



**HAL**  
open science

**ETUDE EXPÉRIMENTALE DU DÉVELOPPEMENT  
DE BOTHRIOCÉPHALES PARASITES DE  
POISSONS PLEURONECTIFORMES Influence des  
facteurs abiotiques sur la durée du développement et  
l'éclosion des larves Experimental studies on the  
development of Cestodes of genus Bothriocephalus from  
flatfishes Influence of environmental factors on egg  
development and larval émergence**

O. Berrada-Rkhami, C. Gabrion

► **To cite this version:**

O. Berrada-Rkhami, C. Gabrion. ETUDE EXPÉRIMENTALE DU DÉVELOPPEMENT DE BOTHRIOCÉPHALES PARASITES DE POISSONS PLEURONECTIFORMES Influence des facteurs abiotiques sur la durée du développement et l'éclosion des larves Experimental studies on the development of Cestodes of genus Bothriocephalus from flatfishes Influence of environmental factors on egg development and larval émergence. *Vie et Milieu / Life & Environment*, 1986, pp.45-54. hal-03023787

**HAL Id: hal-03023787**

**<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-03023787v1>**

Submitted on 25 Nov 2020

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

# ETUDE EXPÉRIMENTALE DU DÉVELOPPEMENT DE BOTHRIOCÉPHALES PARASITES DE POISSONS PLEURONECTIFORMES Influence des facteurs abiotiques sur la durée du développement et l'éclosion des larves

*Experimental studies on the development  
of Cestodes of genus Bothriocephalus from flatfishes  
Influence of environmental factors on egg development and larval emergence*

O. BERRADA-RKHAMI et C. GABRION

Laboratoire de parasitologie comparée,  
Université des Sciences et Techniques du Languedoc,  
place E. Bataillon, 34060 Montpellier Cedex

CESTODES  
BOTHRIOCÉPHALES  
FACTEURS ABIOTIQUES  
DÉVELOPPEMENT LARVAIRE  
ÉCLOSION

**RÉSUMÉ.** — Dans ce travail nous examinons l'influence de la température, de la salinité et de la lumière sur le développement et l'éclosion des coracidiums de deux espèces de Bothriocéphales (Cestoda, Pseudophyllidea). Le développement et l'éclosion se produisent entre 4 et 20 °C, mais la durée du développement est d'autant plus brève que la température est élevée; à 23 °C cependant, il y a perte du pouvoir d'éclosion. Pour des salinités comprises entre 16 et 34‰, les taux d'émergence sont élevés; au-dessous les pourcentages d'éclosions sont plus faibles; à 2,5‰ (milieu limnique), les conditions deviennent défavorables et les éclosions sont bloquées. La lumière s'avère un facteur indispensable à l'éclosion des coracidiums; l'effet de la lumière blanche apparaît supérieur à celui de la lumière monochromatique (entre 450 et 700 nm). L'augmentation de l'intensité lumineuse ou de la durée d'exposition entraîne un plus grand pourcentage d'éclosions. Nous comparons l'action de ces facteurs abiotiques chez les différents Plathelminthes parasites.

EUCESTODA  
BOTHRIOCEPHALUS sp.  
ENVIRONMENTAL  
FACTORS  
LARVAL DEVELOPMENT  
HATCHING

**ABSTRACT.** — In this study we examined the influence of temperature salinity and light on egg development and coracidial emergence of two species of *Bothriocephalus* (Cestoda, Pseudophyllidea). From 4 °C to 20 °C, egg development as well as coracidial emergence occurred, at 4 °C the development was slower than at 20 °C. At 23 °C the coracidial emergence ceased. In the range 6.5 to 34‰ salinity the eggs developed normally (i.e. no significant difference in the percentage of embryonation) and coracidial emergence was only markedly inhibited in water with a salinity of only 2.5‰. Coracidial emergence occurred only after a light stimulation. The percentage of hatching was higher after a white light stimulus than after a specific wavelength monochromatic stimulus, and the coracidial emergence was higher as the light intensity of the period of illumination increased. The effects of these environmental factors on egg development and larval emergence of Plathelminth parasites is reviewed.

Les œufs des Cestodes Pseudophyllides sont libérés dès les premiers stades de la segmentation du zygote et le développement embryonnaire se poursuit dans le milieu extérieur. De ce fait, les caractéristiques physicochimiques du milieu comme la salinité, le pH, la pression osmotique, l'oxygène ainsi que la température et la lumière apparaissent comme des facteurs importants dans l'incubation et l'éclosion du coracidium.

Chez ces Plathelminthes parasites, des études sur l'action des facteurs abiotiques sur la durée du développement et l'éclosion des coracidiums ont été réalisées, essentiellement dans les genres *Diphyllobothrium* (Hilliard, 1960; Guttowa, 1961; Grabiec *et al.*, 1963), *Triaenophorus* (Michajlow, 1951; Guttowa, 1958) et *Spirometra* (Mueller, 1961); mais dans ces différents travaux, les auteurs ne se sont préoccupés que de l'influence de l'un ou l'autre facteur sur la durée du développement ou sur l'éclosion du coracidium.

Les expériences qui font l'objet de ce travail ont été réalisées afin de rechercher les effets de la salinité, de la température et de la lumière sur la durée du développement et l'éclosion des coracidiums chez deux espèces de Bothriocéphales parasites de Poissons Pleuronectiformes.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Cette étude porte sur 2 Bothriocéphales (Cestodes, Pseudophyllides), *Bothriocephalus barbatus* Renaud, Gabrion et Pasteur, 1983, parasite de la Barbue (*Scophthalmus rhombus* Linné, 1758) et *B. gregarius* Renaud, Gabrion et Pasteur, 1983, parasite du Turbot (*Psetta maxima* Linné, 1758) dans le golfe du Lion.

Les Cestodes prélevés dans l'intestin des Poissons sont rincés abondamment dans du liquide physiologique afin d'éliminer le chyle adhérent au tégument puis stockés 12 h à 4 °C dans le même milieu. Pendant cette période, les segments gravidés libèrent les œufs. Ceux-ci préalablement rincés dans l'eau de mer (28‰, pH 7, 8) filtrée sur membrane Millipore (0,22 µm) sont répartis en lots de 200 à 500 dans des récipients contenant de l'eau de mer filtrée comme précédemment et stockés dans les enceintes thermostatées à 15 °C, à l'obscurité totale afin d'éviter la prolifération des microorganismes nuisibles à l'incubation de l'embryon.

Ces conditions standard de développement sont modifiées en fonction des protocoles expérimentaux. Au cours de chaque série d'expériences, il n'est procédé à la variation que d'un seul paramètre.

