

UNIVERSITÉ DE LIMOGES

FACULTÉ DE PHARMACIE

SCD UNIV.LIMOGES



D 035 081831 5

Année 1996

Thèse n° 33

THÈSE

POUR LE DIPLÔME D'ÉTAT
DE DOCTEUR EN PHARMACIE



présentée et soutenue publiquement

le 2 octobre 1996

par

Corinne GRANET

née le 24 mai 1972 à Limoges (Haute-Vienne)

LES PONTES D'UN MOLLUSQUE, *Lymnaea truncatula* Müller.
LES CONSÉQUENCES DU PARASITISME SUR
L'ACTIVITÉ REPRODUCTRICE DE CETTE LIMNÉE.

EXAMINATEURS DE LA THÈSE

Madame BOSGIRAUD, Professeur Président
Madame VAREILLE-MOREL, Maître de Conférences Juge
Monsieur DREYFUSS, Maître de Conférences Juge
Monsieur RONDELAUD, Maître de Conférences Juge

ERRATA

Page 7	Ligne 3	« touché » remplace « touchées ».
Page 28	Ligne 20	« recensés » remplace « recensées ».
Page 33	Ligne 8	« démontrée » remplace « démontré ».
Page 36	Ligne 10	« présenté » remplace « présentés ».
Page 37	Ligne 21	« n'ont été notés » remplace « n'a été noté ».
Page 44	Ligne 15	« diminué » remplace « diminuée ».
Page 52	Ligne 12	« vice versa » remplace « vis vers ça ».
Page 55	Ligne 14	« déterminent » remplace « détermine ».
Page 60	Ligne 23	« injectés » remplace « injectées ».
Page 70	Ligne 2	« utilisé » remplace « utilisée ».
Page 70	Ligne 13	« faible » remplace « faibles ».
Page 72	Ligne 15	« effectuer » remplace « effectuées ».
Page 73	Ligne 16	« conservé » remplace « conservées » et « caractères » remplace « caractère ».
Page 79	Ligne 4	« mise » remplace « mis ».
Page 79	Ligne 16	« champ » remplace « champs ».
Page 87	Ligne 5	« sécher » remplace « séchées ».
Page 89	Ligne 3	« jetés » remplace « jeté » et « incinérés » remplace « incinéré ».
Page 89	Ligne 7	« nettoyée » remplace « nettoyé ».
Page 92	Ligne 9	« applicable » remplace « applicables ».
Page 96	Ligne 6, 9	« efficace » remplace « efficaces ».
Page 99	Ligne 22	« n'offre donc une » remplace « n'offre donc pas une ».



UNIVERSITÉ DE LIMOGES

FACULTÉ DE PHARMACIE

Année 1996

Thèse n° 33

THÈSE

POUR LE DIPLÔME D'ÉTAT
DE DOCTEUR EN PHARMACIE



présentée et soutenue publiquement

le 2 octobre 1996

par

Corinne GRANET

née le 24 mai 1972 à Limoges (Haute-Vienne)

**LES PONTES D'UN MOLLUSQUE, *Lymnaea truncatula* Müller.
LES CONSÉQUENCES DU PARASITISME SUR
L'ACTIVITÉ REPRODUCTRICE DE CETTE LIMNÉE.**

EXAMINATEURS DE LA THÈSE

Madame BOSGIRAUD, Professeur Président
Madame VAREILLE-MOREL, Maître de Conférences Juge
Monsieur DREYFUSS, Maître de Conférences Juge
Monsieur RONDELAUD, Maître de Conférences Juge

UNIVERSITE DE LIMOGES

FACULTE DE PHARMACIE

DOYEN DE LA FACULTE: Monsieur le Professeur GHESTEM Axel

ASSESEURS: Monsieur le Professeur HABRIOUX Gérard
Monsieur DREYFUSS Gilles - Maître de Conférences

PROFESSEURS:

BENEYTOUT Jean-Louis	BIOCHIMIE et BIOLOGIE MOLECULAIRE
BERNARD Michel	PHYSIQUE-BIOPHYSIQUE
BOSGIRAUD Claudine	BACTERIOLOGIE-VIROLOGIE PARASITOLOGIE
BROSSARD Claude	PHARMACOTECHNIE
BUXERAUD Jacques	CHIMIE ORGANIQUE CHIMIE THERAPEUTIQUE
CARDOT Philippe	CHIMIE ANALYTIQUE
CHULIA Albert	PHARMACOGNOSIE
CHULIA Dominique	PHARMACOTECHNIE
DELAGE Christiane	CHIMIE GENERALE ET MINERALE
GHESTEM Axel	BOTANIQUE ET CRYPTOLOGIE
HABRIOUX Gérard	BIOCHIMIE FONDAMENTALE
LACHATRE Gérard	TOXICOLOGIE
MOESCH Christian	HYGIENE
LOUDART Nicole	PHARMACODYNAMIE
RABY Claude	PHARMACIE CHIMIQUE ET CHIMIE ORGANIQUE

SECRETARE GENERAL DE LA FACULTE - CHEF DES SERVICES ADMINISTRATIFS

POMMARET Maryse

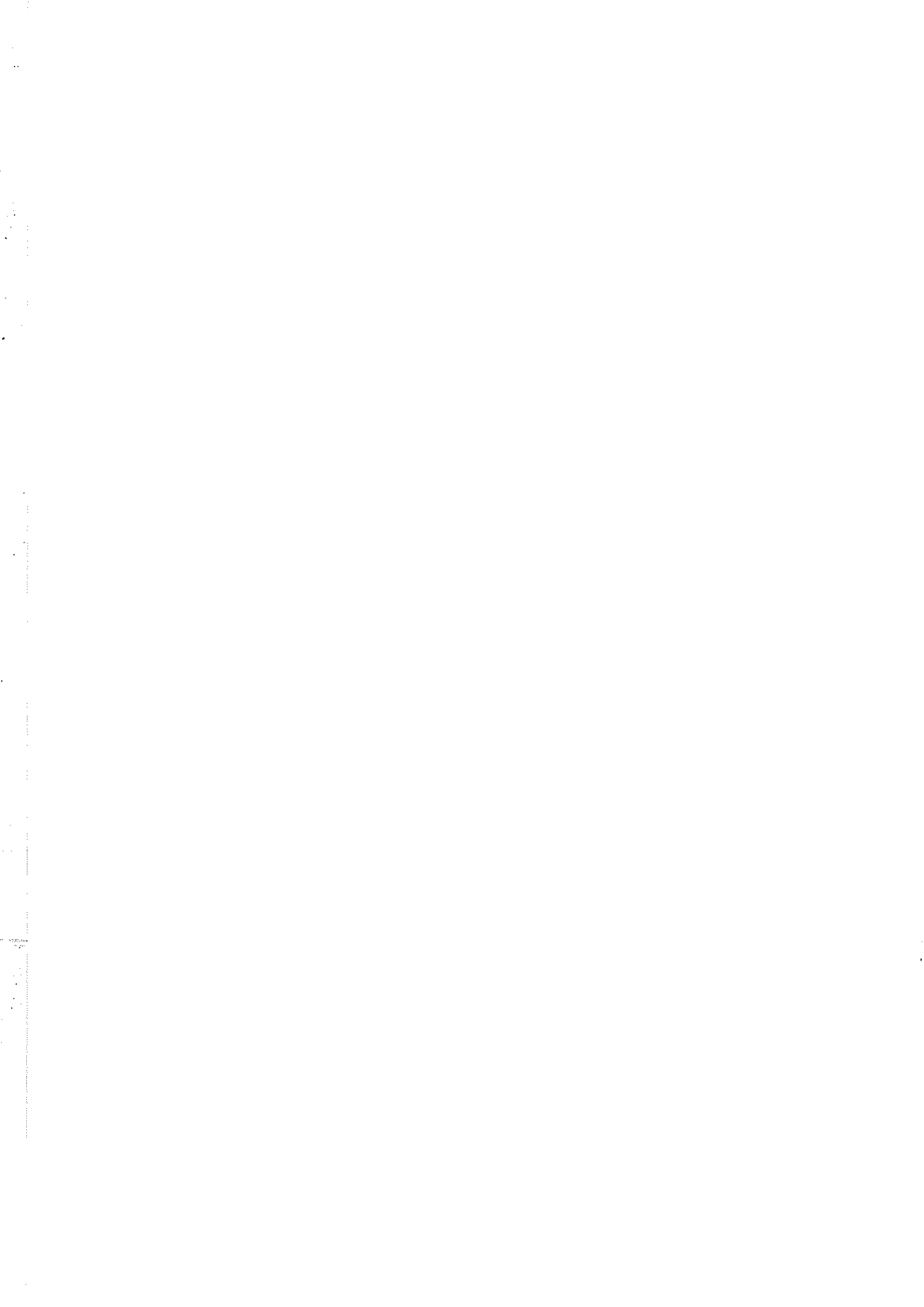
A notre Président de Thèse

Madame le Professeur C. BOSGIRAUD,
Service de Bactériologie-Virologie-
Parasitologie,

*Nous sommes très sensible à l'honneur
que vous nous faites en acceptant
de présider ce Jury de soutenance.*

*Nous avons beaucoup appris à votre
contact par l'intermédiaire de vos cours.*

*Veuillez accepter l'expression
de notre profond respect.*



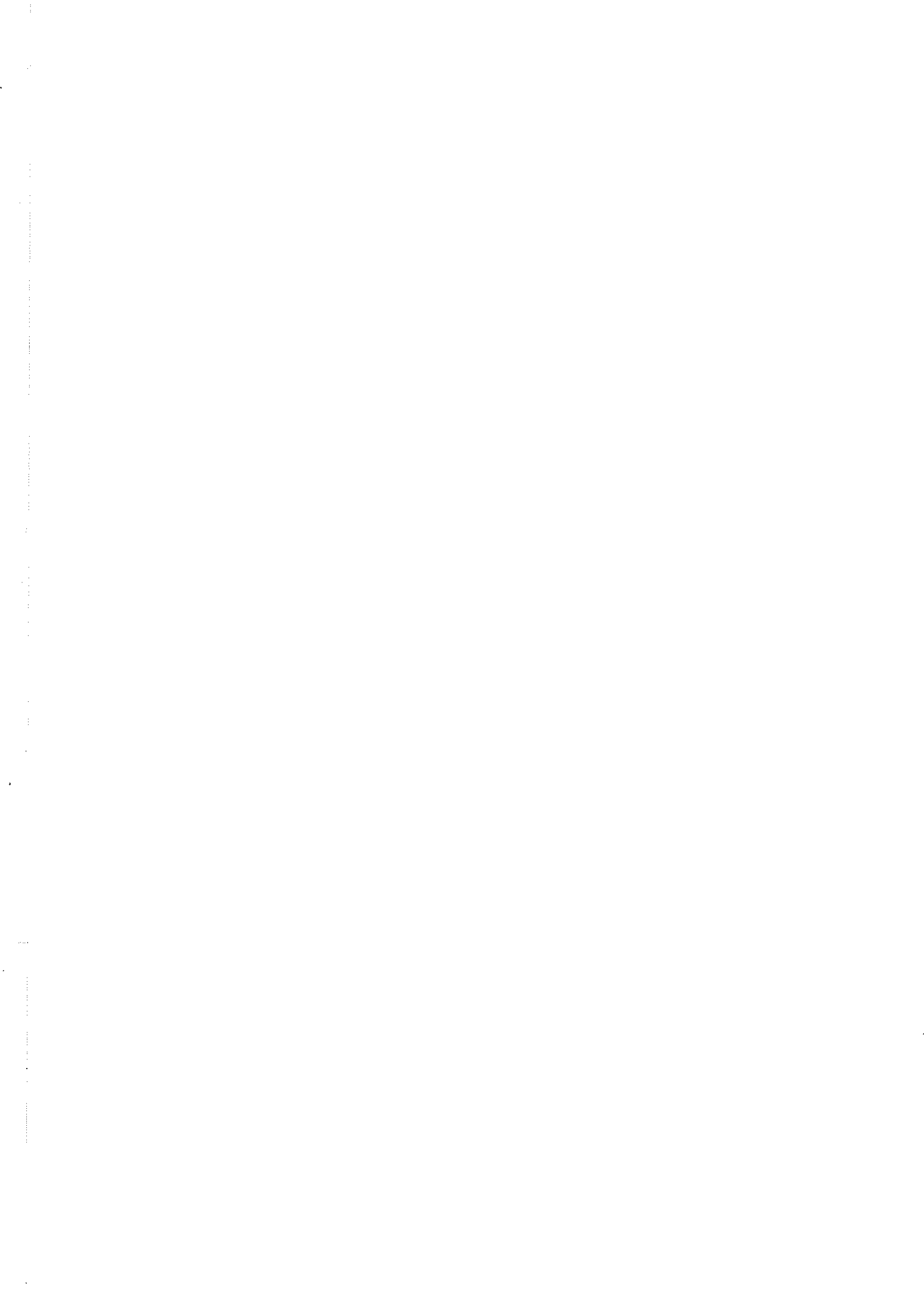
A notre Directeur de Thèse

Monsieur le Docteur G. DREYFUSS,
Maître de Conférences,
Service de Bactériologie-Virologie-
Parasitologie,

*Vous nous avez fait l'honneur
de diriger ce travail.*

*Nous vous remercions pour vos conseils
et vos critiques lors de la lecture
du prédocument.*

*Veillez agréer l'expression de
notre gratitude respectueuse.*



A nos Juges

Madame le Docteur C. VAREILLE-MOREL,
Maître de Conférences,

Service de Biologie Animale,
Faculté des Sciences de Limoges.

Monsieur le Docteur D. RONDELAUD,
Maître de Conférences.

Service d'Histologie,
Faculté de Médecine de Limoges.

*Nous vous sommes très reconnaissante
d'avoir accepté de juger ce travail.*

*Nous vous remercions pour votre
participation à ce Jury.*



Nous adressons nos remerciements les plus vifs:

- à Mademoiselle Mouna ABROUS, Faculté de Médecine et Faculté de Pharmacie de
Limoges

*pour son aide efficace dans l'infestation des limnées par F.
hepatica et la mesure des pontes.*

A ma famille,

*pour le soutien qu'elle a su
m'apporter tout au long de mes études.*

A mes amis.

