état de têtard depuis 85 jours. Métamorphose terminée depuis 68 jours.*

Région céphalo-pharyngienne : 14 kystes.
Région ano-caudale : 62 kystes.
Autres localisations cutanées : 20 kystes.
Région péri-intestinale : 3 kystes, accolés au mésentère.
Intestin indemne.

III. *Infesté à l'état de têtard depuis 87 jours. Métamorphose terminée depuis 52 jours.*

Région céphalo-pharyngienne : 150 kystes.
Région ano-caudale : 33 kystes.
Autres localisations cutanées : 10 kystes.
Région péri-intestinale : 5 kystes, accolés au mésentère.
Intestin indemne.

IV. *Infesté à l'état de têtard depuis 88 jours. Métamorphose terminée depuis 67 jours.*

Région céphalo-pharyngienne : 8 kystes.
Région ano-caudale : 28 kystes.
Autres localisations cutanées : 10 kystes.
Région péri-intestinale : 2 kystes, près de la paroi.

V. *Infesté à l'état de têtard depuis 89 jours. Métamorphose terminée depuis 51 jours.*

Région céphalo-pharyngienne : 79 kystes.
Région ano-caudale : 59 kystes.
Autres localisations cutanées : 14 kystes.
Région péri-intestinale : 9 kystes, mésentère et région hépatique.

VI. *Infesté à l'état de têtard depuis 89 jours. Métamorphose terminée depuis 67 jours.*

Région céphalo-pharyngienne : 5 kystes.
Région ano-caudale : 14 kystes.
Autres localisations cutanées : 12 kystes.
Région péri-intestinale et intestin indemnes.

VII. *Infesté à l'état de têtard depuis 90 jours. Métamorphose terminée depuis 70 jours.*

Région céphalo-pharyngienne : 68 kystes.
Région ano-caudale : 166 kystes.
Autres localisations cutanées : 51 kystes.
Région péri-intestinale et intestin indemnes.

VIII. *Infesté à l'état de têtard depuis 175 jours. Métamorphose terminée depuis 156 jours. En hibernation depuis 4 semaines environ. Longueur 20 mm.*

Région céphalo-pharyngienne : 28 kystes.
Région ano-caudale : 94 kystes.
Autres localisations cutanées : 6 kystes.
Région péri-intestinale : 1 kyste.
Intestin indemne.

IX. *Infesté à l'état de têtard depuis 186 jours. Métamorphose terminée depuis 169 jours. En hibernation depuis 4 semaines environ. Longueur 19 mm.*

Région céphalo-pharyngienne : 84 kystes.
Région ano-caudale : 115 kystes.
Autres localisations cutanées : 6 kystes.
Région péri-intestinale : 2 kystes dans le mésentère.
Intestin indemne.
Les métacercaires des kystes semblent immobiles, il est impossible de les faire bouger, même en chauffant légèrement les préparations.

X. *Infesté à l'état de têtard depuis 193 jours. Métamorphose terminée depuis 170 jours. En hibernation depuis 6 semaines environ. Longueur 20 mm.*

Région céphalo-pharyngienne : 14 kystes.
Région ano-caudale : 32 kystes.
Autres localisations cutanées : 4 kystes.
Région péri-intestinale et intestin indemnes.
Un kyste de la région céphalo-pharyngienne contient une métacercaire vivante et mobile ; les autres semblent mortes.

XI. *Infesté à l'état de têtard depuis 196 jours. Métamorphose terminée depuis 174 jours. En hibernation depuis 6 semaines environ. Longueur 22 mm.*

Région céphalo-pharyngienne : 29 kystes.
Région ano-caudale : 68 kystes.
Autres localisations cutanées : 7 kystes.
Région péri-intestinale et intestin indemnes.

XII. *Infesté à l'état de têtard depuis 200 jours. Métamorphose terminée depuis 195 jours. En hibernation depuis 7 semaines environ. Longueur 22 mm.*

Région céphalo-pharyngienne : 28 kystes.
Région ano-caudale : 37 kystes.
Autres localisations cutanées : 1 kyste.
Région péri-intestinale et intestin indemnes.
Deux kystes de la région céphalo-pharyngienne et un kyste de la région ano-caudale contiennent des métacercaires vivantes et mobiles.

XIII. *Infesté à l'état de têtard depuis 202 jours. Métamorphose terminée depuis 179 jours. En hibernation depuis 8 semaines environ. Longueur 21 mm.*

Région céphalo-pharyngienne : 55 kystes.
Région ano-caudale : 59 kystes.
Autres localisations cutanées : 3 kystes.
Région péri-intestinale : 1 kyste.
Intestin indemne.
Tous les kystes sont morts, présentant l'aspect précédemment mentionné : coloration jaunâtre, aspect opacifié, métacercaires difficiles à distinguer, aucun mouvement.