A l'issue des expériences, le pourcentage d'éclosions est établi en rapportant le nombre d'œufs éclos

à celui des œufs présents dans le récipient. Le temps de développement est considéré comme optimal lorsque le taux d'éclosion est de 80 %.

### 1. Influence de la température

#### 1.1. Influence de la température sur la durée du développement

L'action de la lumière sur les phénomènes d'éclosion s'étant révélée fondamentale, ceci nous a amenés à prendre un certain nombre de précautions dans l'élaboration du protocole expérimental.

Les œufs déposés dans l'eau de mer à 28‰ sont maintenus à l'obscurité totale dans des containers étanches à la lumière, abritant chacun plusieurs lots d'œufs. Les containers sont placés dans des chambres thermostatées à différentes températures.

Les conditions d'expérimentation nécessitant l'obscurité totale n'ont pas permis le renouvellement du milieu. Cependant, les lots témoins mis en incubation dans des conditions idéales d'oxygénation n'ont pas montré de différences significatives dans la durée du développement et dans les taux d'éclosions.

Toutes les 24 h, pour chaque espèce, un lot d'œufs est retiré de son container. Après exposition pendant 10 mn à la lumière, les œufs sont fixés par adjonction de formol à 5 %.

Tabl. I. — Influence de la température. A, sur la durée du développement embryonnaire; B, sur le maintien du pouvoir d'éclosion chez *B. barbatus* et *B. gregarius*.

*Influence of temperature. A, on embryonic development; B, on the maintenance of hatching capacity in B. barbatus and B. gregarius.*

Espèces	<i>B. barbatus</i>		<i>B. gregarius</i>	
	Observée	Théorique	Observée	Théorique
A Température °C	Durée du développement (en jours)			
20	4	3,87	3	3,27
18	6	5,15	4	3,83
16	7	6,85	5	4,47
15	8	7,90	7	6,12
12	10	12,13	10	11,44
10	14	16,13	14	15,64
8	18	21,46	18	21,39
6	29	28,55	29	29,25
4	50	37,99	50	40
	$\chi^2 = 5,1656$	$\chi^2 = 15,51$	$\chi^2 = 3,6114$	$\chi^2 = 15,51$
B Température °C	% d'éclosion pour 15 et 30 jours supplémentaires à l'obscurité			
	15	30	15	30
20	15	0	18,25	2,1
15	25,9	11,3	29,1	13,5
10	41,2	27,1	43,5	30,02
4	87,7	90,01	92,40	90,95

Les expériences sont répétées 3 fois pour chacune des températures testées.

La durée moyenne du développement pour les 2 espèces évolue en sens inverse de la température (Tabl. IA). En effet, si l'on considère les températures extrêmes testées, à savoir 20 ° et 4 °C, la durée du développement pour *B. gregarius* passe de 3 à 50 j et de 4 à 50 j pour *B. barbatus*.

La courbe expérimentale de la durée du développement en fonction de la température, pour les 2 espèces (Fig. 1A) suit une loi exponentielle négative de la forme  $y = a \times e^{-bx}$ , dans laquelle  $y$  = la durée du développement embryonnaire en jours,  $x$  = la température en °C, et  $b$  = la pente de la droite.

Le test du  $\chi^2$  permet de comparer les valeurs observées aux valeurs théoriques (Tabl. IA). Les différences ne sont pas significatives au risque de 5 % ( $\chi^2 = 5,1656$  pour *B. barbatus* et  $\chi^2 = 3,6114$  pour *B. gregarius*) à 8 degrés de liberté. L'ajustement est satisfaisant sauf pour 4 °C.

L'équation exponentielle peut être linéarisée en prenant le logarithme (Fig. 1B). Les coefficients de

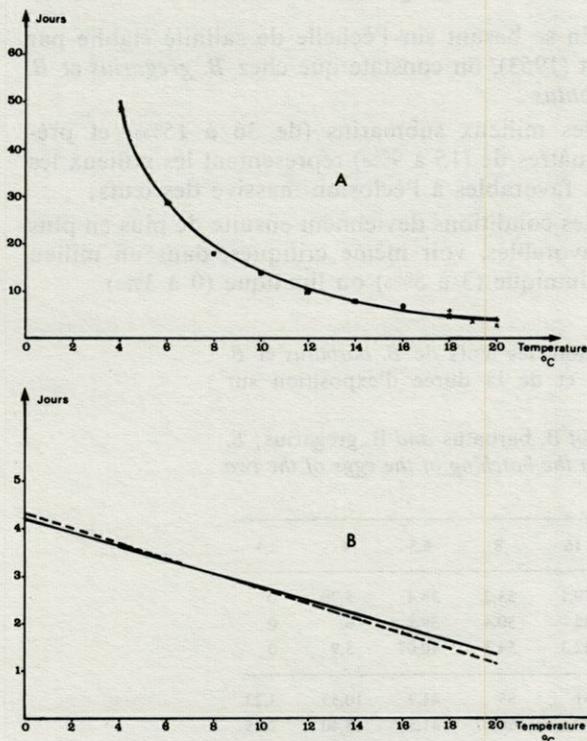


Fig. 1. — A, Courbes expérimentales du développement embryonnaire de *B. barbatus* (—) et *B. gregarius* (---) en fonction de la température; B, droites estimées de la corrélation entre le logarithme de la durée du développement embryonnaire (log Y) et la température (en °C) pour les deux espèces.

A, Experimental curves of the embryonic development of *B. barbatus* (—) and *B. gregarius* (---) as a function of temperature. B, estimated lines of correlation between the logarithm of the length of embryonic development (Log Y) and the temperature (in °Celsius) in the two species.

corrélation respectivement de 0,98 pour *B. barbatus*, et 0,99 pour *B. gregarius* indiquent une corrélation fortement significative entre la durée du développement et la température. Pour *B. barbatus*,  $\log y = 4,21 - 0,14 x$  et pour *B. gregarius*,  $\log y = 4,33 - 0,16 x$ .

Le test de comparaison des pentes des 2 droites d'après Sokal et Rohlf (1969) montre qu'il n'existe aucune différence significative entre elles, au risque de 5 % ( $F_{14} = 245$ ); l'action de la température sur la durée du développement embryonnaire est donc identique chez *B. barbatus* et *B. gregarius*.

## 1.2. Influence de la température sur le phénomène d'éclosion

Pour les 2 Bothriocéphales, le taux maxima d'éclosions est obtenu entre 4 et 20 °C lorsque la durée d'incubation a été suffisante pour permettre le développement complet du coracidium. Pour les températures supérieures à 20 °C (23 °C et 24 °C), après 3 j d'incubation, bien que l'oncosphère paraisse développée à l'intérieur de l'œuf, on n'observe aucune éclosion. Ce blocage persiste quelle que soit la durée d'incubation, au-delà de 3 j.