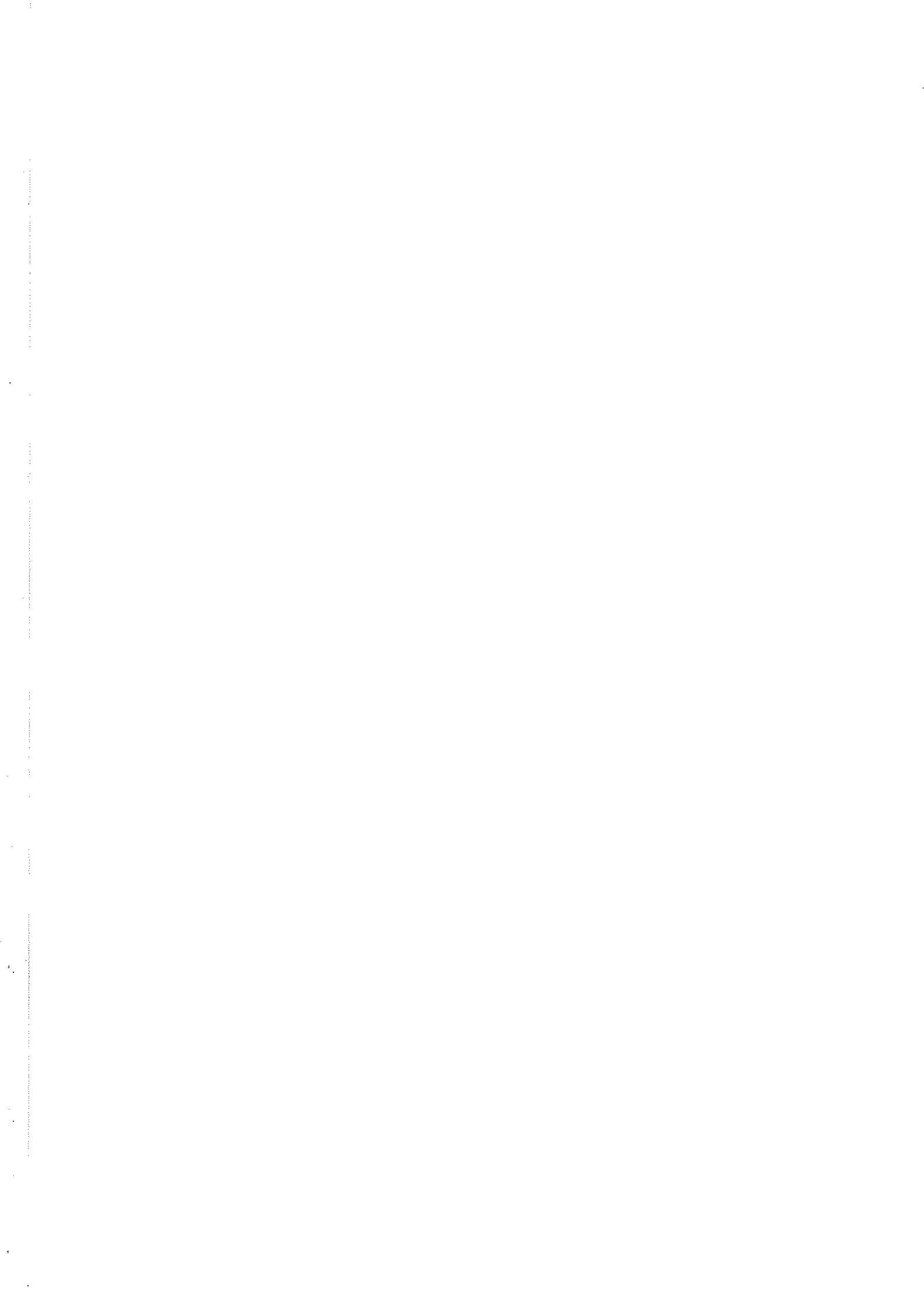


SOMMAIRE

	Pages
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
CHAPITRE PREMIER: La Limnée tronquée et ses pontes	4
I. - La famille des <i>Lymnaeidae</i>	4
A. Avant 1950	6
B. Après 1950	6
II. - La Limnée tronquée	9
A. Présentation du mollusque	9
B. Répartition géographique	11
C. Les habitats du mollusque	13
D. Quelques éléments sur la biologie du mollusque	14
1. Nutrition	14
2. Respiration	14
3. Circulation	16
4. Amphibiose	16
E. Son rôle comme hôte intermédiaire dans le cycle évolutif de Trématodes . .	18
II. - Activité génésique de <i>L. truncatula</i>	20
A. Organisation de l'appareil reproducteur	20

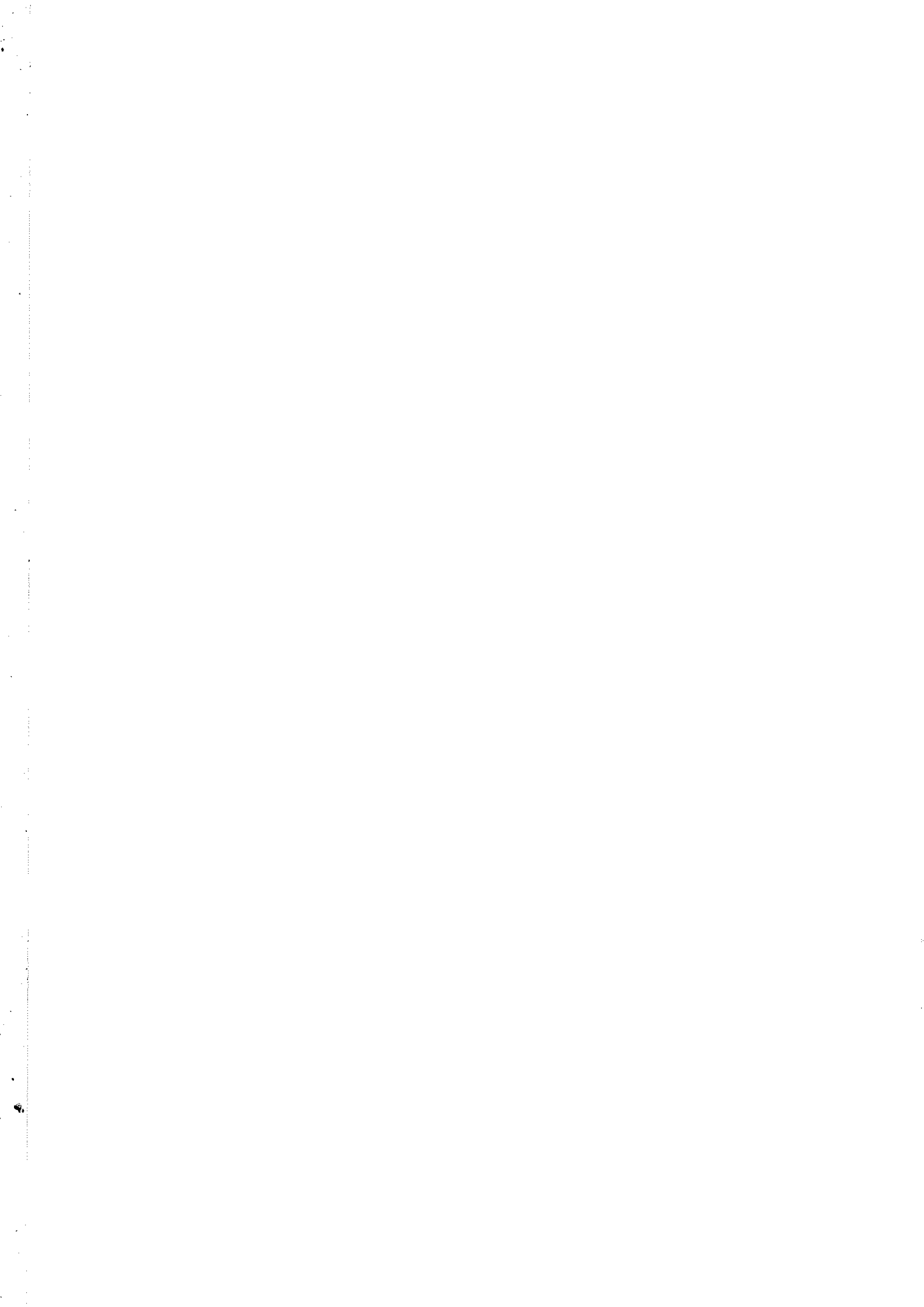
B. Quelques données sur la physiologie de cet appareil	22
1. Activité fonctionnelle de l'appareil reproducteur	22
2. Contrôle de cette activité	25
C. Les pontes de la Limnée tronquée	27
D. Copulation entre mollusques ou auto-fécondation ?	29
E. Les générations annuelles de <i>L. truncatula</i>	29
F. Productivité de <i>L. truncatula</i>	30
IV. - L'influence du parasitisme sur l'activité reproductrice de <i>L. truncatula</i>	31
A. Développement larvaire de <i>F. hepatica</i> chez <i>L. truncatula</i>	32
B. La réponse viscérale	34
C. Conséquences de la castration sur l'activité génésique de <i>L. truncatula</i>	36
V. - Commentaires	39
CHAPITRE DEUXIÈME: Matériel et méthodes	42
I. - Matériel animal	42
A. Mollusques	42
1. Observations sur le terrain	44
2. Infestations expérimentales	44
B. Parasites	46
II. - Protocole expérimental	46
A. Pontes provenant de limnées récoltées sur le terrain	46
B. Pontes provenant de limnées soumises à des infestations expérimentales avec <i>F. hepatica</i> ou <i>P. daubneyi</i>	50
III. - Méthodologie	52
A. Les prospections sur le terrain	52
B. Les caractéristiques des pontes	52
C. L'élevage des limnées dans les boîtes de Pétri	53
D. L'exposition aux miracidiums	53
E. La reconnaissance des limnées parasitées	55
F. La hauteur de la coquille à la mort du mollusque	55

	Pages
IV. - Paramètres étudiés	55
V. - Expression des résultats	55
CHAPITRE TROISIÈME: Les pontes de <i>L. truncatula</i> dans le milieu naturel	57
I. - Nombre de pontes étudiées	57
II. - Les pontes sur le terrain	59
A. Périodes de ponte	59
B. Répartition de ces pontes	59
C. Position des pontes	64
D. Nature du support	64
III. - Les caractéristiques de ces pontes	67
A. Leur morphologie	67
B. Leur taille	67
C. Leurs dimensions	69
D. Le taux de fécondité	71
IV. - La fréquence des pontes dans les conditions du laboratoire	71
CHAPITRE QUATRIÈME: Infestations expérimentales	72
I. - Les effets de la charge miracidienne sur l'activité génésique de la limnée	72
A. Caractéristiques générales de l'infestation	72
B. Le nombre des pontes	74
1. Données globales	74
2. Distribution de ces pontes dans le temps	77
C. Le nombre des oeufs	79
1. Données globales	79
2. Distribution de ces oeufs dans le temps	82
D. Taux de fécondité	83
II. - Les perturbations de l'activité génésique sont-elles liées à l'espèce du Trématode ?	83
CHAPITRE CINQUIÈME: Commentaires	86
I. - Synthèse	86
A. Les pontes de <i>L. truncatula</i>	86



	Pages
B. Conséquences du parasitisme sur les pontes du mollusque	87
II. - Discussion	88
A. Les pontes sur le terrain	88
1. L'époque des pontes	88
2. L'évolution numérique des pontes et des oeufs	89
3. Les autres caractéristiques des pontes	90
B. Les pontes des limnées parasitées	92
1. Première donnée	92
2. Deuxième donnée	93
3. Troisième donnée	93
RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES	94
BIBLIOGRAPHIE	97

-oOo-



INTRODUCTION GÉNÉRALE

La distomatose à *Fasciola hepatica* Linné, 1758 est une anthroponose qui touche l'homme, le bétail et les Mammifères sauvages. Cette parasitose est assez fréquente dans le Limousin comme dans toutes les régions françaises à sous-sol imperméable (revue d'EUZEBY, 1971). Les bovins et les ovins paient un lourd tribut à la maladie: 13 % des bovins de seconde année d'herbe et des adultes par exemple dans le département de la Creuse (MAGE, 1988). L'homme ne fait pas exception car 8.818 cas cliniques ont été colligés par GAILLET (1983) dans sa thèse sur la fasciolose humaine survenue depuis 1950 sur le territoire français. Malgré une régression actuelle des cas humains en France (DENIS *et al.*, 1996), il faut noter l'importance du réservoir de parasites car les bovins et les ovins sont nombreux dans notre pays. Il s'ensuit un risque permanent de contamination, d'où la notion d'endémie régionale donnée à cette parasitose.

Les Trématodes ont souvent besoin de plusieurs hôtes pour accomplir leur cycle évolutif. C'est le cas de *F. hepatica* qui se sert d'un hôte définitif (un Mammifère) et d'un hôte intermédiaire (un mollusque aquatique). La Limnée tronquée, connue sous le nom de *Lymnaea truncatula* Müller, 1774, est l'espèce la plus citée dans les pays européens (revue d'EUZEBY, 1971). Elle assure le développement des formes larvaires par multiplication végétative.



La reproduction de ce mollusque joue un rôle important dans l'épidémiologie de la maladie car une forte descendance se traduit par une prolifération des parasites (cercaires) dans le milieu extérieur. Les pontes de l'animal sont donc intéressantes pour comprendre la biologie et l'écologie de cette espèce dans le milieu naturel.

Les générations annuelles du mollusque et l'aptitude reproductrice de l'espèce ont déjà fait l'objet de nombreux travaux (BEDNARZ, 1960; STYCZYNSKA-JUREWICZ, 1965; SIMON-VICENTE, 1968; MOREL-VAREILLE, 1973; SMITH, 1978, 1981a, b, entre autres). Par contre, les pontes elles-mêmes ont été moins étudiées. BONDESEN (1950) fournit une description de ces pontes en indiquant que la capsule est arrondie ou légèrement incurvée avec des oeufs disposés de façon irrégulière. Le nombre d'oeufs fluctue de 10 à 18. Cette description a été reprise dans la thèse d'OVER (1967) et la revue d'EUZEBY (1971). Plusieurs inconnues persistent encore sur ce sujet. C'est le cas de la forme des pontes, du nombre et des dimensions des oeufs.

Ce manque de données est à l'origine de la problématique que nous nous sommes posée dans ce travail. Trois questions peuvent, à notre avis, être formulées:

- 1) Comment s'effectue le dépôt des pontes au cours de l'année dans un habitat naturel où vit le mollusque ?
- 2) Quelles sont les caractéristiques des pontes lorsque la limnée est élevée dans les conditions constantes du laboratoire ?
- 3) Quelles sont les perturbations indirectes subies par les pontes lorsque le mollusque est parasité par *F. hepatica* ?

Pour répondre à ces questions, nous avons procédé à des observations sur le terrain et à des études dans les conditions du laboratoire. Les résultats de ces investigations sont rapportés dans le présent mémoire.

La présentation de nos résultats a été réalisée en fonction du plan suivant:

- Le premier chapitre est consacré à des rappels généraux sur la Limnée tronquée, sa biologie et son système reproducteur. Nous ferons le point des connaissances actuelles sur les pontes de cette espèce.

- Le chapitre deuxième traite des stations d'étude, du protocole des investigations, de la méthodologie que nous avons utilisée et des paramètres étudiés.

- Le troisième chapitre expose les données que nous avons notées lors de nos prospections sur le terrain.

- Le quatrième chapitre regroupe les résultats obtenus dans les conditions du laboratoire.

- Le cinquième chapitre décrit les modifications que nous avons observées dans les caractéristiques des pontes lors de l'infestation fasciolienne de la Limnée tronquée.

- Enfin, le dernier chapitre est consacré à des commentaires sur ces résultats par rapport aux données de la littérature.

LA LIMNÉE TRONQUÉE ET SES PONTES

Le but de ce chapitre est de présenter des rappels généraux sur le mollusque et sa biologie.

Les deux premiers paragraphes sont consacrés à la présentation des *Lymnaeidae* et à celle de la Limnée tronquée avec sa diagnose et ses principaux traits. Le troisième temps est consacré à l'activité reproductrice de l'animal. Enfin, la quatrième subdivision dresse un bilan sur nos connaissances sur les pontes de l'animal. Des commentaires termineront notre propos.

I. - LA FAMILLE DES *Lymnaeidae*.

Cette famille est classée dans les taxons suivants:

- Embranchement des Mollusques,
- Classe des Gastéropodes,
- Sous-classe des Pulmonés,
- Ordre des Basommatophores,
- Famille des *Lymnaeidae*.

La figure 1 (page suivante) indique les principaux genres de cette famille.