XIV. *Infesté à l'état de têtard depuis 203 jours. Métamorphose terminée depuis 184 jours. En hibernation depuis 8 semaines environ. Longueur 22 mm.*

Région céphalo-pharyngienne : 15 kystes.
Région ano-caudale : 31 kystes.
Autres localisations cutanées : 1 kyste.
Région péri-intestinale et intestin indemnes.

XV. *Infesté à l'état de têtard depuis 207 jours. Métamorphose terminée depuis 183 jours. En hibernation depuis 8 semaines environ. Longueur 21 mm.*

Région céphalo-pharyngienne : 31 kystes.
Région ano-caudale : 83 kystes.
Autres localisations cutanées : 2 kystes.
Région péri-intestinale et intestin indemnes.

XVI. *Infesté à l'état de têtard depuis 210 jours. Métamorphose terminée depuis 189 jours. En hibernation depuis 8 semaines environ. Longueur 22 mm.*

Région céphalo-pharyngienne : 18 kystes.
Région ano-caudale : 34 kystes.
Autres localisations cutanées : 1 kyste.
Région péri-intestinale et intestin indemnes.
Tous les kystes sont morts. Leur diamètre n'a pas augmenté, pas plus que chez les précédents ; il est toujours approximativement de 250 μ. Nous n'avons observé aucune réaction des hôtes autour de ces kystes.

Discussion

A. obstetricans Laur. est un hôte aussi défavorable que *P. punctatus* pour *O. ranae*. Nous n'avons obtenu que deux éclosions dans l'intestin chez un hôte dont la métamorphose n'était pas terminée (I). Il n'est pas signalé comme hébergeant ce Trématode et nous ne l'avons jamais trouvé parasité dans la nature.

Comme suite aux remarques déjà faites à propos de *P. punctatus*, on peut constater, chez *A. obstetricans* sacrifié en série pendant assez longtemps après exposition aux cercaires, que le nombre des kystes de la région céphalo-pharyngienne commence à devenir plus faible que celui de la région ano-caudale vers le 85^{e}-89^{e} jour après infestation. Il le demeure ensuite. Nous avions généralement observé le rapport contraire chez les autres hôtes, examinés après une moins longue survie. Nous croyons pouvoir conclure qu'il y a élimination des kystes céphalo-pharyngiens, probablement par le tube digestif qu'ils traversent sans éclosion. Comme nous ignorons leur nombre total au début de l'expérience et que ce nombre n'est pas constant pour chaque Amphibien considéré, leur simple énumération ne donne aucun renseignement valable et nous sommes obligés de nous baser sur l'inversion du rapport mentionné.

On peut aussi remarquer que le nombre des kystes dans les localisations autres que les deux précédentes, subit, avec le temps, une baisse irrégulière, ce qui est probablement dû à leur élimination.

Chez nos *A. obstetricans* en hibernation, les métacercaires ont commencé à mourir 186 jours après l'infestation (IX) ; les dernières vivantes ont été vues au bout de 193 et 200 jours (X et XII).

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

(Voir aussi les conclusions et discussions à la fin des paragraphes.)

Limnaea ovata est un hôte intermédiaire plus favorable que *L. palustris* pour le développement d'*Opisthioglyphe ranae*. *Leptolimnaea glabra* peut aussi très probablement jouer ce rôle dans la nature.

Le développement des formes larvaires dans le Mollusque s'arrête pendant l'hiver ; on peut éviter cette interruption en élevant la température.

La pénétration des cercaires chez le têtard d'Amphibien se fait de deux façons : ou bien à travers la peau par le processus déjà connu, ou bien par aspiration au cours de la respiration aquatique ; les cercaires

s'enkystent alors dans la région céphalo-pharyngienne. Vers la fin de la métamorphose de l'Amphibien, les kystes commencent à passer dans la bouche et le pharynx et sont entraînés jusqu'à l'intestin où se fait l'éclosion des métacercaires, ainsi que la croissance des adultes.

Ce second processus s'accomplit ainsi chez les hôtes favorables, représentés dans nos expériences par *Triturus helveticus* et *Rana esculenta* ; de rares kystes passent dans tout le tube digestif sans éclosion des métacercaires. Chez les hôtes moins favorables : *Rana dalmatina*, le nombre de kystes restant intacts est plus élevé. Enfin chez les hôtes défavorables : *Pelodytes punctatus* et *Alytes obstetricans*, presque tous les kystes sont évacués sans éclosion intestinale des métacercaires.

Cette migration, même chez les hôtes favorables, est loin de s'accomplir suivant un processus toujours identique. L'écoulement du stock plus ou moins considérable des kystes accumulés pendant la vie larvaire dans la région céphalo-pharyngienne peut être avancé ou retardé, accéléré ou ralenti, suivant les individus, probablement sous l'influence de facteurs biologiques qui nous échappent. Il s'ensuit que l'arrivée des kystes dans l'intestin dure pendant une période de temps très variable. Chez les hôtes défavorables gardés en captivité, les kystes demeurés dans la région céphalo-pharyngienne sans avoir été évacués, finissent par mourir au cours de l'hibernation.