## 1.3. Influence de la température sur le maintien du pouvoir d'éclosion

2 séries d'expériences ont été réalisées pour 4 températures : 20, 15, 10 et 4 °C en maintenant l'incubation 15 j ou 30 j à l'obscurité au-delà de la date présumée de l'éclosion, puis en exposant les œufs à la lumière.

Les résultats sont rassemblés dans le tableau 1B.

Ces 2 séries d'expériences montrent que le maintien du pouvoir d'éclosion décroît entre 4 et 20 °C en fonction de l'augmentation de la température (Fig. 2A). On constate en outre une corrélation étroite entre la durée d'incubation au-delà de la durée normale et le nombre d'individus susceptibles d'éclore, la proportion d'œufs aptes à éclore diminuant rapidement avec la durée d'incubation.

Ce phénomène n'affecte cependant pas les œufs mis à incuber à 4 °C, qui gardent leur capacité d'éclore après 80 jours d'incubation. Ce résultat nous a amenés à prolonger, pour cette température, le temps d'incubation de 30 jours supplémentaires (110 jours au total). Après exposition à la lumière, les œufs éclosent en masse. 83 % chez *B. barbatus* et 80 % chez *B. gregarius*.

Ainsi, les œufs de *B. barbatus* et *B. gregarius* sont viables dans une assez large gamme de températures (4 à 20 °C); la durée du développement apparaît inversement proportionnelle à la température. Pour les températures extrêmes, les basses températures provoquent l'allongement de la durée du développement embryonnaire et le pouvoir d'éclosion se

maintient même après plusieurs mois d'incubation à l'obscurité. Pour les températures supérieures ou égales à 23 °C, on constate un raccourcissement de la durée du développement, cependant dans ces conditions, il y a perte rapide du pouvoir d'éclosion.

Enfin, l'étude de l'influence de la température sur la durée du développement ne montre pas de différence significative entre les 2 espèces.

## 2. Influence de la salinité sur la durée du développement et l'éclosion

Les œufs sont disposés en lots de 60 à 80 dans des boîtes contenant chacune 10 à 15 cc d'eau de salinité déterminée.

Les différentes salinités sont obtenues par dilution d'eau de mer à 32‰ à l'aide d'eau distillée. 7 valeurs de salinité ont été utilisées (Tabl. IIA); les mesures de salinité ont été effectuées à l'aide d'un salinomètre (YSI, modèle 33). 3 séries d'expériences ont été réalisées pour chaque salinité. La température d'incubation est maintenue constante (15 °C) tout au long de l'expérience.

Pour les valeurs de salinité de 32, 24 et 16‰, à 15 °C, pour les deux espèces, la durée du développement est de 8 jours.

Les pourcentages d'éclosions oscillent en moyenne entre 82 % et 81 % chez *B. barbatus* et entre 84 % et 80 % chez *B. gregarius* (Tabl. IIA).

A 6,5‰, chez *B. barbatus*, le taux d'éclosion est encore de 30 %, mais décroît rapidement pour devenir nul à 2,5‰. Chez *B. gregarius*, nous obser-

vons la même chute du taux d'éclosions, mais à 2,5‰ de salinité, 3 % des œufs parviennent encore à éclore (Fig. 2B, Tabl. IIA).

Pour toutes les salinités inférieures à 16‰, c'est-à-dire à partir desquelles le taux d'éclosions diminue, l'observation des œufs ne révèle aucune anomalie morphologique apparente des larves à l'intérieur de l'œuf, et ce, aussi bien avant qu'après le moment supposé de l'éclosion.

L'observation des œufs après 8 j d'incubation à l'obscurité totale à 15 °C fait apparaître un fort pourcentage d'œufs (80 à 95 %) contenant des coracidiums bien formés à l'intérieur desquels l'oncosphère mobile présente des crochets bien développés.

Ainsi, les variations de salinité n'affectent ni le développement embryonnaire ni la durée d'incubation. Chez *B. barbatus* et chez *B. gregarius* la majorité des œufs sont prêts à éclore au bout de 8 j d'incubation à 15 °C quelle que soit la salinité du milieu dans lequel ils sont placés. Par contre, ces variations de salinité constituent un facteur limitant pour l'éclosion (Fig. 2B).

En se basant sur l'échelle de salinité établie par Petit (1953), on constate que chez *B. gregarius* et *B. barbatus* :

- les milieux submarins (de 36 à 15‰) et pré-saumâtres de (15 à 9‰) représentent les milieux les plus favorables à l'éclosion massive des œufs;
- les conditions deviennent ensuite de plus en plus défavorables, voir même critiques, dans un milieu prélimnique (3 à 5‰) ou limnique (0 à 3‰).

Tabl. II. — A, Influence de la salinité sur l'éclosion des œufs de *B. barbatus* et *B. gregarius*; B, Influence de l'intensité lumineuse et de la durée d'exposition sur l'éclosion des œufs des deux espèces.

A, Influence of salinity on the hatching of the eggs of *B. barbatus* and *B. gregarius*; B, Influence of light intensity and length of exposure on the hatching of the eggs of the two species.

A		Salinité ‰								
		32	24	16	8	6,5	4	2,4		
<i>B. barbatus</i>	% d'éclosions	82,50	80,20	79,1	53,2	38,4	5,20	0		
		81,75	83,40	82	50,4	39,9	6	0		
		82,9	82,1	82,3	54,1	40,07	5,9	0		
<i>B. gregarius</i>		84	87,6	81	55	41,7	10,53	3,23		
		83,5	83	79,6	60,07	41,5	15,40	2,65		
		83,2	83,5	79	58	42,9	15,90	3,01		
B		Durée d'exposition en minutes								
		1/2	1	2	3	5	7	9	11	
<i>B. barbatus</i>	% d'éclosions	12	—	1,09	2,51	4,20	9,15	21,2	20,8	23,1
	pour trois intensités lumineuses (lux)	70	1,58	4,12	10,7	19,05	43,20	79,2	83,3	82,8
		600	21,8	30,05	39,2	45,6	59,97	78,4	84,2	83,1
<i>B. gregarius</i>	% d'éclosions	12	—	1,8	2,93	3,98	8,7	18,2	20,3	18,75
	pour trois intensités lumineuses (lux)	70	2,3	5,07	10	21,4	45,1	80,1	81,7	80,3
		600	25	29,4	40,02	46,8	59,72	79,5	80,1	80,9