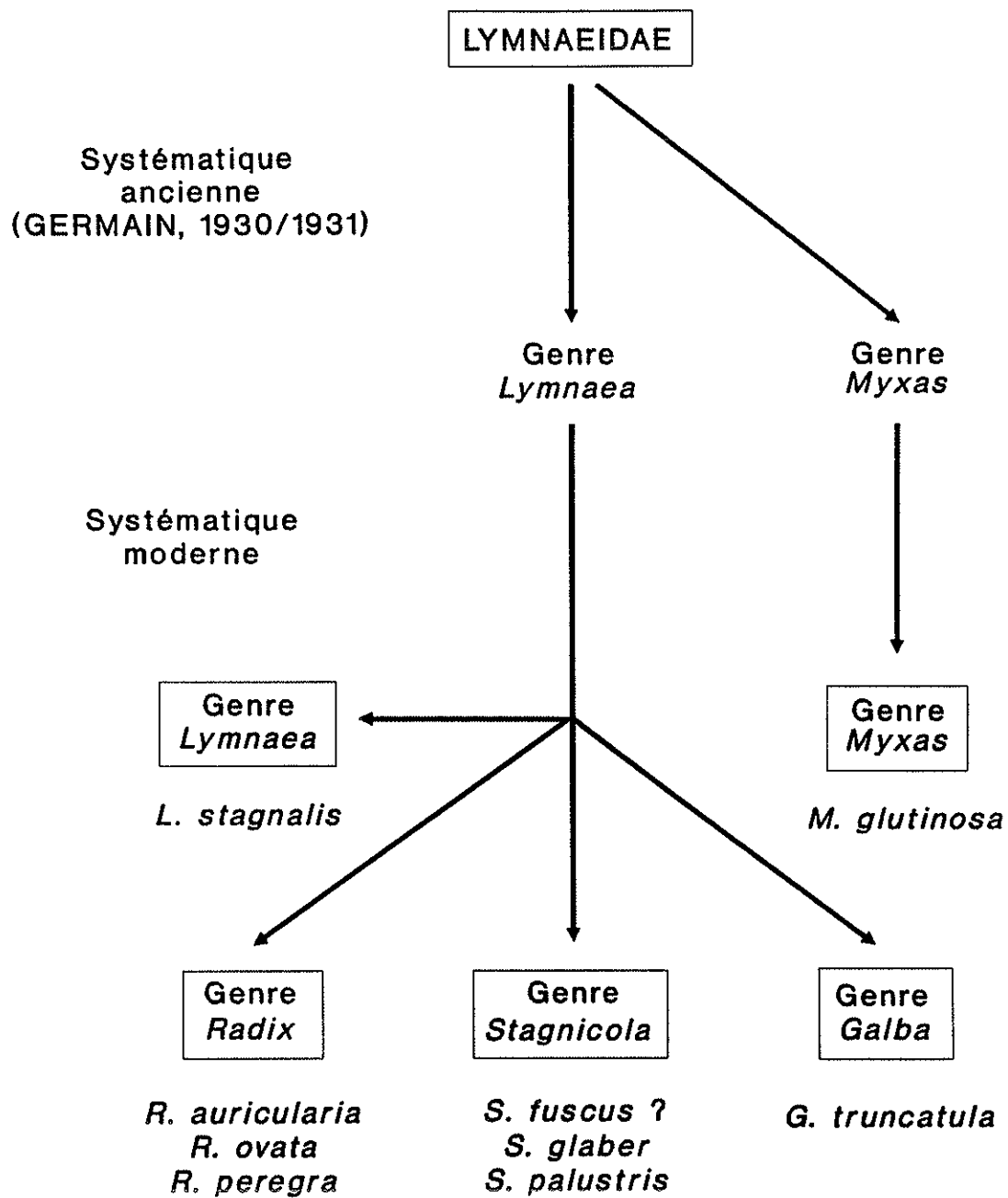


Figure 1.
 Organigramme sur les espèces françaises des *Lymnaeidae*
 et leur filiation (d'après GERMAIN, 1930/1931;
 HUBENDICK, 1951; MOUTHON, 1980; FALKNER, 1995).
 L'espèce citée avec un ? est probablement présente
 sur le territoire français.

La lecture de cette figure démontre que le classement des espèces à l'intérieur de la famille a évolué au cours des 80 dernières années. On peut distinguer deux temps dans cette chronologie.

A. AVANT 1950.

Les systématiciens considèrent deux taxons dans cette famille: a) le genre *Lymnaea* De Lamarck, 1799 que l'on écrit parfois sous le terme de *Limnaea*, et b) le genre *Myxas* (Leach) Sowerby, 1822 (ou genre *Amphipeplea* Nilsson, 1822). Le caractère distinctif entre ces deux taxons repose sur le manteau qui peut recouvrir la coquille du mollusque (genre *Myxas*) ou non (genre *Lymnaea*).

Si l'on considère seulement la malacofaune française (GERMAIN, 1930/1931), les espèces sont nombreuses dans le genre *Lymnaea* (14) de même que les variétés (11). Elles se répartissent dans les cinq sous-genres suivants: *Galba*, *Leptolymnaea*, *Lymnaea*, *Radix* et *Stagnicola*. Par contre, dans le genre *Myxas*, ne figure qu'une espèce.

B. APRÈS 1950.

La revue d'HUBENDICK (1951) sur les limnées vivant sur les cinq continents est à l'origine d'une réduction drastique dans le nombre des espèces françaises. Six d'entre elles font partie du genre *Lymnaea* et une seule du genre *Myxas* (bien que cet auteur la classe également dans le premier taxon).

Depuis une trentaine d'années, la systématique a évolué vers un classement plus complexe comme l'indique la figure 1. Nous pouvons noter les éléments suivants:

- Le taxon *Lymnaea* a éclaté en quatre genres nouveaux (correspondant aux sous-genres cités par les auteurs avant 1950). Il s'agit des genres *Galba* (1 espèce française), *Lymnaea* (1 seule espèce: *L. stagnalis*), *Radix* (3 espèces) et *Stagnicola* (2 espèces).

- Le taxon *Myxas* est conservé comme genre (avec 1 seule espèce).

En plus de cet accroissement des genres, on assiste à une augmentation dans le nombre des espèces. C'est le cas du genre *Stagnicola* qui comprend, à l'heure actuelle, cinq espèces européennes, dont deux françaises (*S. fuscus*, *S. palustris*): FALKNER, 1995.

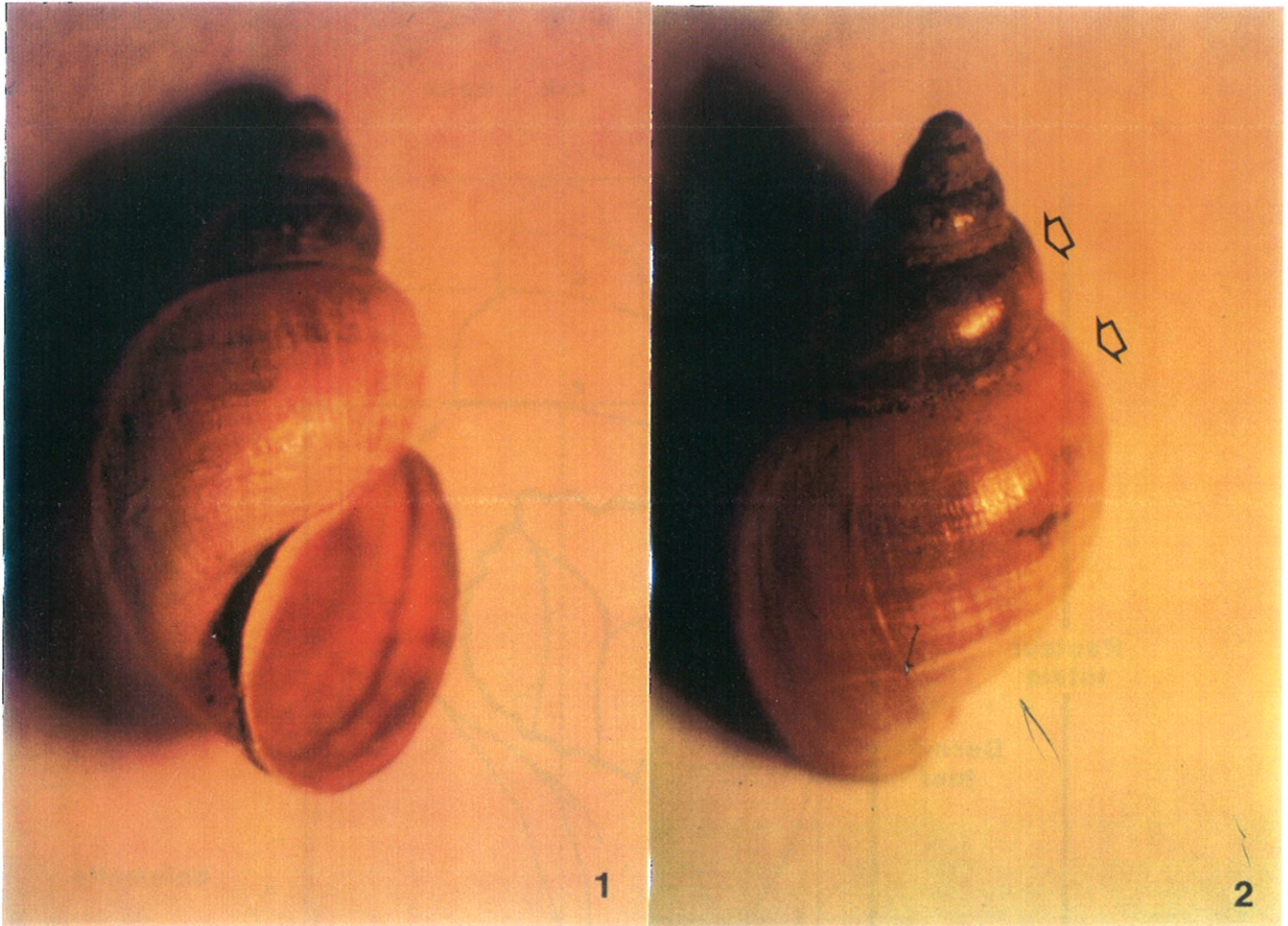


Planche A.

Vue générale de la Limnée tronquée:
faces inférieure (n° 1) et supérieure (n° 2).
Exemplaire de 8 mm de hauteur, originaire
de la commune de Thenay (Indre).
Les flèches indiquent les "marches d'escalier".

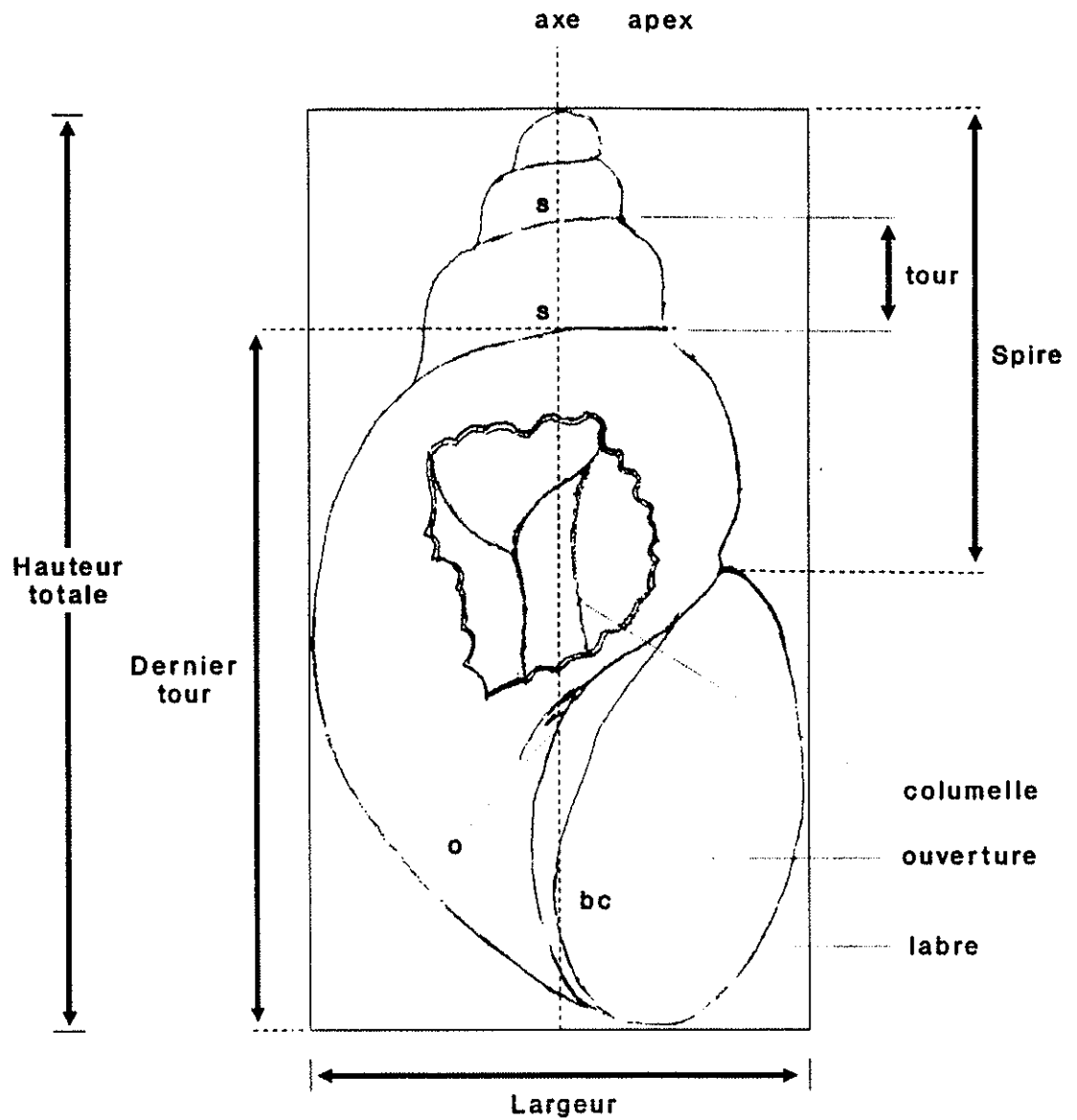


Figure 2.
 Représentation de la coquille de *L. truncatula*
 sous la forme d'un écorché afin de mettre
 en évidence la morphologie interne du test.

Abréviations: bc (bord columellaire), o (ombilic),
 s (suture).

II. - LA LIMNÉE TRONQUÉE.

A. PRÉSENTATION DU MOLLUSQUE.

*L. truncatula*¹ s'abrite dans une coquille comme la plupart des espèces animales qui font partie de l'embranchement des Mollusques.

Cette "carapace" est utilisée par les systématiciens pour reconnaître les diverses espèces de limnées. En effet, la coquille est disposée dans un plan vertical, avec une ouverture située à droite lorsque l'on regarde la face inférieure de la Limnée tronquée (planche A, n° 1). Les principales caractéristiques de l'espèce sont les suivantes:

- La coquille est ovoïde et ne dépasse pas 12 mm de hauteur à l'état adulte.
- La hauteur de l'ouverture est inférieure à la moitié de la hauteur totale.
- La spire (ensemble des tours constituant la coquille) est formée par 5 ou 6 tours étagés les uns par rapport aux autres si bien que plusieurs auteurs parlent de spire "en marches d'escalier". La planche A, n° 2 montre cette spire (flèches). On constate que chaque tour est décalé par rapport au précédent, ce qui donne l'impression d'une marche mais ce caractère est loin d'être constant et n'est pas considéré par la plupart des systématiciens actuels.

La figure 2 montre une coquille sous la forme d'un écorché et précise un certain nombre de termes techniques. Les tours de spire sont sertis sur un axe central creux, la columelle qui s'ouvre à l'extrémité inférieure au niveau de l'ombilic. Les tours de spire correspondent, en réalité, à une même chambre qui s'accroît progressivement depuis l'apex (ou sommet) jusqu'au dernier tour, au niveau de l'ouverture. Les sutures unissent deux tours de spire entre eux.

L'ouverture comprend quatre bords. Les deux plus importants sont le bord columellaire (ou bord interne) et le labre (ou bord externe). Le péristome correspond au pourtour de l'ouverture.

L'ouverture indique la face inférieure de la coquille.

¹ - Cette espèce doit s'appeler *Galba truncatula* si l'on se base sur la systématique utilisée à l'heure actuelle. Mais, dans le cadre de ce mémoire, nous avons préféré utiliser l'ancienne dénomination en raison de son emploi encore fréquent dans la littérature récente.

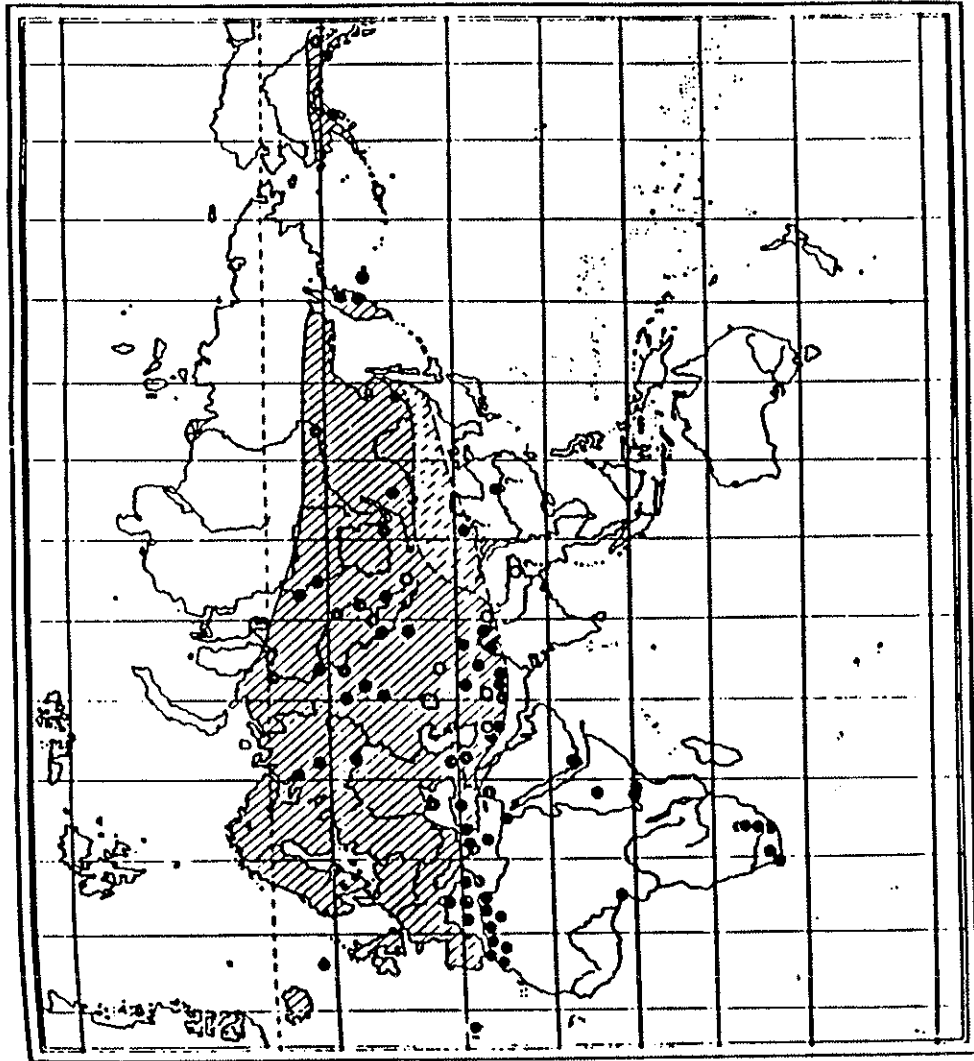


Figure 3.