Il est possible d'infester expérimentalement les adultes par ingestion de cercaires. Dans la nature, on rencontre aussi des kystes absorbés par ingestion, sans savoir évidemment si celle-ci est récente ou si elle a eu lieu chez le têtard. Nous pensons qu'elle est capable de se produire lorsque l'Amphibien adulte se trouve en milieu aquatique.

Ces divers mécanismes permettent de comprendre la présence de très jeunes *O. ranae* chez des Amphibiens âgés, vivant dans la nature et n'ayant pas l'occasion de s'infester à nouveau.

C'est, en somme, l'aspiration des cercaires qui représente le processus naturel d'infestation de l'hôte définitif de *O. ranae*. Le cannibalisme, par consommation de têtards porteurs de métacercaires enkystées, n'est certainement pas utilisé par le jeune Amphibien dont l'intestin est déjà parasité à la fin de la métamorphose ; nous avons d'ailleurs éliminé cette cause d'erreur dans nos expériences en isolant les animaux immédiatement après leur exposition aux cercaires. L'adulte âgé, tout en s'infestant aussi par ingestion, serait, à la rigueur, susceptible d'acquérir son parasitisme par cannibalisme, si les circonstances s'y prêtaient (par exemple : saison). Il est possible également que les Amphibiens dévorant leur mue, ingèrent en même temps des kystes sous-cutanés, à condition que ceux-ci aient persisté. On sait qu'ils disparaissent au bout d'un certain temps, sans avoir achevé leur cycle vital ; il est probable que les modifications de structure de la peau influencent cette disparition ; ceux de la région ano-caudale demeurent les derniers. Le cannibalisme ne semble donc constituer qu'un mode d'infestation occasionnel ; les cercaires ingérées, notamment au cours de la respiration aquatique, sont à peu près les seules ayant des chances de poursuivre leur développement chez un hôte favorable.

Zusammenfassung

L. ovata ist für den Trematoden *Opisthioglyphe ranae* (Fröhl.) ein günstigerer Wirt als *L. palustris*. Die Entwicklung der Larven ist im Winter stark herabgesetzt. Dies kann durch Hebung der Temperatur vermieden werden. Das Eindringen von Zerkarien geschieht auf zwei verschiedene Arten, nämlich entweder durch die Haut oder durch Einatmen in das Maul und die Atmungskammer von Kaulquappen. In diesem Fall bleiben die Zerkarien in der Gegend von Maul und Kehle einzystiert bis zu Beginn der Metamorphose. Während letzterer fallen sie in den Darmlumen, wo die Zystenwand aufgelöst wird und der junge Trematode erwachsen wird. Die günstigsten endgültigen Wirte sind experimentell bestimmt worden, wenngleich auch hier zahlreiche individuelle Verhalten der Wirte festgestellt worden sind, die wahrscheinlich auf die allgemeinen Wirkungen der Metamorphose zurückzuführen sind. Erwachsene Frösche können durch Verschlucken der Zerkarien infisziert werden. Diese verschiedenen Arten des Befallenwerdens werden diskutiert und ihre mögliche Bedeutung in der Natur ins Auge gefasst.

Summary

L. ovata is a more favourable host than *L. palustris* for the Trematode *Opisthioglyphe ranae* (Fröhl.). Development of larval forms is greatly slowed down during Winter. This can be avoided by raising the temperature. Penetration of cercariae occurs in two different ways *viz.* either through the epidermis or by aspiration into the mouth and branchial chamber of tadpoles. In the latter case, the cercariae remain encysted in the bucco-pharyngeal region until the onset of metamorphosis. During the latter, they fall into the gut lumen where the cyst-wall is dissolved and the young Trematode becomes adult. The most favourable definitive hosts have been established experimentally, yet even here, numerous individual host reactions have been registered, probably due to the general effects of metamorphosis. Adult frogs can be infested by ingesting cercariae. These, different modes of infestation are discussed and their possible importance in nature, reviewed.

BIBLIOGRAPHIE

BAER, J. G. — (1943). Les Trématodes parasites de la Musaraigne d'eau *Neomys fodiens* (Schreb.). *Bull. Soc. neuch. Sc. nat.* **68** : 33-84.

BRUMPT, E. — (1944-1945). Recherches biologiques diverses concernant le cycle évolutif du Trématode *Opisthioglyphe ranae (Plagiorchidae). Ann. Parasit.* **20** : 209-243.

CARRÈRE, P. — (1935). Rapport entre le développement des Batraciens anoures et la destinée de leurs métacercaires. *C. R. Soc. Biol.* **120** : 155.

DAWES, B. — (1946). The Trematoda. 644 p., *Cambridge.*

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

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

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

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

TRAVASSOS, L. — (1930). Pesquizas helminthologicas realisadas en Hamburgo. IV. Notas sobre o genero *Opisthioglyphe* Looss, 1899 e generos proximos. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz* **24** : 1-17.