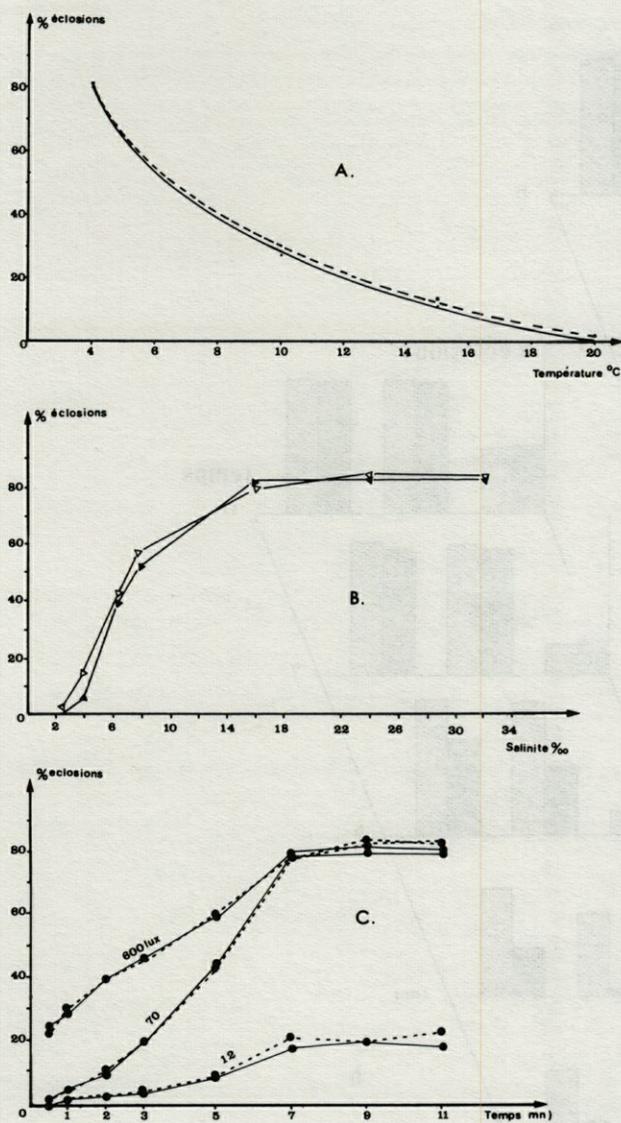


Fig. 2. — A, Influence de la température sur le maintien du pouvoir d'éclosion chez *B. barbatus* (—) et *B. gregarius* (---) après 30 jours d'incubation. B, Influence de la salinité sur le taux d'éclosions des œufs des deux espèces. C, Représentation graphique de l'influence de la lumière blanche et de la durée d'exposition sur le taux d'éclosions des œufs.

A, Influence of temperature on the maintenance of hatching capacity in *B. barbatus* (—) and *B. gregarius* (---) after 30 days of incubation. B, Influence of salinity on the hatching rate of the eggs of the two species. C, Influence of white light and the length of exposure on the hatching of the eggs.

### 3. Influence de la lumière

#### 3.1. Influence de la lumière sur la durée du développement

Les œufs sont disposés dans des chambres thermostatées à 19, 15 et 10 °C, en présence d'une

illumination continue ou d'une photopériode LD 12/12, la source lumineuse étant constituée par un tube lumière du jour.

Les résultats sont identiques à ceux obtenus pour le développement embryonnaire à l'obscurité totale lors de l'étude de l'influence de la température sur la durée du développement.

A 19 °C, que ce soit en lumière continue ou en présence d'une photopériode, le développement embryonnaire est achevé au bout de 4 j pour *B. gregarius* et de 5 j pour *B. barbatus*. A 15 °C, la durée du développement est de 8 jours. A 10 °C, elle est de 14 j, quelle que soit l'espèce.

#### 3.2. Influence de la lumière blanche sur l'éclosion

##### 3.2.1. Influence de l'intensité lumineuse et de la durée d'exposition

Au terme du développement, les œufs sont maintenus à 15 °C et soumis à une lumière du jour émise par une ampoule « Mazda, 60 W », reliée à un variateur d'intensité. 3 intensités lumineuses ont été régulièrement utilisées : 12, 70 et 600 lux. Les mesures d'intensité ont été effectuées à l'aide d'un luxmètre (Tektronix type J 6511).

Pour chaque intensité, des lots d'œufs des 2 espèces sont exposés pendant 30 s, 1,2,3,5,7,9 et 11 mn.

Pour une intensité lumineuse de 600 lux, l'éclosion débute après une exposition de 30 à 60 s et ceci pour les 2 espèces (Tabl. IIB).

Pour un temps d'exposition donné, l'augmentation de l'intensité lumineuse entraîne une augmentation du taux d'éclosions (Fig. 2C). En outre, pour une même intensité, celui-ci augmente avec la durée de l'exposition.

L'intensité lumineuse nécessaire à l'obtention d'un maximum d'éclosions se situe entre 70 et 600 lux, ce maximum étant atteint au bout de 7 mn d'exposition (Fig. 2C).

##### 3.2.2. Influence de l'effet rémanent de la lumière

Nous avons fait varier simultanément l'intensité lumineuse et la durée d'exposition. Au terme du développement, les œufs sont exposés à 5 intensités lumineuses (12, 30, 70, 250 et 600 lux) pendant 10 s, 30 s, 1, 5, 7 et 9 mn. Après chaque exposition à la lumière, les œufs sont conservés à l'obscurité pendant 10 mn.

L'effet rémanent de la lumière sur le taux d'éclosions est fonction de l'intensité lumineuse (Tabl. IIIA, Fig. 3) : au-delà de 70 lux, celui-ci est d'autant plus important que l'intensité est plus forte. Il est aussi fonction de la durée d'exposition (Tabl. IIIA, Fig. 3) : pour des expositions inférieures à 5 mn, les taux d'éclosions, bien que supérieurs à ceux obtenus par l'effet brut de la lumière, restent faibles; pour des expositions supérieures à 5 mn, les