La localisation géographique de la Linnée tronquée dans le monde (d'après HUBENDICK, 1951, complété par des observations récentes).

B. RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE.

Jusqu'au milieu de ce siècle, les études n'ont porté que sur la localisation des limnées dans chaque pays pris isolément. Ce n'est qu'en 1951 qu'HUBENDICK a réuni toutes les informations parues dans la littérature pour dresser une revue sur les *Lymnaeidae* du monde entier. C'est dans cet état d'esprit qu'il a publié une carte sur la distribution de *L. truncatula*. Notre propos repose sur l'analyse de ce document et d'autres plus récents.

La figure 3 précise la répartition de cette dernière espèce sur les cinq continents dans l'état actuel de nos connaissances. A l'examen de cette carte, on peut constater les points suivants:

- L'espèce colonise la plupart des pays européens, à l'exception de l'extrême nord des Pays Scandinaves.

- Sa présence est plus sporadique en Afrique. D'après BROWN (1980) et CHARTIER (1989), l'espèce se rencontre dans le Maghreb et les pays suivants: Afrique du Sud, Cameroun, Egypte, Ethiopie, Kenya, Tanzanie, Zaïre. Sous les tropiques, le mollusque a été observé plutôt dans les zones d'altitude tandis que les zones plus basses sont colonisées par une autre limnée, *L. natalensis* essentiellement.

- Sur le continent asiatique, HUBENDICK (1951) répertorie l'espèce dans la plupart des pays constituant l'ex-U.R.S.S., à l'exception du nord de la Sibérie où le mollusque est absent. Elle a été citée également en Turquie (BILGIN et SESEN, 1992) et en Iran (MASSOUD et MANSOURIAN, 1992). Par contre, elle est absente de l'Inde et du Sud-est asiatique. Sa présence en Chine communiste nécessite une confirmation.

- L'espèce a été citée également sur la Côte Est du Canada et en Alaska (BURCH *et al.*, 1989). Par contre, sa présence en Amérique Centrale est plus douteuse car l'espèce locale (*L. cubensis*) et *L. truncatula* présentent de grandes ressemblances.

La Limnée tronquée est absente des zones polaires, de l'Océanie et du sud de l'Amérique.

En France, *L. truncatula* est présente sur tout le territoire mais sa fréquence varie beaucoup selon les régions et les conditions climatiques. Elle se rencontre en altitude: jusqu'en 2.200 m par exemple dans les Pyrénées-Orientales (COMBES, 1968).

Nature de l'habitat	Caractéristiques	Observations
Réservoir	Les conditions du milieu (humidité, ...) sont suffisantes pour que le mollusque reste en activité toute l'année.	Habitats nombreux: mares et ruisseaux à cours lent, fossés d'irrigation, parties basses des prés exposés aux inondations. La végétation fait souvent partie de l'alliance de l' <i>Agropyro-Rumicion crispi</i> .
Temporaire ou annexe	Ces habitats sont colonisés lors des années très humides ("années à douve").	Toutes les dépressions susceptibles de se remplir d'eau et de s'assécher.

Tableau I.
Les principales caractéristiques des habitats réservoir et temporaire définis dans les revues de TAYLOR (1965) et d'EUZEBY (1971).

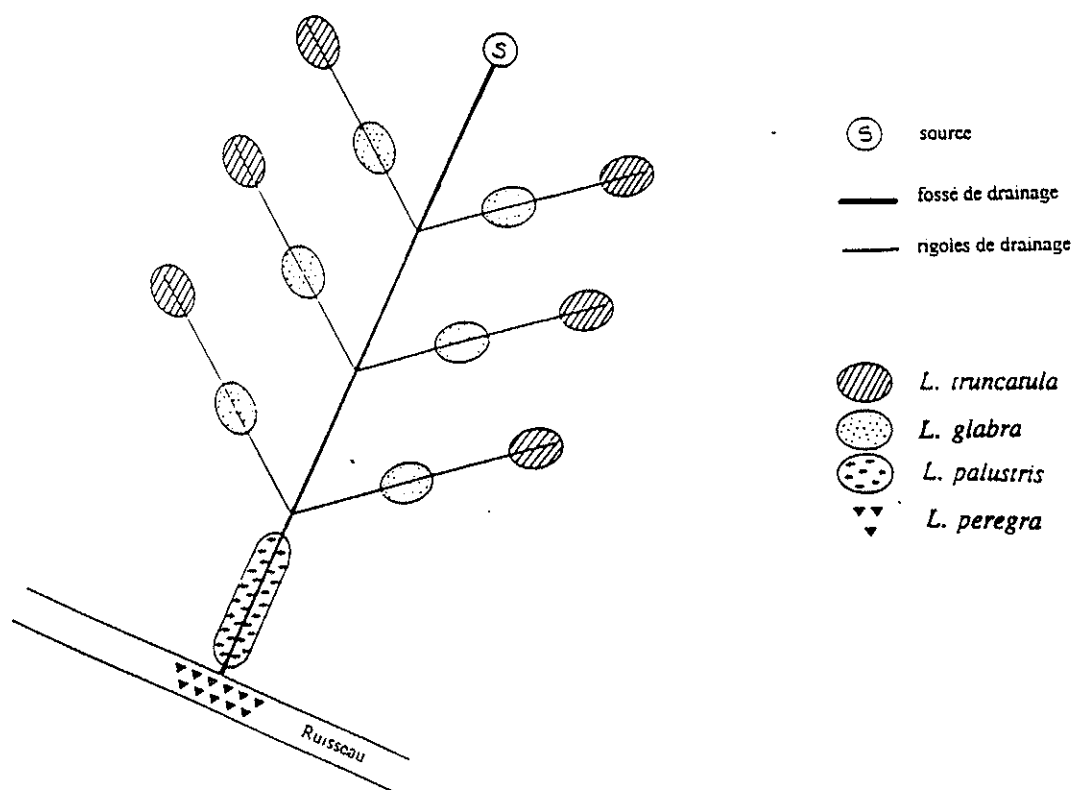


Figure 4.
La distribution des gîtes à limnées dans une prairie marécageuse sur sol acide (d'après VAREILLE, 1996).

C. LES HABITATS DU MOLLUSQUE.

Les revues de TAYLOR (1965) et d'EUZEBY (1971) font état de deux types de foyers pour la Limnée tronquée (tableau I):

- Les habitats réservoirs sont permanents. Il s'agit des mares, des ruisseaux ainsi que des berges de rivière ou d'étang. Ces gîtes permettent la vie de l'espèce tout au long de l'année mais l'effectif de la colonie est souvent limité. D'après EUZEBY (1971), les berges de rivière et d'étang ne jouent pas un rôle important dans l'épidémiologie de la fasciolose car les bovins ou les ovins ne boivent guère dans ce type de milieu en raison de la fréquence des abreuvoirs artificiels dans les pâtures.

- Les habitats temporaires se créent lorsque les pluies sont abondantes. Les mollusques migrent à partir des réservoirs et colonisent préférentiellement ces nouveaux milieux. C'est le cas des empreintes d'animaux ou des traces laissées par le passage des machines agricoles. Dans ce type de gîte, la densité du mollusque peut être très élevée mais la limnée disparaît lorsque cessent les conditions à l'origine du gîte.

Les deux types d'habitats se rencontrent dans toutes les régions françaises, en particulier dans le Limousin. Dans ce secteur, RONDELAUD (1978) reconnaît quatre types principaux de gîtes: les prairies de fond de vallée, les jonchaies de pente, les empreintes de bovins et les berges de rivière.

Cependant la Limnée tronquée ne se rencontre pas sur toute l'étendue d'un gîte déterminé. C'est ainsi que VAREILLE (1996) propose une systématisation des espèces de limnées que l'on peut rencontrer dans une prairie marécageuse dans le Limousin (figure 4). Nous pouvons remarquer:

- que la Limnée tronquée se situe à l'extrémité terminale ("aveugle") des rigoles de drainage. La position de ce mollusque est donc périphérique.

- que trois autres limnées peuvent se rencontrer sur le reste du réseau. C'est le cas de *L. glabra* qui vit dans le cours moyen des rigoles tandis que *L. palustris* ou *L. cf fuscus* colonisent la partie inférieure du fossé.

- que le ruisseau, où s'ouvre le réseau de drainage, est l'habitat d'une quatrième limnée, *L. peregra*.



D. QUELQUES ÉLÉMENTS SUR LA BIOLOGIE DU MOLLUSQUE.²

Les caractéristiques de cette espèce sont multiples. Nous nous sommes inspiré des revues de MOUTHON (1980) et de LAMBERT (1990) pour écrire ces lignes.

1. Nutrition.

L'espèce est considérée comme un herbivore strict. D'après EUZEBY (1971), elle se nourrit des Algues vertes unicellulaires qui poussent dans son habitat. Parmi les genres les plus cités, citons les chlorelles et les oscillaires. Mais ce type d'aliment n'est pas le seul car le mollusque peut consommer les feuilles de macrophytes présents dans le milieu ou encore de la salade dans les conditions du laboratoire. Les restes de ces derniers aliments se voient nettement lorsqu'on effectue une dissection du tube digestif chez des mollusques récoltés dans la nature (RONDELAUD, *communication personnelle*).

L'animal évacue ses fèces par le pore anal et cette exonération s'effectue à des intervalles réguliers tout au long de la journée. Ces déchets peuvent adhérer à la coquille de la limnée et constituer une "coque" qui masque le test de l'animal. Ce processus s'observe assez fréquemment au laboratoire, parfois dans la nature mais on ignore toujours la raison de cet état de fait.

2. Respiration.

Elle s'effectue par l'intermédiaire d'un poumon. Ce dernier correspond, en réalité, à une poche qui reçoit de l'air et permet l'oxygénation du sang circulant. L'entrée et la sortie des gaz se font au niveau d'un orifice, le pneumostome qui se ferme et s'ouvre à intervalles réguliers.

L'activité respiratoire est probablement réduite au cours des mois d'hiver mais d'après LAMBERT (1990), les limnées effectuent des rotations plus rares au cours de cette période pour renouveler leur stock d'air. Il est possible qu'une respiration cutanée existe chez cette espèce comme chez les autres limnées mais nous n'avons pas trouvé de référence sur ce point précis.

² - Cette subdivision porte sur toutes les caractéristiques biologiques de l'espèce, à l'exception de l'activité reproductrice et des générations annuelles qui sont traitées dans le paragraphe suivant.

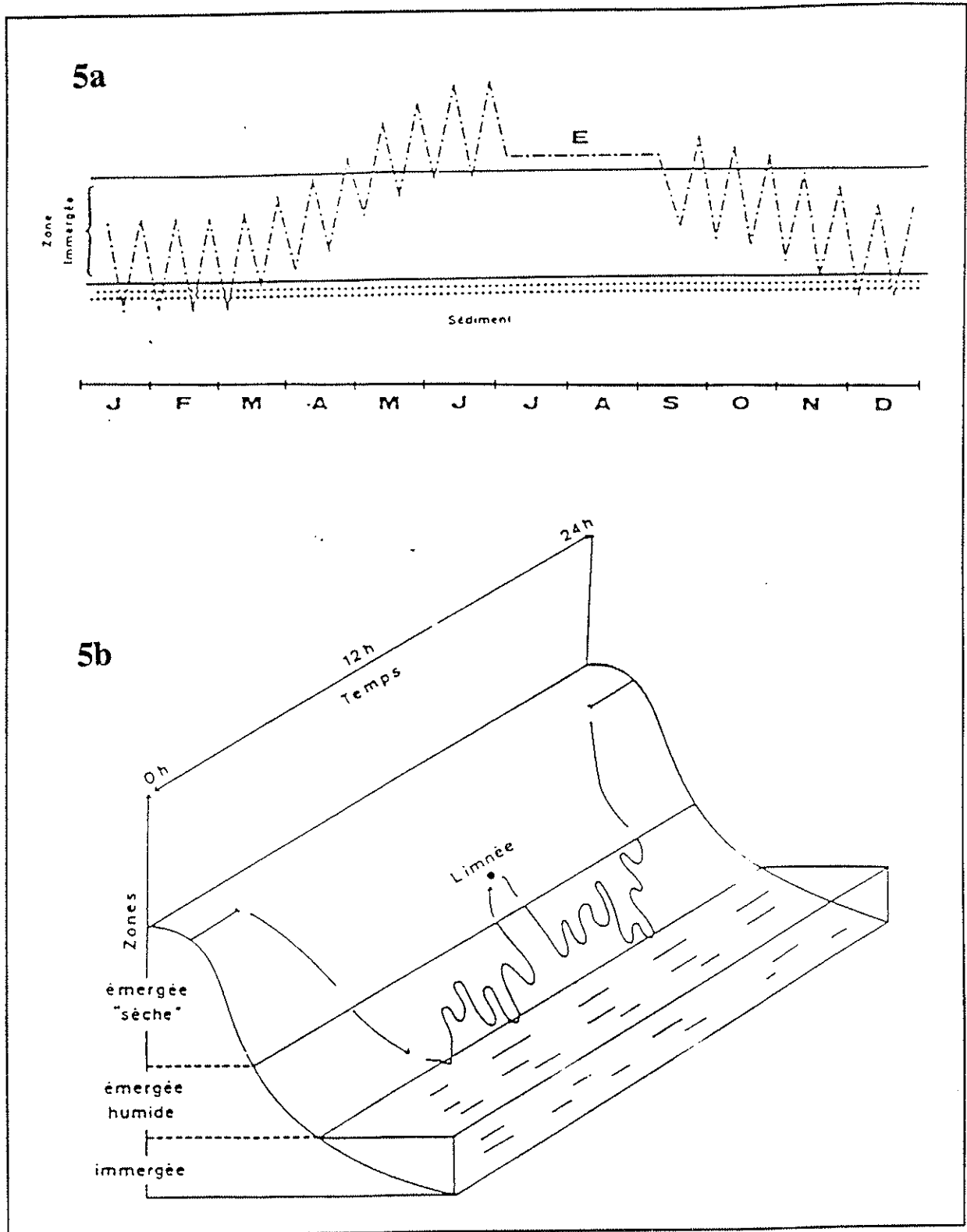


Figure 5.
 Les deux types d'amphibiose chez *L. truncatula*:
 - au cours de l'année (5a). Abréviation: E (estivation).
 - en période de vie active (mai-juin): 5b.
 (d'après RONDELAUD, 1974a, b; RONDELAUD et MAGE, 1988).

3. Circulation.

La limnée possède un coeur constitué d'une oreillette et d'un ventricule, le tout enfermé dans un sac péricardique. Le reste de l'appareil est constitué par des artères et des veines nettement individualisées dans la partie la plus proche du coeur. Dans le reste du corps, on a souvent des sinus ou des lacunes ne possédant pas une paroi propre.