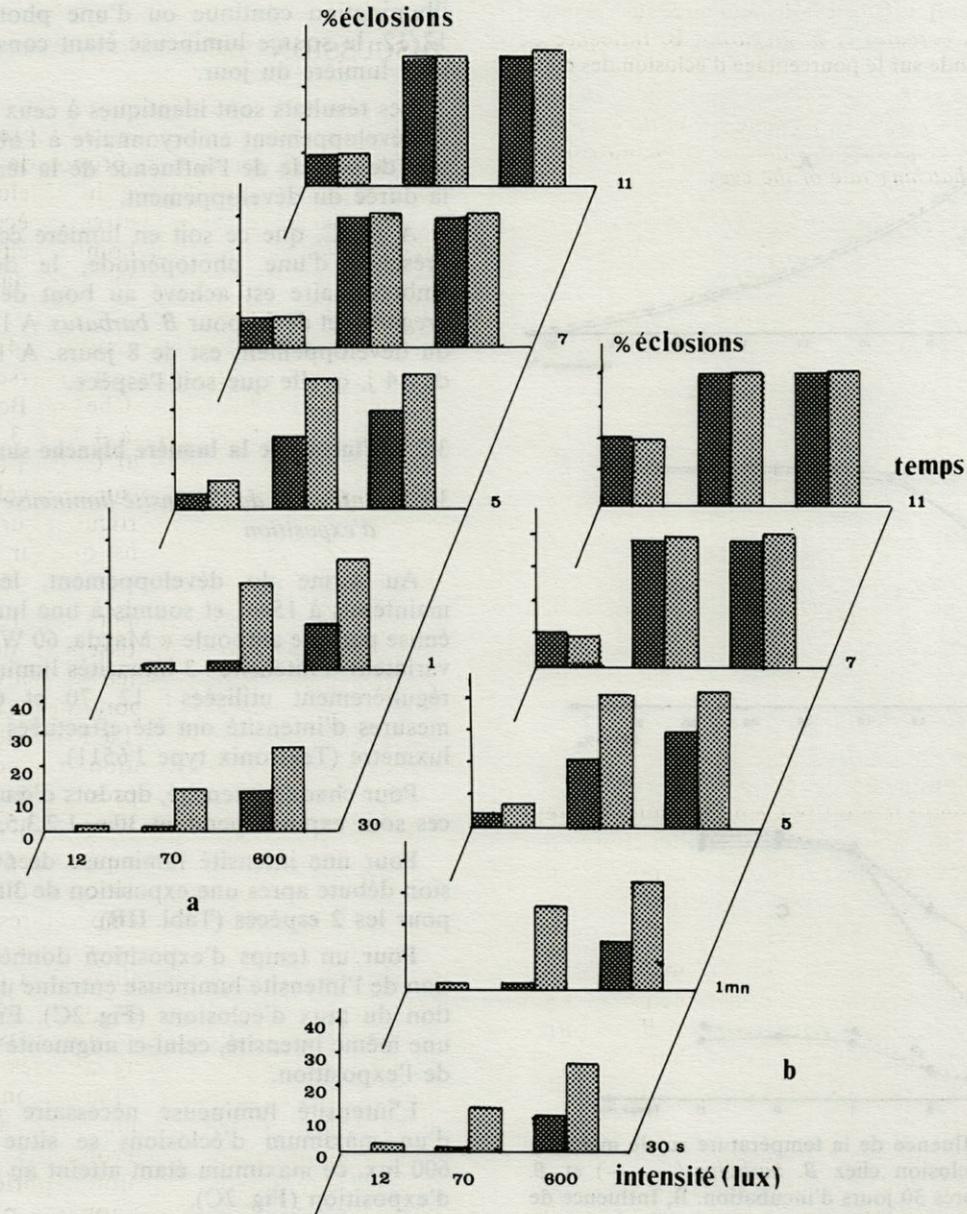


Fig. 3. — Représentation graphique de l'action rémanente de la lumière sur l'éclosion des œufs de *B. barbatus* (a) et *B. gregarius* (b) en fonction de l'intensité lumineuse et de la durée d'exposition.

*Residual effect of light on the hatching of the eggs of B. barbatus (a) and B. gregarius (b) as a function of light intensity and length of exposure.*

■ Effet brut de la lumière  
Immediate effect of light      ▨ Effet rémanent  
Residual effect

taux d'éclosions sont identiques que l'exposition à la lumière soit suivie ou non d'une période de 10 mn à l'obscurité. Pour des intensités supérieures à 72 lux, une illumination de 7 mn est suffisante pour déclencher instantanément le maximum d'éclosions. Ces expériences permettent en outre de constater que les taux d'éclosions obtenus pour des intensités de 250 lux sont équivalents à ceux obtenus à 600 lux.

### 3.3. Influence de la lumière monochromatique

Les œufs sont mis à incuber à 19 °C à l'obscurité totale. A la fin du développement embryonnaire (4 j après le début de l'expérience pour *B. gregarius* et 5 j pour *B. barbatus*), les œufs sont transférés dans la chambre noire d'un spectrophotomètre (Beckman D 1690) et soumis à une lumière monochromatique

Tabl. III. — A, Effet rémanent de la lumière sur l'éclosion des œufs de *B. barbatus* et *B. gregarius*; B, Influence de la longueur d'onde sur le pourcentage d'éclosion des œufs.

A, *Residual effect of light on the hatching of the eggs of B. barbatus and B. gregarius*; B, *Influence of the wave length of light on the hatching rate of the eggs.*

A		Durée de l'exposition						
		10 s	30 s	1 mn	5 mn	7 mn	11 mn	
<i>B. barbatus</i>	% d'éclosion	12	3,02	3,7	4,3	16	19,40	21,08
	pour cinq intensités lumineuses (lux)	30	10,75	13,4	20,7	34	39,05	38,7
		70	15,9	26,6	52,1	83,4	81,2	83,8
		250	22,5	29,85	63,07	85	87,4	91,01
		600	37	54	67,3	85,2	83	84,8
<i>B. gregarius</i>		12	3,1	3	3,6	17,5	19	19,75
		30	9	11,31	23,3	31,03	37,8	37,2
		70	16,7	25,8	53,2	79,2	83,1	80,8
		250	20,1	32,5	61	85,5	90	86,9
		600	36	52,43	68	83,04	82,7	84

B		<i>B. barbatus</i>			<i>B. gregarius</i>		
Durée de l'exposition		30 s	1 mn	10 mn	30 s	1 mn	10 mn
% d'éclosion	450	—	12,89	15,40	—	9,97	9,05
en fonction de la longueur d'onde (en nm)	500	—	14,46	12,8	—	9,2	12,43
	550	—	15,86	11,66	—	11,75	10,23
	600	—	14,63	13,7	—	10,38	9,76
	650	—	12,45	12,2	—	9,4	11,37
	700	—	14	14,9	—	12	11,50

de longueur d'onde choisie (entre 450 et 700 nm). Le spectrophotomètre n'étant pas équipé d'un variateur d'intensité, nous n'avons pu travailler dans des conditions isoquantiques. 3 durées d'exposition ont été testées : 30 s 1 et 10 mn. A la fin de chaque exposition, les œufs sont fixés.