Le liquide circulant est l'hémolymphe. Il contient des globules nucléés, appelés amibocytes. Ces derniers peuvent proliférer lorsque le mollusque est infesté par un parasite comme *Fasciola hepatica* (RONDELAUD et BARTHE, 1980a).

4. Amphibiose.

La limnée est un mollusque dulçaquicole, capable de vivre dans un milieu immergé. Mais elle s'émerge au printemps et en été. C'est l'amphibiose. La figure 5 précise les deux variantes de cette particularité évolutive:

- Au cours des mois d'hiver, le mollusque est totalement immergé dans son gîte. Il effectue cependant des migrations verticales entre a) le sédiment du fond dans lequel il s'enfouit au cours de la nuit et b) la surface où il vient renouveler son air. A l'approche du printemps, le mollusque s'émerge de plus en plus au cours de la journée et est complètement exondé à partir de la fin avril-début mai. Il peut passer l'été dans un habitat desséché et la limnée est alors à sec, en position rétractée dans sa coquille. Si les pluies post-estivales arrivent, le mollusque reprend son activité et s'immerge de plus en plus à l'approche de l'hiver. Cette première variante (fig. 5a) est considérée comme une amphibiose saisonnière par RONDELAUD et MAGE (1988).

- A l'opposé, il existe un rythme journalier (fig. 5b) que l'on observe pendant la vie active du mollusque, principalement en mai et juin. Pendant la journée, la limnée se déplace dans la zone émergée humide (2 centimètres de hauteur) qui longe la surface de l'eau et effectue quelques incursions de brève durée dans le milieu aquatique. Au cours de la nuit, elle fréquente des zones beaucoup plus "sèches" situées à 4 ou 5 cm de hauteur par rapport à la surface de l'eau et y effectue un repos de quelques heures, souvent entrecoupé par des rotations de la coquille. D'autres périodes de repos peuvent également s'observer au cours de la journée, mais elles ne dépassent pas une dizaine de minutes.

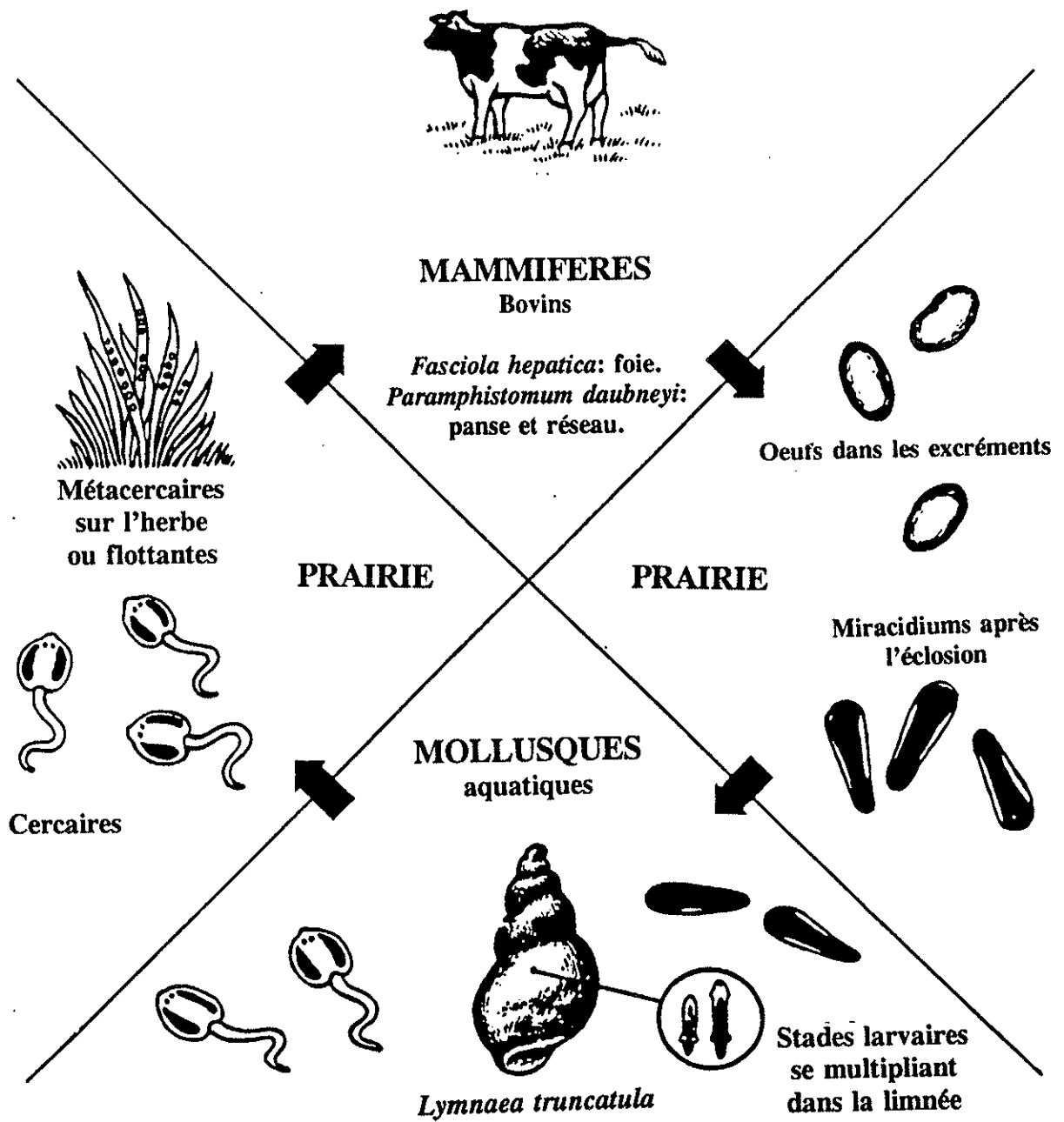


Figure 6.
 Le cycle évolutif de deux Trématodes:
Paramphistomum daubneyi et *F. hepatica*,
 utilisant les bovins comme hôte définitif
 et la Limnée tronquée comme hôte intermédiaire.

E. SON RÔLE COMME HÔTE INTERMÉDIAIRE DANS LE CYCLE ÉVOLUTIF DE TRÉMATODES.

Plusieurs parasites utilisent la Limnée tronquée comme hôte intermédiaire. A titre d'exemple, citons *F. hepatica*, *Haplometra cylindracea*, *Notocotylus* sp., *Opisthoglyphe ranae*, *Paramphistomum daubneyi* et *Plagiorchis elegans* pour les Trématodes. De même, *Muellerius capillaris* et *Neostromylus linearis* (Nématodes) peuvent se développer expérimentalement dans le pied du mollusque.

Nous limiterons notre propos à deux parasites, *F. hepatica* et *P. daubneyi* car ils utilisent les mêmes bovins comme hôtes définitifs et la Limnée tronquée comme hôte intermédiaire (SZMIDT-ADJIDÉ, 1996). La figure 6 montre un exemple de ce cycle où l'on reconnaît les quatre phases suivantes:

- 1) Chez l'hôte définitif. Ce dernier ingère les métacercaires qui se désenkystent et gagnent le foie (*F. hepatica*) ou la panse (*P. daubneyi*). Elles effectuent une phase de migration et s'établissent dans les canaux biliaires (*F. hepatica*) ou la muqueuse ruminale (*P. daubneyi*) lorsque les parasites ont terminé leur maturation. Au troisième mois d'infestation, elles pondent des oeufs qui sont évacués avec les fèces de l'hôte.

- 2) Dans le milieu extérieur. Les oeufs embryonnés donnent chacun naissance à un miracidium qui nage à la recherche du mollusque hôte et finit par y pénétrer.

- 3) Chez l'hôte intermédiaire. Le miracidium se transforme en sporocyste, lequel migre dans le mollusque et se fixe pour donner naissance aux rédies de première génération. Ces dernières forment des rédies de seconde génération avant de produire des cercaires. Le même processus se poursuit pour *F. hepatica* et on aura une troisième génération rédienne avant la différenciation de cercaires. Ces dernières sortent du mollusque hôte au cours de la période patente.

- 4) Dans le milieu extérieur, les cercaires se transforment en métacercaires fixées ou flottantes. Si un hôte définitif les ingère avec sa nourriture, le cycle continue.

Diverses espèces de limnées peuvent jouer le rôle d'hôte intermédiaire. La plus connue est *L. truncatula* dans nos régions. Les autres ne peuvent assurer le cycle que si elles sont exposées aux miracidiums dans leurs premiers jours de vie.

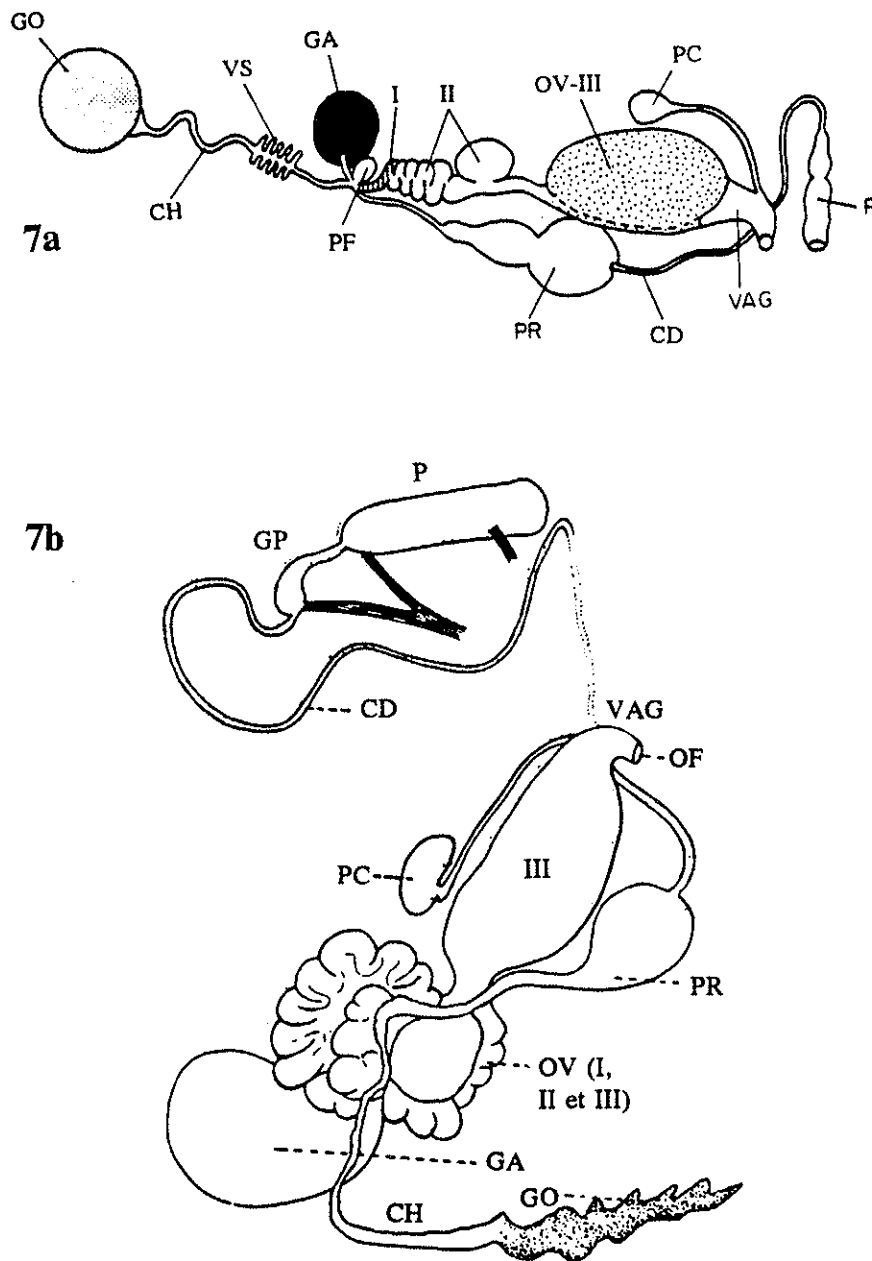


Figure 7.

Organisation de l'appareil reproducteur chez *L. truncatula*:

- Schéma admis dans la famille des *Lymnaeidae*: 7a (d'après DUNCAN, 1975).

- Morphologie de cet appareil chez *L. truncatula*: 7b

(d'après ROZKOWSKI, 1923; de LARAMBERGUE, 1928; GERMAIN, 1930/1931).

Abréviations: CD (canal déférent). CH (canal hermaphrodite). GA (glande de l'albumine). GO (gonade). GP (gaine du pénis). OF (orifice femelle). P (pénis). PC (poche copulatrice). PF (poche de fertilisation). PR (prostate). VAG (vagin). VS (vésicules séminales). I, II et III de OV (segments I, II et III de l'oviducte).

III. - ACTIVITÉ GÉNÉSIQUE DE *L. truncatula*.

Nos connaissances sur certains points de *L. truncatula* sont peu nombreuses ou manquent. Aussi avons-nous étendu nos investigations aux *Lymnaeidae*, voire aux Pulmonés.

A. ORGANISATION DE L'APPAREIL REPRODUCTEUR.

La Limnée tronquée est un animal hermaphrodite et possède un appareil génital comportant deux parties, l'une mâle, l'autre femelle.

La figure 7a fournit un schéma de cet appareil dans la famille des *Lymnaeidae*. La figure 7b présente la morphologie externe de ce dernier chez *L. truncatula*.

La gonade est bien développée et comporte un nombre variable d'acini, lesquels sont entourés par les tubules de la glande digestive. Chaque acinus comporte a) des ovocytes recouverts par des cellules folliculaires, et b) des zones nettement distinctes avec des spermatogonies, lesquelles se différencient pour former des spermatozoïdes.

La gonade se prolonge par un canal hermaphrodite contourné qui porte, à mi-longueur, des vésicules séminales de petite taille. Ce conduit se termine au niveau du carrefour et là, on assiste à la séparation complète des voies excrétrices mâle et femelle:

- 1) La voie mâle est d'abord tubulaire, puis s'élargit en un corps piriforme bien développé, appelé la prostate. Il en sort un canal déférent qui est d'abord libre et s'enfonce ensuite dans la musculature pour reparaître à la base du complexe du pénis.

Le complexe du pénis est gros, réniforme et pourvu de muscles bien développés. Le pénis est étroit et sa longueur est égale à la moitié de celle relevée pour la gaine du pénis.

- 2) La voie femelle forme d'abord des circonvolutions et correspond alors aux segments I et II de l'oviducte. Ce dernier s'élargit ensuite en une volumineuse glande plus ou moins ovoïde, ce qui correspond à la glande oothécale (segment III de l'oviducte). Il se termine par un vagin, lequel reçoit, sur l'un des côtés, le canal de la poche copulatrice.

Au niveau du carrefour hermaphrodite, s'ouvrent, en plus, la glande de l'albumine et la poche de fertilisation.

Les orifices génitaux sont assez éloignés l'un de l'autre. L'orifice mâle s'ouvre derrière le tentacule droit tandis que l'orifice femelle se situe à côté du pneumostome.

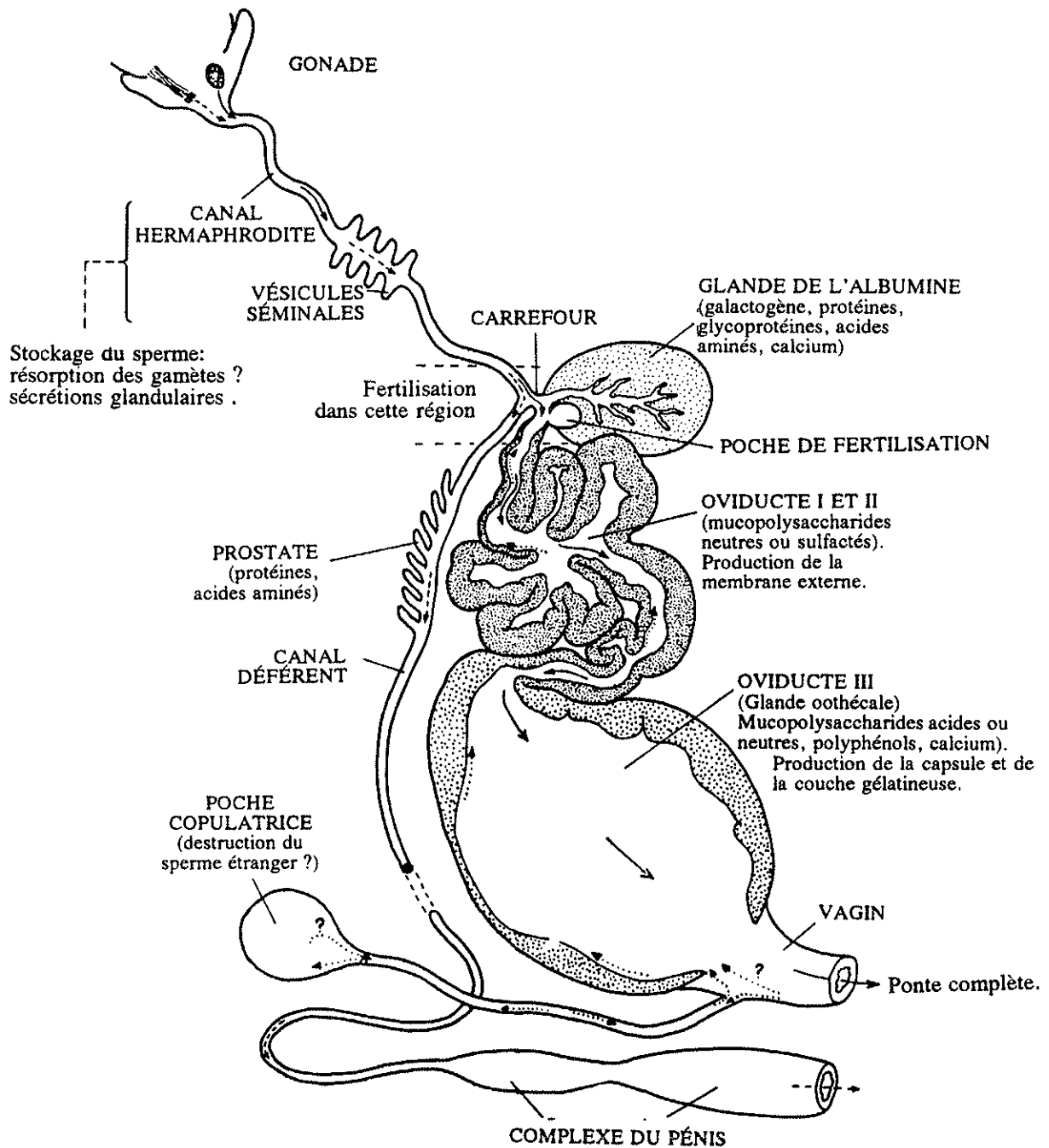


Figure 8.

Anatomie fonctionnelle de l'appareil reproducteur chez les Pulmonés (d'après la revue de DUNCAN, 1975).
 Symboles: xxxx (passage du sperme produit par la gonade).
 → (passage des ovocytes). ...→ (passage du sperme étranger).

B. QUELQUES DONNÉES SUR LA PHYSIOLOGIE DE CET APPAREIL.

1. Activité fonctionnelle de l'appareil reproducteur.

Nous nous sommes servi de la revue de DUNCAN (1975) sur l'appareil reproducteur des Pulmonés pour écrire ce paragraphe.

La figure 8 présente le schéma de synthèse que cet auteur fournit à l'appui de sa démonstration pour commenter l'activité fonctionnelle de cet appareil chez les Pulmonés. Ce diagramme n'est donc pas spécifique de la seule *L. truncatula* mais intéresse l'ensemble des espèces qui constituent l'ordre des Pulmonés.

Les ovocytes quittent la gonade, passent dans le canal hermaphrodite (qui est souvent rempli de sperme) et atteignent le carrefour où ils seront fécondés par du sperme étranger, parfois par le sperme local, probablement dans la poche de fertilisation.

Les oeufs fécondés reçoivent les sécrétions provenant de la glande de l'albumine. Celles-ci forment le liquide périvitellin autour de l'oeuf et sont entourées par une membrane interne (ou périvitelline). Elles comportent en particulier du galactogène (polysaccharide à base de galactose) qui sera ingéré par les embryons lors de leur développement.

Les oeufs suivent la voie femelle et reçoivent diverses sécrétions au fur et à mesure de leur cheminement. Si l'on tient compte seulement de la famille des *Lymnaeidae*, on a la séquence suivante:

- La première enveloppe est la membrane externe et est produite par les segments I ou II de l'oviducte. Elle s'applique contre la membrane interne et présente parfois des cordons ovulaires de taille variable selon les espèces de la famille. La figure 9 (page suivante) présente les caractéristiques de ces pontes chez les *Lymnaeidae*.

- Les oeufs sont ensuite disposés en groupes. Chacune de ces masses d'oeufs est d'abord entourée d'une capsule, puis d'une fine couche de substance gélatineuse. Ces deux dernières assises sont produites par la glande oothécale, c'est-à-dire par le segment III de l'oviducte. La couche gélatineuse permet l'adhésion des pontes au substrat.

Le rôle de la poche copulatrice n'est pas clairement démontré chez les *Lymnaeidae*. Elle peut servir à stocker le sperme étranger reçu lors de la copulation ou bien détruirait le sperme étranger en excès.



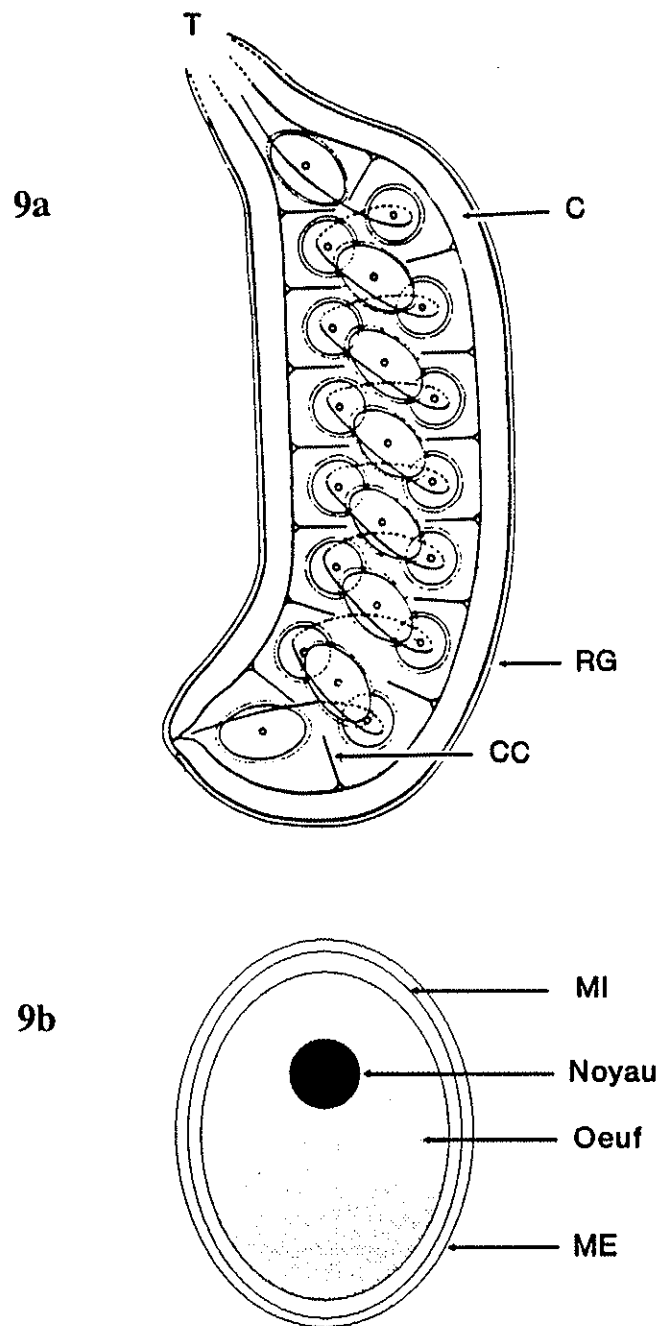


Figure 9.

Les pontes des *Lymnaeidae*:

- Morphologie générale d'une ponte chez *L. peregra* (9a).
- Reconstitution d'un oeuf avec ses membranes interne et externe: 9b (d'après DUNCAN, 1975).

Abréviations: C (capsule). CC (cordons capsulaires). ME (membrane externe). MI (membrane interne). RG (revêtement gélatineux). T (queue terminale).

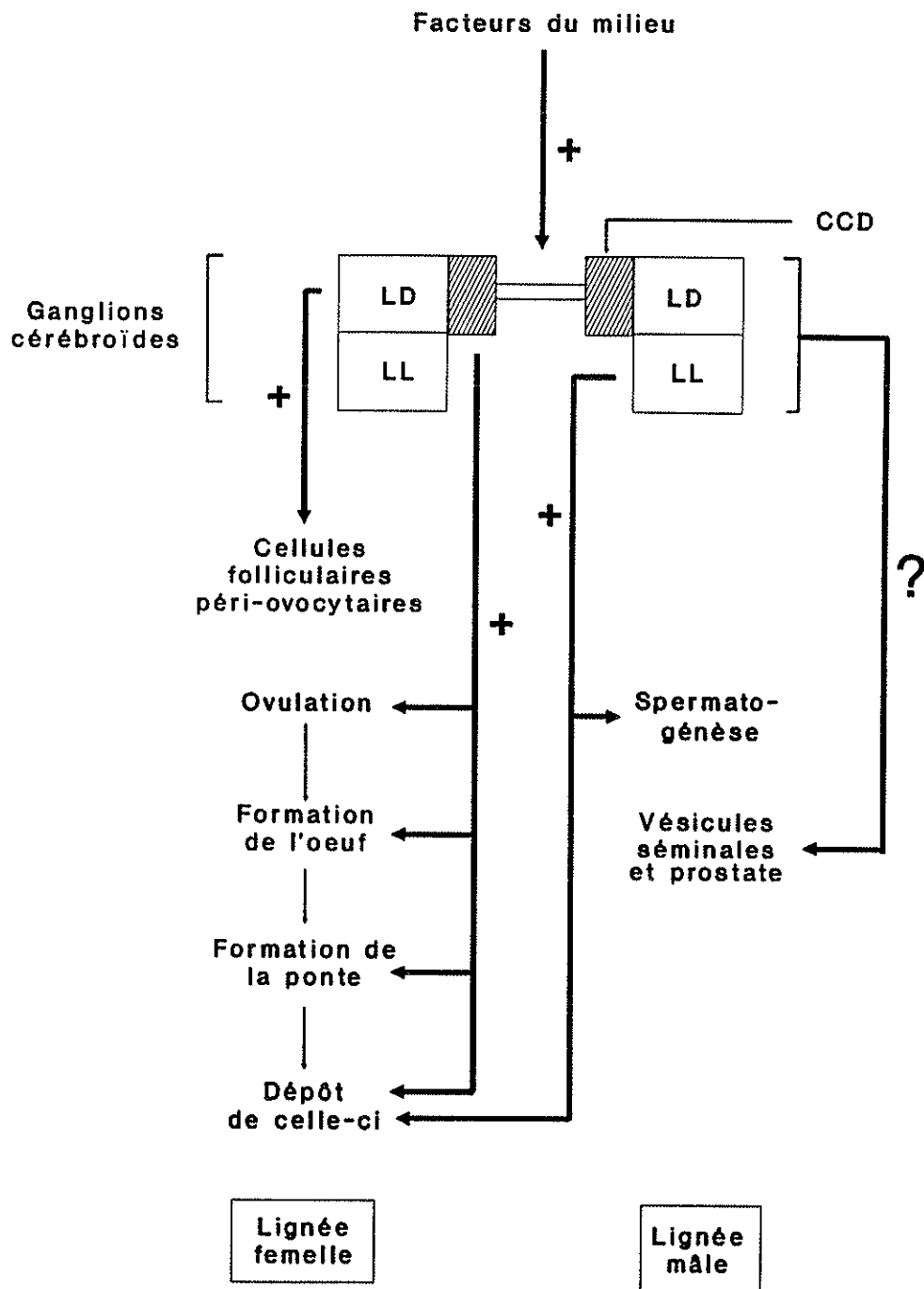


Figure 10.
 Le contrôle de l'activité reproductrice chez *L. stagnalis*
 (d'après JONG-BRINK, 1990). Abréviations: CCD (cellules caudo-dorsales).
 LD (lobes médio- et latéro-dorsaux). LL (lobes latéraux).

2. Contrôle de cette activité.

Les informations sur *L. truncatula* manquent à l'heure actuelle. C'est la raison pour laquelle nous avons étendu notre champ d'action à une autre limnée, *L. stagnalis* et la plupart des données proviennent des revues de GERAERTS et JOOSSE (1984) et de JONGBRINK (1990).

La figure 10 schématise les informations dont nous disposons à l'heure actuelle. La lecture de cet organigramme permet d'émettre les remarques suivantes:

- 1) Activité femelle.

Plusieurs facteurs du milieu agissent sur celle-ci. C'est le cas de la photopériode, de la température, de la quantité de nourriture, de la qualité et de la concentration en oxygène dans l'eau, de la stimulation tactile de la peau et de l'acte de copulation lui-même. Mais de nombreuses données manquent encore sur les voies que parcourent les stimuli de ces facteurs pour agir sur les centres nerveux du mollusque.

Ces centres sont essentiellement les ganglions cérébroïdes de la limnée situés au-dessus de l'oesophage. Les cellules concernées dans ces ganglions sont les cellules caudo-dorsales qui forment deux massifs de part et d'autre de la commissure cérébrale. Une hormone est produite par ces cellules (hormone des cellules caudo-dorsales) et agit en stimulant l'ovulation, la formation de l'oeuf et de la ponte elle-même, enfin le dépôt de cette dernière.

Les lobes médio- et latéro-dorsaux situés dans les ganglions cérébroïdes interviennent également. Leur hormone stimulerait les cellules folliculaires péri-ovocytaires afin que ces dernières produisent un facteur inhibant la maturation des autres ovocytes lors de l'ovulation ou bien inhibent la production du facteur de maturation ovocytaire.

Enfin, les lobes latéraux des ganglions cérébroïdes produisent une ou plusieurs hormones qui agissent sur la fréquence des pontes en la stimulant.

- 2) Activité mâle.

Son contrôle est moins bien connu. Les lobes latéraux agissent en stimulant la spermatogénèse chez les jeunes mâles matures. Celle-ci est, également, sous la dépendance de la température du milieu: elle est bloquée en-dessous de 10 °C.

Disposition des oeufs	Capsule	Autres caractéristiques	Espèce
Irrégulière	Arrondie ou légèrement incurvée.	Souvent souillée par des corps étrangers.	<i>L. truncatula</i>
	Allongée et faiblement incurvée	Capsule étroite, à bords onduleux	<i>L. glabra</i>
	Allongée et très incurvée	Capsule large, à bords bourgeonnants	<i>L. palustris</i>
En spirale	Allongée et légèrement incurvée	Cordons ovulaires longs	<i>L. stagnalis</i>
	Très incurvée. Cordons capsulaires courts	Cordons capsulaires minces	<i>L. peregra</i>
		Cordons capsulaires épais et régulièrement fourchus	<i>L. auricularia</i>

Tableau II.
Les principales caractéristiques des pontes chez les espèces européennes des *Lymnaeidae* (d'après BONDESEN, 1950; OVER, 1967).