D'après les résultats obtenus (Tabl. IIIB), les longueurs d'ondes examinées ont le même effet sur l'éclosion des œufs de *B. barbatus* et de *B. gregarius*. Quelle que soit la durée d'exposition, pour ces différentes longueurs d'ondes, seule une faible proportion parvient à éclore.

L'effet des différentes longueurs d'ondes sur l'éclosion testées individuellement, s'avère inférieur à celui de la lumière blanche pour des intensités supérieures à 12 lux (Tabl. IIB et IIIB).

Ainsi, si la lumière blanche se révèle sans influence sur la durée du développement des coracidiums, elle apparaît, par contre, indispensable à leur éclosion. Les taux d'éclosions sont maxima pour des intensités égales ou supérieures à 250 lux et une durée d'exposition de 7 mn. En outre, on observe un effet rémanent de la lumière et celui-ci est d'autant plus important que la durée d'exposition est inférieure à 5 mn. Enfin, les taux d'éclosions en présence de lumière blanche sont toujours supérieurs à ceux obtenus en présence de lumière monochromatique pour des longueurs d'ondes comprises entre 450 et 700 nm.

DISCUSSION

La comparaison des observations réalisées chez *B. barbatus* et *B. gregarius* à propos de l'influence de la température sur la durée du développement avec celles effectuées chez d'autres espèces de Pseudophyllides révèle la grande homogénéité des réponses de ces parasites vis-à-vis de la température (Tabl. IV).

Quel que soit le milieu, entre + 4 °C et 20 °C, la durée du développement est inversement proportionnelle à la température. Chez les Bothriocéphales, cette durée passe de 50 j à 4 °C à 3 à 4 j pour les températures voisines de 20 °C. Ceci est conforme à l'action de la température sur le développement des organismes vivants, en particulier sur la vitesse des phénomènes mitotiques ainsi que sur l'activation du métabolisme général.

L'action des basses températures (entre 0 et 4 °C) se manifeste par un ralentissement de l'ontogenèse du coracidium et le maintien du pouvoir d'éclosion pendant des durées importantes (110 j pour *B. barbatus* et *B. gregarius*). La Rue, cité par Vergeer (1936) signale la réactivation des coracidiums de *Diphylobothrium latum* après 3 ans et 1/2, mais l'auteur ne signale pas la température d'incubation.

Si l'action des basses températures ne semble pas nuire au développement du coracidium, il n'en va pas de même pour les températures élevées dont Mueller (1961) a montré à propos de *Spirometra mansonoides* qu'elles entraînaient la mort des coracidiums à l'intérieur de l'œuf, et ce, dès le 3<sup>e</sup> jour du développement; les œufs ayant résisté au-delà de 37 °C (20 %) étant en outre affectés de malformations. Celles-ci portent sur l'inversion de la polarité et la taille du coracidium, mais affectent aussi certaines structures embryonnaires (les crochets peuvent être absents, les protonéphridies se doubler). L'effet tératologique apparaît proportionnel à la durée de l'exposition de l'œuf aux températures élevées. Chez *B. gregarius* et *B. barbatus*, bien que le taux d'éclosions soit inversement proportionnel à l'élévation de la température et devienne nul au-delà de 23 °C, les températures supérieures à 20 °C ne semblent pas avoir d'effet tératologique sur le coracidium.

Au sein du même genre, la durée du développement en fonction de la température pourrait constituer un critère spécifique. Dans le genre *Diphylobothrium*, la durée du développement à 20 °C varie de 5 j pour *D. cordatum* à 9 j pour *D. ditremum* (Hilliard, 1960). Par contre, à cette température l'éclosion de *D. ursi* et de *D. dalliae* n'a lieu qu'entre 4 et 5 mois. A ce propos, Guttowa (1958) parle de spécificité thermique.

Chez les Bothriocéphales, il semble que ce soit plutôt la limite supérieure de température compati-

Tabl. IV. — Variation de la durée du développement en fonction de la température chez les Pseudophyllides.  
*Variation of the development as a function of temperature in Pseudophyllid Cestodes.*

Parasites	Hôtes	Milieu	T°C	Durée du développement	Références	Observations
<i>Pyramicocephalus phocarum</i>	(Phoque)	marin	20	9 à 12 jours	Hilliard (1960)	
<i>Polyonchobothrium ophiocéphalina</i>	<i>Ophiocéphalus argus</i> (Poisson)	marin	22-29	3 jours	Zhougzhang (1982)	
<i>Diphyllobothrium sebago</i>	<i>Larus argentatus</i> (Oiseau)	marin	25-28 20	9 jours 21 jours	Meyer & Vik (1963) Meyer (1967)	
<i>D. dendriticum</i>	<i>Larus argentatus</i> (Oiseau)	marin	20	6 à 8 jours	Hilliard (1960)	
<i>D. lanceolatum</i>	Phoque	marin	20	12 à 18 jours		
<i>D. cordatum</i>	<i>Erignathus barbatus</i> (Phoque)	marin	20	5 à 6 jours		
<i>D. macroovatum</i>	<i>Balaenoptera acutorostrata</i> (Baleine)	marin	18	8 à 10 jours	Hatsushika <i>et al.</i> (1981)	Pas d'éclosion à 25-27°C
<i>Bothriocephalus opsarichthydis</i>	- <i>Myopharyngodon aethiops</i> - <i>Opsalichthys unicrostris</i> (Poisson)	marin	22-29	3 à 4 jours	Zhougzhang (1982)	
<i>Bothriocephalus scorpii</i>	<i>Scophthalmus maeoticus maeoticus</i> (Poisson)	marin	8-9 20-24	16 jours 4 à 5 jours	Solonchenko (1979)	Pas d'éclosion à 30°C
<i>Schistocephalus solidus</i>	<i>Podiceps grisegena</i> (Oiseau)	eau douce	25 20	8 jours 14 à 16 jours	Smyth (1963) Hilliard (1960)	
<i>Ligula intestinalis</i>	Oiseau	eau douce	4 23	99 jours 7 jours	Schaak, communication personnelle	
<i>Spirometra mansonioides</i>	Chat	eau douce	25-27	10 jours	Mueller (1959)	
<i>Triaenophorus lucii</i>	Poisson	eau douce	2-4 18-20	21 à 23 jours 5 jours	Guttowa (1958)	Température critique = 4°C Développement arrêté entre 0 et 2°C
<i>Diphyllobothrium alascense</i>	Chien	eau douce	20	10 jours	Hilliard (1960)	
<i>D. osmeri</i>	Chien	eau douce	20	11 jours	»	
<i>D. ursi</i>	Ours brun	eau douce	20 2	14 à 19 jours 4 à 5 mois	» »	
<i>D. dalliae</i>	Chien	eau douce	20 2	7 à 8 jours 4 à 5 mois	» »	
<i>D. latum</i>	Homme	eau douce	8-10 30	39 à 42 jours 6 jours	Guttowa (1961)	Pas de développement en dessous de 8°C Vacuolisation des oeufs au-delà de 30°C
<i>D. ditremum</i>	<i>Gavia immer</i> (Oiseau)	eau douce	20	9 jours	Hilliard (1960)	
<i>Bothriocephalus rarus</i>	<i>Notophthalmus viridescens</i> (Amphibien)	eau douce	16	11 jours 6 jours 4 jours	Jarroll (1979)	
<i>Bothriocephalus aegyptiacus</i>	<i>Barbus bynni</i> (Poisson)	eau douce	18-20 24	6 jours 3 jours	Rysavy & Moravec (1975)	
<i>B. (Clestobothrium) kivuensis</i>	Barbeau (Poisson)	eau douce	20-25	2 à 3 jours	Baer & Fain (1957 - 1958)	
<i>B. claviceps</i>	<i>Anguilla anguilla</i> (Poisson)	eau douce	18	7 jours	Dupont, 1984	