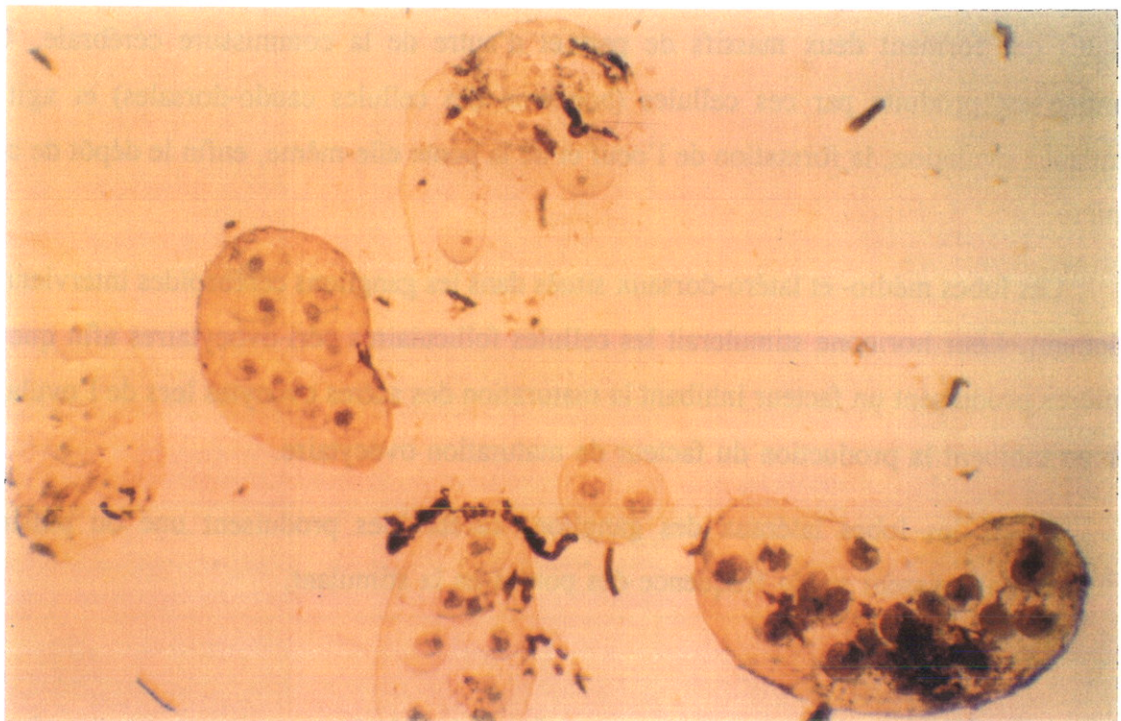


Planche B.
Morphologie générale des pontes chez *L. truncatula*.
Crédit photo: M. G. DREYFUSS, Université de Limoges.

Nous n'avons pas encore de données sur le contrôle de la différenciation, de la croissance et de l'activité sécrétoire au niveau de la prostate.

C. LES PONTES DE LA LIMNÉE TRONQUÉE.

Le tableau II recense les indications que BONDESEN (1950) et OVER (1967) fournissent pour différencier les pontes chez les espèces européennes des *Lymnaeidae*.

L'examen de ce tableau montre que les pontes de *L. truncatula* se présentent sous formes de petites masses arrondies ou légèrement incurvées.

D'après EUZEBY (1971), "les "pontes" ... renferment de 10 à 18 oeufs irrégulièrement disposés. La capsule de la ponte n'émet pas de cordons capsulaires et il n'existe pas, non plus, de cordons ovulaires. Les pontes sont, d'autre part, assez souvent souillées par des corps étrangers, adhérents à la capsule".

La taille des pontes varie cependant selon les auteurs. D'après EUZEBY (1971), le nombre d'oeufs obtenus dans les conditions du laboratoire varie de 3 à 30 selon les ressources alimentaires du mollusque, avec une moyenne de 12 à 15. Ces chiffres se retrouvent dans le travail d'OVIEDO (1992) sur l'île de Corse, avec une gamme de 6 à 32 oeufs par ponte à Partinello et Serriera (moyenne: 20 oeufs) ou de 7 à 18 oeufs par ponte à Monacia (moyenne: 12 oeufs). Les valeurs sont plus faibles sur sol siliceux car RONDELAUD et MAGE (1992) rapportent un nombre moyen de 8,4 oeufs par ponte en août, de 4,2 au début de septembre et de 1,1 à la fin du même mois.

L'émission des oeufs peut se poursuivre pendant quelques mois et le nombre d'oeufs pondus par une seule limnée peut passer de 800-900 oeufs en 460 jours à 3.400 pendant le même laps de temps en fonction de l'alimentation reçue (KENDALL, 1953). Les chiffres sont nettement plus faibles dans la note de MOREL-VAREILLE (1973) avec 1.375 à 1.830 oeufs au cours de la vie du mollusque sur terrain siliceux.

Dans les conditions habituelles, la fertilité des oeufs est toujours élevée, mais la durée de leur incubation dépend de la température. EUZEBY (1971) fournit les chiffres suivants: 30 à 40 jours environ à 10°-11° C, 12 à 14 jours entre 16° et 20° C, 10 à 12 jours entre 20° et 30° C. L'auteur conclut en indiquant qu'en France, la durée minimale de l'incubation doit être de l'ordre de 2 semaines sur le terrain.

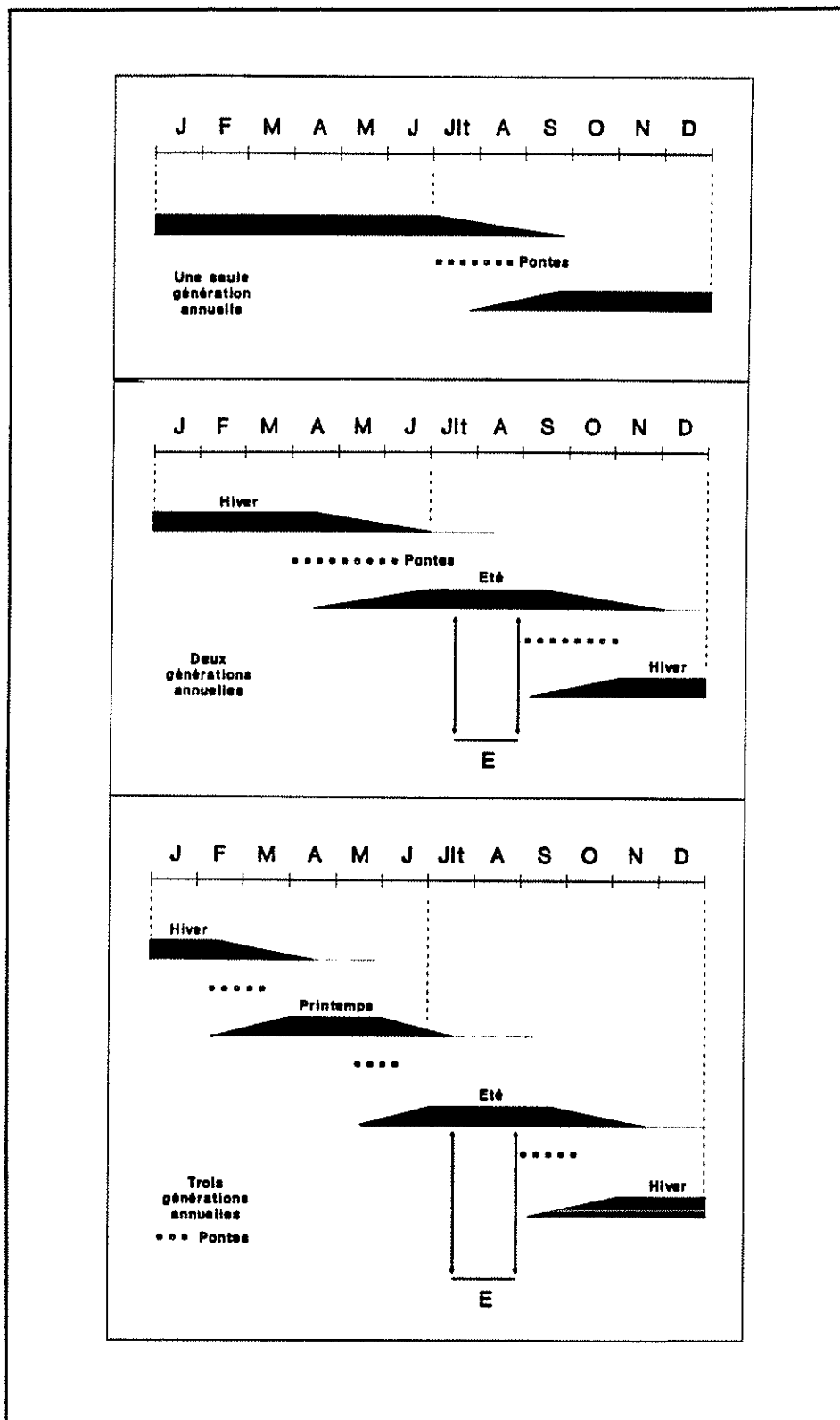


Figure 11.
 Les générations annuelles de *L. truncatula* (d'après RONDELAUD et MAGE, 1988, 1992, modifié par SZMIDT-ADJIDÉ, 1996). Abréviation: E (estivation).

D. COPULATION ENTRE MOLLUSQUES OU AUTOFÉCONDATION ?

DUNCAN (1975) signale, dans sa revue, que les deux types de fécondation peuvent exister dans la famille des *Lymnaeidae*.

Plusieurs auteurs (WALTON, 1918; WALTON et JONES, 1926; ROBERTS, 1950; KENDALL, 1953) n'ont pas constaté de copulation chez *L. truncatula* au cours de leurs observations. Par contre, MOREL-VAREILLE (1973) et SMITH (1981a) ont noté des appariements nombreux au laboratoire, chacun d'entre eux entre deux partenaires mais ils n'ont pas détecté de chaînes constituées par des mollusques en copulation comme cela a été constaté chez *L. stagnalis* (BARRAUD, 1957) ou *L. tomentosa* (BORAY, 1964, 1969).

D'après SMITH (1980a), l'appariement des mollusques sur le terrain serait déterminé non seulement par la disponibilité des partenaires, mais aussi par plusieurs facteurs du milieu et l'auteur suggère le rôle de la pluie.

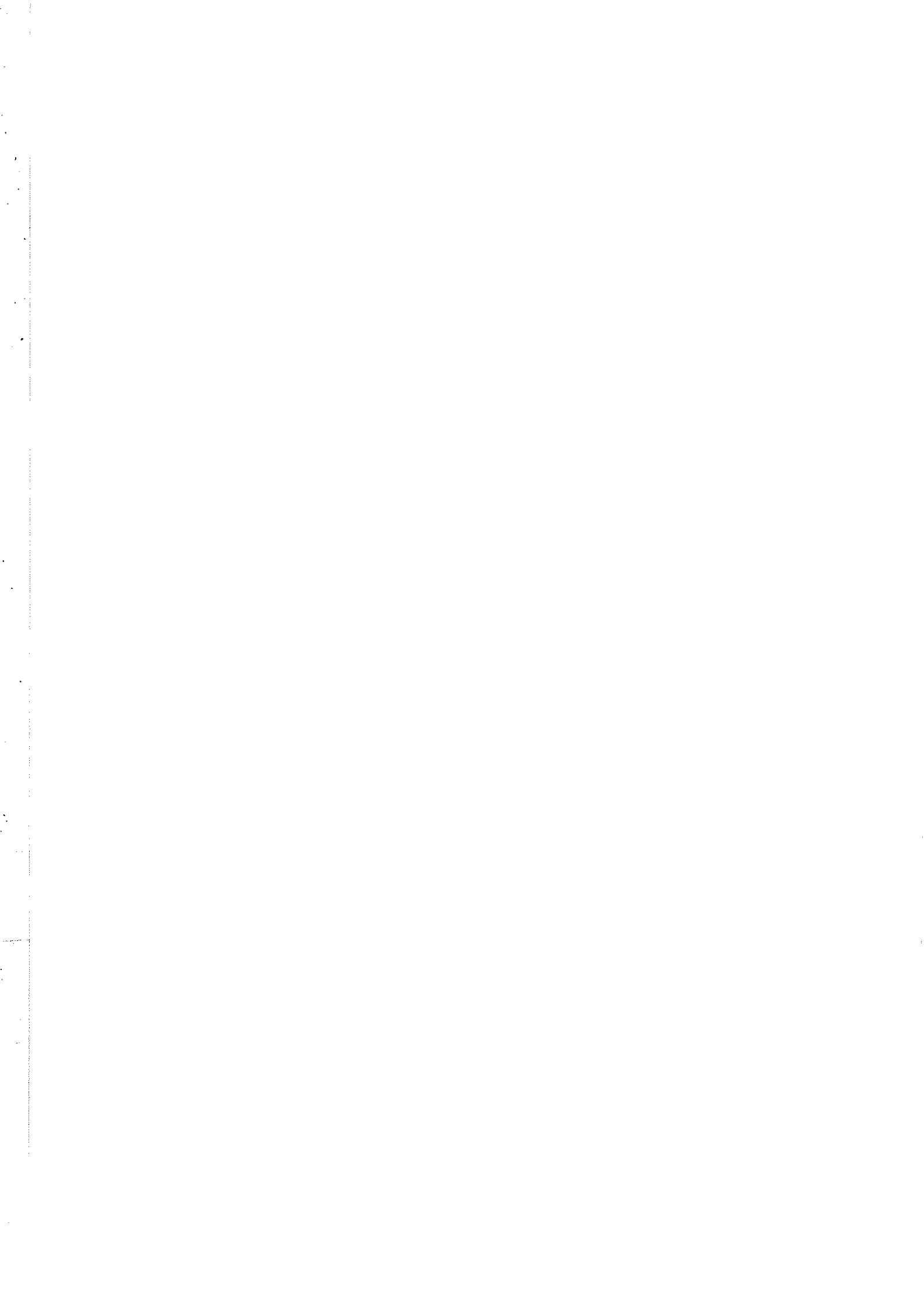
L'autofécondation a été constatée fréquemment chez diverses espèces de limnées, en élevant des mollusques isolés dans les conditions du laboratoire (revue de DUNCAN, 1975). Mais à notre connaissance, les facteurs qui agissent sur ce processus ne sont pas encore connus.

E. LES GÉNÉRATIONS ANNUELLES DE *L. truncatula*.

La figure 11 présente les trois types de cycles que la Limnée tronquée peut présenter sur le territoire français. Ces données et le commentaire correspondant proviennent de la thèse de SZMIDT-ADJIDÉ (1996).

Le schéma le plus simple ne comprend qu'une seule génération et ne se rencontre que dans les habitats d'altitude. Les pontes sont déposées en juillet-août. Les descendants supportent les conditions hivernales et reprennent leur activité à partir du mois de juin.

Le schéma le plus classique comporte deux générations. La première naît en septembre-octobre et subit les conditions hivernales: c'est la génération d'hiver. Les survivants pondent de la mi-avril à la mi-juin et disparaissent à partir de juin. Leurs pontes sont à l'origine de la génération d'été. Les descendants naissent en avril-juin, ont une abondance maximale en juillet mais leur nombre chute brutalement lors de l'assèchement estival. Les rescapés pondent en septembre-octobre et meurent à partir de la fin novembre.



Dans le schéma à trois cycles, il existe une génération supplémentaire qui s'intercale entre les deux déjà exposées. Il se produit lors des années très humides, avec un mois de février clément. La génération d'hiver dépose les oeufs en février. Les descendants forment la génération de printemps qui croît rapidement et pond ses propres oeufs en mai-début juin. De ces derniers, naissent les individus de la génération d'été.

F. PRODUCTIVITÉ DE *L. truncatula*.

Devant ce potentiel reproducteur important, on peut se demander quelle est la conséquence car de nombreux prédateurs de la limnée existent dans le milieu naturel (revues de MEHL, 1932, de TAYLOR, 1965 ou d'EUZEBY, 1971).

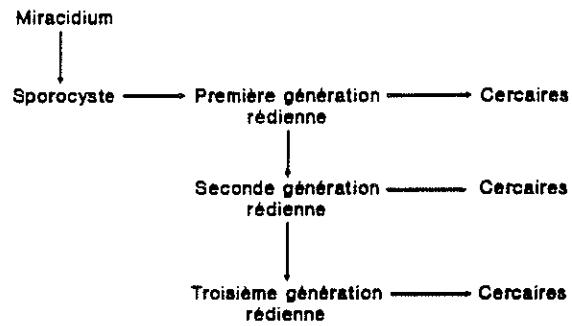
Les études sur ce point sont encore peu nombreuses. Les seules indications proviennent de la thèse de VAREILLE (1996) et sont résumées sur le tableau suivant:

Paramètres.	Basse-Marche.	Monts d'Ambazac.	Plateaux de la Vienne.
Adultes de la génération d'hiver par habitat (%).	21,2 ± 12,7	36,5 ± 21,3	16,4 ± 10,2
Juveniles de la génération d'été par habitat (%).	78,8 ± 17,4	63,5 ± 15,7	83,6 ± 14,2
Rapport moyen entre les juveniles et les adultes.	3,71	1,73	5,09

Les observations à l'origine de ces résultats ont été réalisées en juin-juillet et concernent 231 habitats à *L. truncatula*, situés dans trois secteurs géographiques différents de la Haute-Vienne. La lecture du tableau démontre que le rendement est faible avec un rapport de 1,7 à 5,1 entre les juveniles et les adultes.