ble avec l'éclosion qui constitue un critère spécifique, certaines espèces pouvant éclore au-delà de 23 °C, température limite pour *B. gregarius* et *B. barbatus* (Tabl. IV).

Il est remarquable que chez les Diphyllobothriidae parasites de Vertébrés homéothermes (Oiseaux et Mammifères) le seuil de tolérance vis-à-vis des températures élevées soit supérieur à celui des

Bothriocephalidae parasites de Vertébrés poïkilothermes (Poissons, Batraciens et Reptiles).

En ce qui concerne l'influence de la composition physicochimique de l'eau sur le développement et l'éclosion de *B. barbatus* et *B. gregarius*, nos observations révèlent la grande tolérance de ces espèces vis-à-vis de la salinité. Ces observations concordent avec celles de Markowski (1935) sur *B. scorpii*; par

contre, d'autres espèces se révèlent beaucoup plus sténohalines; c'est le cas en particulier de *D. alascens* dont les coracidiums n'éclosent qu'à 9‰ (Hilliard, 1960). Compte tenu de l'absence de modifications de l'embryon et de l'embryophore à l'intérieur de l'œuf lorsque celui-ci est soumis à de faibles salinités, le facteur responsable du blocage du phénomène d'éclosion pourrait être non pas la pression osmotique mais la composition de l'eau comme le suggérait Hilliard (1972).

A la suite des travaux réalisés chez diverses espèces de Cestodes Pseudophyllides et de nos observations, il semble que l'influence de la lumière sur la durée du développement des coracidiums soit nulle. Par contre, chez certaines espèces, la lumière peut se révéler indispensable à l'éclosion. C'est le cas pour *B. gregarius* et *B. barbatus* ainsi que pour certaines espèces de Diphyllbothriidae (Smyth, 1963; Grabiec *et al.* 1963).

Chez *B. barbatus* et *B. gregarius*, l'influence de la lumière apparaît en outre différente selon l'intensité de l'éclairage et la durée de l'exposition; mais il ne semble pas que certaines longueurs d'ondes soient plus favorables que d'autres, comme cela a été observé chez *Diphyllbothrium latum* (Grabiec *et al.*, 1963).

L'apparente hétérogénéité des réponses des Pseudophyllides à la lumière pourrait provenir comme le suggérait Hilliard (1960) d'une adaptation des parasites au milieu, les œufs déposés à une grande profondeur\* ou dans des eaux turbides étant amenés à éclore en l'absence totale de lumière alors que la libération des coracidiums n'intervenant qu'en présence de lumière comme chez *B. gregarius* et *B. barbatus* se produirait dans des milieux limpides et peu profonds.

Alors que l'influence de la température et de la salinité, la première agissant sur la durée du développement, la seconde sur les mécanismes d'éclosion, se révèlent identiques chez les Cestodes Pseudophyllides, les Monogènes (Llewellyn, 1957; Bychowsky, 1957) et les Trématodes (Rowcliffe et Olleren show, 1961; Vanoverschelde, 1981; Styczniska-Jurewicz, 1965; Wilson, 1968), la lumière dont la présence s'avère indispensable à l'éclosion des Trématodes et des Monogènes (Rowan, 1956, 1957; Bunoy, 1981, MacDonald et Jones, 1978; MacDonald et Combes, 1978) n'apparaît pas toujours indispensable à l'éclosion des œufs de Cestodes Pseudophyllides.

Bien que les mécanismes qui président à la libération des larves ne soient pas encore élucidés, on peut, d'ores et déjà, considérer que dans certains

cas la présence d'une enzyme photosensible n'est pas à l'origine du phénomène.

Au travers de ces études, la température, la salinité et la lumière apparaissent comme des facteurs limitants (Odum, 1976) définissant les limites de la biocénose au-delà desquelles en l'absence de développement ou d'éclosion des larves le maintien des cycles s'avère impossible. Enfin, les exigences des différentes espèces congénériques vis-à-vis des caractéristiques physicochimiques du milieu et de la lumière, par leur spécificité, se révèlent de nature à favoriser leur isolement.

REMERCIEMENTS. — Ce travail a été réalisé dans le cadre de l'U.A. 698 du C.N.R.S. et a bénéficié du concours financier de l'IFREMER (contrat GIS ARM 83/2978).

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BAER J.G. et A. FAIN, 1958. *Bothriocephalus (Clestobothrium kivuensis* n. sp. Cestode parasite d'un Barbeau du lac Kivu. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belgique*, **88** : 287-302.
- BUNDY D.A.P., 1981. Periodicity in the hatching of digenean eggs : a possible circadian rhythm in the life cycle of *Transversotrema patialense*. *Parasitology*, **83** : 13-22.
- BYCHOWSKY B.E., 1957. Monogenetic Trematodes : their systematics and phylogeny. Amer. Instit. Biol. Sci. Ed. W.J. Hargis, 627 p.
- CAMPBELL R. et J. GARTNER, 1982. *Pistana eurypharyngis* gen. et sp.n. (Cestoda Pseudophyllidea) from the Bathypelagic Gulper Eel, *Eurypharynx pelicanoides* Vaillant, 1882, with comments on host and parasite ecology. *Proc. Helminthol. Soc. Wash.*, **49** (2) : 218-225.
- DUPONT F., 1984. Biologie des populations de *Bothriocephalus claviceps*, Cestode Pseudophyllidea, parasite de l'Anguille européenne *Anguilla anguilla*. Thèse de spécialité, Montpellier : 199 p.
- GRABIEC S., A. GUTTOWA et M. MICHAJLOW, 1963. Effect of light stimulus on hatching of coracidia of *Diphyllbothrium latum* (L.). *Acta parasit. pol.*, **11** (17) : 229-237.
- GUTTOWA A., 1958. Further research on the effect of temperature on the development of the Cestode *Trianocephorus lucii* (Mül.) embryos in eggs and on the invadability of their oncospheres. *Acta parasit. pol.*, **6** : 367-381.
- GUTTOWA A., 1961. Experimental investigations on the systems « procercooids of *Diphyllbothrium latum* (L.) Copepoda ». *Acta parasit. pol.*, **9** : 371-408.
- HATSUSHIKA R., J. MAEJIMA et H. KAMO, 1981. Experimental studies on the development of *Diphyllbothrium macroovatum* Jurakhno, 1975 from the minke whale *Balaenoptera acutorostrata*. I. Embryonation and hatching of the eggs. *Jap. J. Parasitol.*, **46** : 703-716.
- HILLIARD D.K., 1960. Studies on the helminth fauna of Alaska XXXVIII. The taxonomic significance of eggs and coracidia of some Diphyllbothriid Cestodes. *J. Parasit.*, **46** : 703-716.

(\*) *Pistana eurypharyngis* a été décrit par Campbell et Gartner (1982) chez des Anguilles de grande profondeur (*Eupharynx plecanoïdes*) vivant entre 700 et 5 000 m de profondeur. Ces Pseudophyllides contenaient dans l'utérus des œufs operculés.

- HILLIARD D.K., 1972. Studies on the helminth fauna of Alaska. LI. Observations on eggshell formation in some Diphylobothriid Cestodes. *Can. J. Zool.*, **50** : 585-592.
- JARROL E.L., 1979. Population biology of *Bothriocephalus rarus* Thomas (1937) in the red spotted newt, *Notophthalmus viridescens* Raf. *Parasitology*, **79** : 183-193.
- LLEWELLYN J., 1957. The larvae of some monogenetic trematode parasites of Plymouth fishes. *J. mar. biol. Ass.* : 243-259.
- MARKOWSKI S., 1935. Einfluss der milieueränderungen auf die Entwicklung der eier von *Bothriocephalus scorpii* (Müller, 1776). *Bull. Acad. pol. Sci. cl. II, ser. Sci. biol.*
- MACDONALD S. et C. COMBES, 1978. The hatching rhythm of *Polystoma integerrimum*, a monogenean from the frog *Rana temporaria*. *Chronobiologia*, **5**, 277-285.
- MACDONALD S. et A. JONES, 1978. Egg laying and hatching rhythms in the monogenean *Diplozoon homoion gracili* from the Southern barbel (*Barbus meridionalis*). *J. Helminth.*, **52** : 23-28.
- MEYER M.C., 1967. Hatching of *Diphylobothrium sebago* eggs in nature. *Trans. Amer. Microsc. Soc.*, **3** : 239-243.
- MEYER M.C. et R. VIK, 1963. The life cycle of *Diphylobothrium sebago* (Ward, 1910). *J. Parasitol.*, **49** : 962-968.
- MICHAJLOW W., 1951. Stadiálnosť niektorých tasiemčow (Cestoda). *Ann. Univ. M. Curie Skłodowska C*, **6**.
- MUELLER J.F., 1959. The laboratory propagation of *Spirometra mansonioides* as an experimental tool. I. Collecting, incubating and hatching of the eggs. *J. Parasitol.*, **45** : 353-361.
- MUELLER J.F., 1961. The laboratory propagation of *Spirometra mansonioides* as an experimental tool. IV. Experimental inversion of the primary axis in the developing egg. *Experimental parasitology*, **11** (2-3) : 314-318.
- ODUM E.P., 1975. *Ecologie*. Edité par HRW Ltée Montreal : 254 p.
- PETIT G., 1953. Introduction à l'étude écologique des étangs méditerranéens. *Vie Milieu*, **4** : 569-604.
- ROWAN W.B., 1956. The mode of hatching of the egg of *Fasciola hepatica*. *Expl. Parasit.*, **5** : 118-137.
- ROWAN W.B., 1957. The mode of hatching of the egg of *Fasciola hepatica*. II. Colloidal nature of the viscous cushion. *Expl. Parasit.*, **6** : 131-142.
- ROWCLIFFE S.A. et C.B. OLLERENSHAW, 1961. Observations on the bionomics of the egg of *Fasciola*. *Am. J. trop. Med. Parasit.*, **54** : 172-182.
- RYSAVY B. et F. MORAVEC, 1975. *Bothriocephalus aegyptiacus* sp. n. (Cestoda : Pseudophyllidea) from *Barbus bynni* and its life cycle. *Vest ceskosl. Zool. Ceskosl.*, **39** (1) : 68-72.
- SMYTH J.D., 1963. The biology of Cestode life cycles. Technical Communications n° 34.
- SOKAL R.R. et F.J. ROHLF, 1969. *Biometry*. Ed. W.H. Freeman and Company. San Francisco : 776 p.
- SOLONCHENKO A.I., 1979. Life cycle of the Cestode *Bothriocephalus scorpii* (Müller, 1776). In : VII Vsesoyuznoc Soreshcharine pro parazitam i boleznyam ryb. Leningrad Sentyabr. Leningrad USSR « Nauka » : 104-105.
- STYCZYNSKA-JUREWICZ E., 1965. The influence of a brackish environment on the development of egg and viability of miracidia of *Fasciola hepatica*. *Acta parasit. pol.*, **13** : 483-493.
- VANOVERSCHELDE R., 1981. Studies on the life cycle of *Himasthla militaris* (Trematoda : Echinostomatidae). Influence of salinity and temperature on egg development and miracidial emergence. *Parasitology*, **82** : 459-465.
- VERGEER T., 1936. The eggs and the coracidia of *Diphylobothrium latum*. *Michigan Acad. of Sci. Art and letters*, **21** : 715-727.
- WILSON R.A., 1968. The hatching mechanism of the egg of *Fasciola hepatica*. *Parasitology*, **58** : 79-89.
- ZHONGZHANG T., 1982. Developmental studies on *Polyonchobothrium ophiocephalina* (Tseng, 1933) and *Bothriocephalus opsariichthydis* Yamaguti, 1934. *Acta Zoologica Sin.*, **28** (1) : 51-59.