Il faut remarquer cependant que ce travail ne porte que sur des limnées vivant sur des sols acides et que d'autres prospections sont encore nécessaires pour quantifier la productivité de la limnée lorsqu'elle vit sur des terrains plus favorables comme ceux situés sur des terrains sédimentaires (marneux, ...).

12a



12b

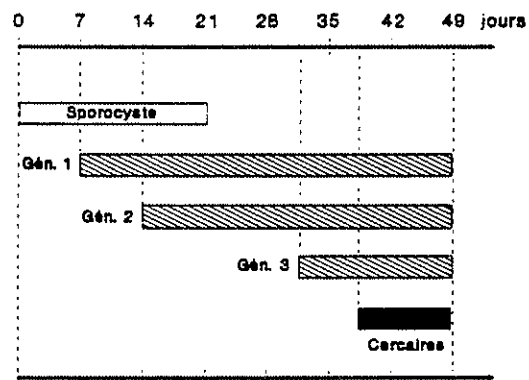


Figure 12.

Les formes larvaires de *F. hepatica* chez *L. truncatula*:

- La succession des stades larvaires: 12a.
- Leur apparition dans le corps du mollusque par rapport au temps (à 20 °C) jusqu'au 49^e jour: 12b.

(d'après RONDELAUD et BARTHE, 1982a, b, modifié par DOM, 1994 et DREYFUSS, 1994).

Abréviation: gén. (génération rédienne).

III. - L'INFLUENCE DU PARASITISME SUR L'ACTIVITÉ GÉNÉSIQUE DE *L. truncatula*.

Le parasitisme retentit sur la reproduction du mollusque par une suppression des pontes à la 3^e ou 4^e semaines post-infestation. De nombreuses études ont déjà été réalisées chez *L. truncatula* infestée par *F. hepatica* (HODASI, 1972; RONDELAUD et BARTHE, 1980b; WILSON et DENISON, 1980; OVIEDO, 1992) comme chez d'autres mollusques parasités par des Trématodes différents (WRIGHT, 1966, 1971; SLUITERS, 1978, 1981, à titre d'exemple).

Il nous a paru intéressant de procéder à quelques rappels sur l'évolution des formes larvaires chez le mollusque et la réponse viscérale de ce dernier avant de présenter les effets du parasitisme sur l'activité reproductrice du mollusque.

A. DÉVELOPPEMENT LARVAIRE DE *F. hepatica* CHEZ *L. truncatula*.

La figure 12a montre la succession des stades larvaires chez le mollusque. Nous pouvons remarquer les faits suivants:

- Le miracidium se transforme en un sporocyste après sa pénétration dans le mollusque hôte.

- Du sporocyste, sortent les rédies de la première génération. L'une d'entre elles se différencie rapidement et forme la plupart des rédies de deuxième génération. Les autres ne forment que quelques rédies de deuxième génération.

- Les rédies de deuxième génération forment quelques rédies de troisième génération.

- Toutes les rédies, à l'exception de la première rédie de première génération, produisent des cercaires.

En réalité, ces diverses larves ne se succèdent pas toutes en même temps dans le corps du mollusque et apparaissent dans un ordre déterminé comme le montre la figure 12b. Si la plupart des sporocystes persistent dans le corps du mollusque jusqu'au 28^e jour (à 20 °C), les rédies de première génération deviennent indépendantes à partir du 7^e jour tandis que celles de deuxième génération le sont à partir du 14^e jour. Les rédies de troisième génération deviennent indépendantes à partir du 31^e jour et les cercaires à partir du 38^e jour.

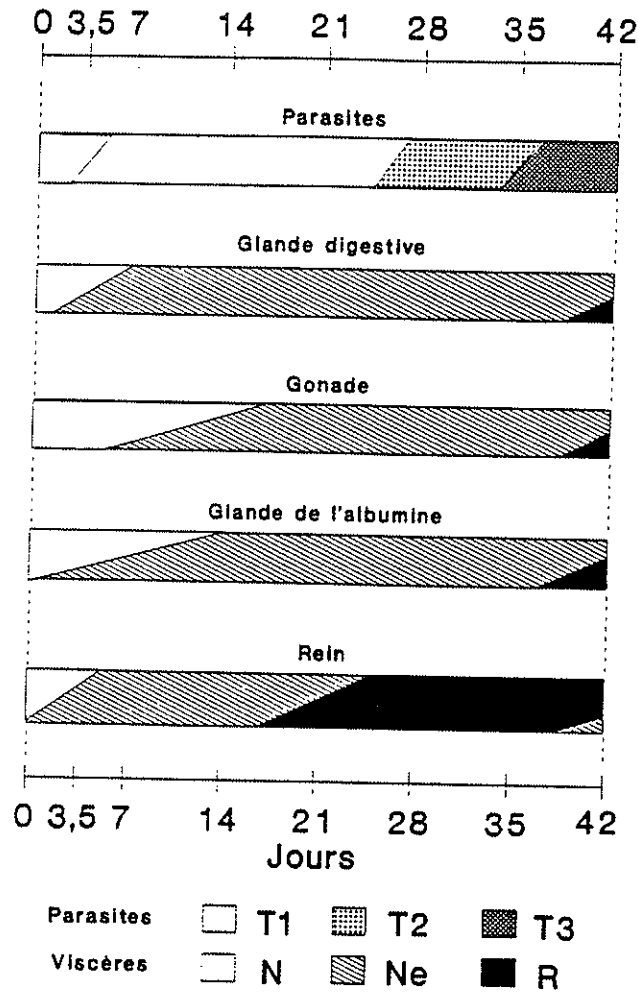


Figure 13.
 La réponse de quatre viscères à l'infestation fasciolienne:
 glande digestive, gonade, glande de l'albumine et rein.
 La chronologie des lésions est présentée jusqu'au 42^e jour
 (à 20° C) par rapport au développement larvaire de *F. hepatica*
 (d'après MOUKRIM et RONDELAUD, 1992).

Abréviations: N (aspect normal de l'organe). Ne (nécrose de l'épithélium).
 R (reconstitution de l'épithélium). T1 (période avec des rédies immatures).
 T2 (période avec des cercaires matures dans le corps des rédies).
 T3 (période avec des cercaires indépendantes dans le corps du mollusque).

B. LA RÉPONSE VISCÉRALE.

Les commentaires proviennent de la thèse de SINDOU (1989) ainsi que des articles suivants: SINDOU *et al.* (1991); MOUKRIM et RONDELAUD, 1992.

La figure 13 fournit un exemple de la pathologie viscérale chez des Limnées tronquées infestées par *F. hepatica* et élevées à la température constante de 20 °C. Nous y avons indiqué, en plus, l'évolution des formes larvaires.

Les quatre organes étudiés montrent le développement d'une nécrose épithéliale dans les 7 premiers jours de l'infestation. Cette lésion s'étend progressivement à tout l'organe et se généralise au 7^e jour ou au 14^e jour d'expérience selon l'organe étudié. Une reconstitution se développe par la suite. Elle est marquée par une hyperplasie des cellules épithéliales et apparaît à partir du 21^e jour dans le cas du rein, du 42^e jour dans les trois autres viscères.

Si l'on compare l'évolution des lésions par rapport à celle du développement larvaire, on note que la reconstitution apparaît juste après la présence des premières cercaires indépendantes. L'évolution de la nécrose épithéliale, par contre, est synchrone de celle des rédies immatures ou matures si bien que l'on peut rapporter l'existence de cette première phase lésionnelle aux effets des rédies indépendantes dans le corps du mollusque.

Une étude plus détaillée a été réalisée par RONDELAUD et BARTHE (1980b) sur l'appareil génital de *L. truncatula* infestée par *F. hepatica*. Les effets de l'infestation peuvent se résumer sur le tableau suivant:

Viscère	Evolution des lésions	Observations
Gonade	Ingestion du contenu germinal par une ou quelques rédies intra-gonadiques. Processus rare, chez quelques limnées.	La gonade occupe un certain volume mais l'épithélium a disparu et il n'y a pas de reconstitution possible.
	Nécrose épithéliale, suivie d'une reconstitution et d'une reprise partielle de l'activité. Processus fréquent.	Ce processus se déroule aussi chez les limnées avec une infestation abortive.
Canal hermaphrodite	Dilatation avec accumulation de spermatozoïdes et d'ovocytes nécrosés.	Vésicules séminales souvent hypertrophiées.
Glande de l'albumine	Nécrose épithéliale, suivie d'une reconstitution. Atrophie fréquente de la glande.	
Autres organes	Pas de lésions morphologiquement visibles à l'exception d'une nécrose épithéliale partielle dans la poche copulatrice.	

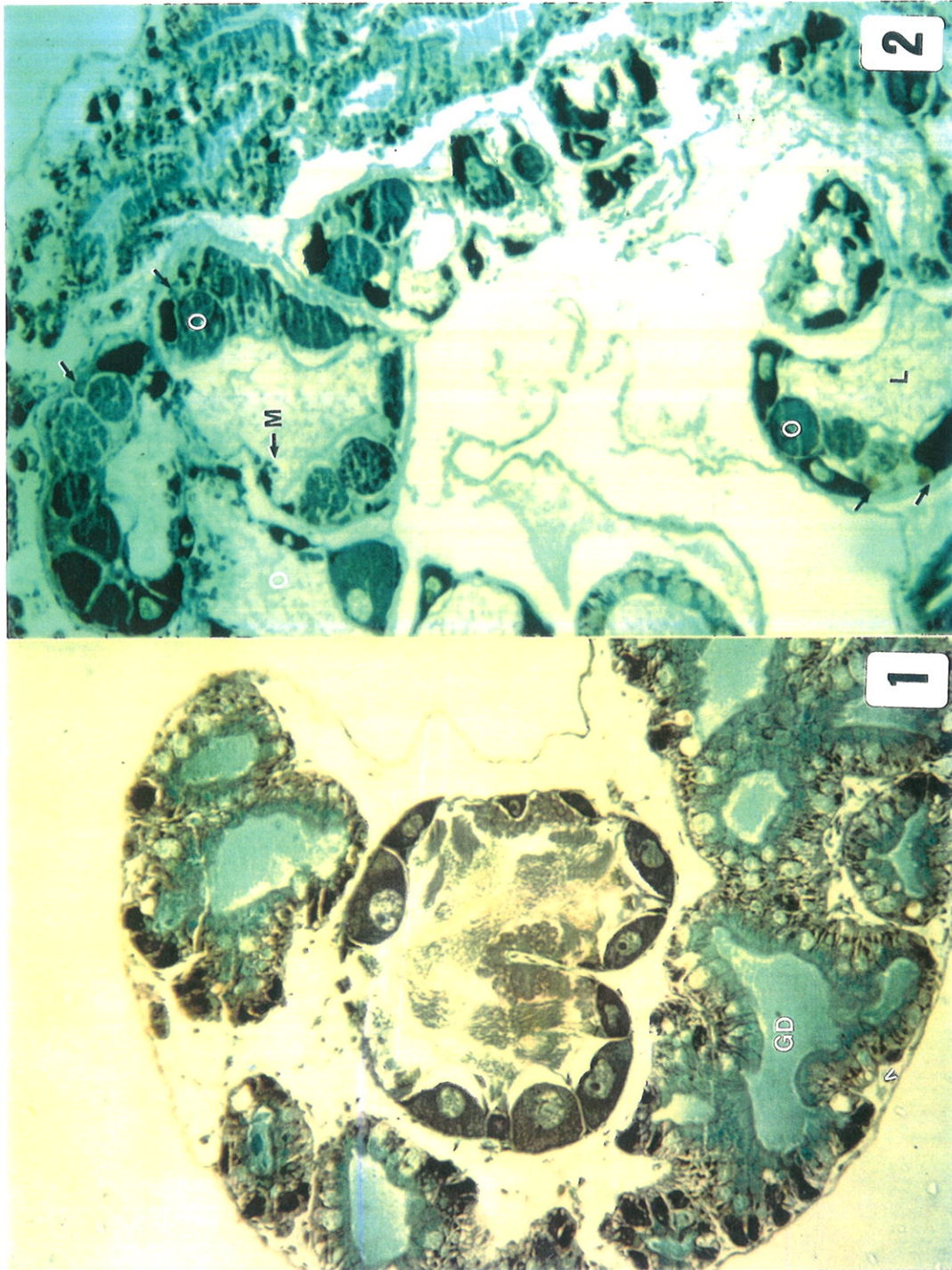


Planche C.

La gonade de *L. truncatula*:

- Aspect normal de la gonade au 42^e jour à 20° C: n° 1.
 - Nécrose de l'épithélium germinale au 21^e jour d'expérience: n° 2.
- Les éléments de la lignée mâle ont pratiquement disparu.
Grossissement: x 150. Avec l'autorisation de A. MOUKRIM.

Abréviations: GD (tubules de la glande digestive). L (lumière d'un acinus gonadique). M (cellules de la lignée mâle). O (ovocytes).



La lecture de ce tableau montre que la gonade est particulièrement touchée par le développement larvaire de *F. hepatica*. La planche C illustre cette pathologie viscérale en montrant:

- un acinus gonadique normal dans lequel on voit nettement la lignée mâle centrale avec les ovocytes périphériques, entourés de leurs cellules folliculeuses (n° 1).

- plusieurs acini provenant d'une limnée parasitée (n° 2). Ces derniers sont touchés par la nécrose épithéliale. Ils sont de plus petite taille et contiennent encore des ovocytes d'apparence normale. Les cellules folliculeuses sont parfois nécrosées et la lignée mâle est réduite à quelques plages de spermatogonies et/ou de spermatocytes (MOUKRIM, 1991).

Il en résulte une véritable "castration parasitaire" (SINDOU, 1989). La revue de cet auteur porte sur plusieurs espèces de Pulmonés dulçaquicoles infestées par des Trématodes et démontre que la castration peut exister sous deux formes:

- La présence de rédies à l'intérieur de la gonade entraîne souvent la consommation de l'épithélium germinale par les larves (WILSON et DENISON, 1980). Ce fait peut modifier le développement de la glande (HODASI, 1972) et empêcher la reconstitution de l'épithélium germinale.

ROBERTS (1950), WRIGHT (1966, 1971) rapportent que l'attaque directe de la gonade par les rédies de *F. hepatica* ou d'autres Trématodes est un processus rare.

- La "castration parasitaire" est souvent due à l'atrophie des acini gonadiques sous la pression des rédies situées dans les environs immédiats de l'organe (SEWELL et SEYMOUR, 1922; HURST, 1927).

D'après SLUITERS (1989, 1981), la castration peut également se traduire par un développement limité des lignées mâle et femelle dans la gonade (SLUITERS, 1978, 1981). Dans certains cas, elle serait réversible si l'on se base sur les données d'ETGES et GRESSO, (1965).

D'après SINDOU (1989), la castration parasitaire n'est pas un processus spécifique aux espèces de Pulmonés dulçaquicoles et peut se rencontrer dans tout l'embranchement des Mollusques lorsqu'ils sont parasités.

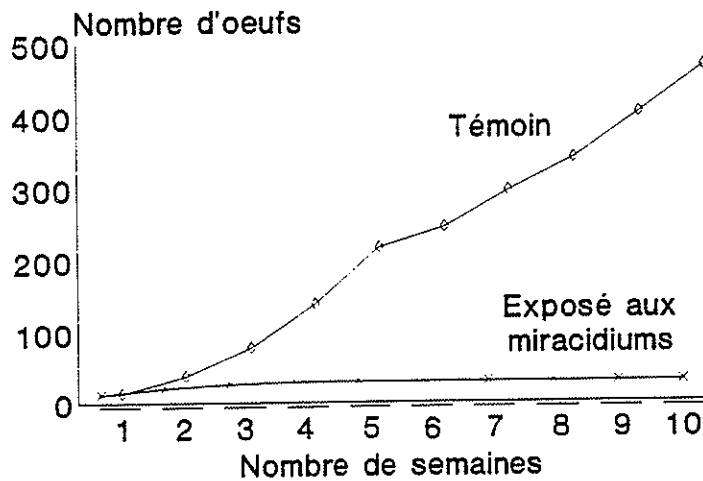


Figure 14.
L'évolution numérique des oeufs pondus par des *L. truncatula* parasitées par *F. hepatica* (d'après OVIEDO SALAS, 1992).
Les chiffres se rapportent à un mollusque infesté par 3 miracidiums et à une limnée témoin.

Paramètres	Témoins*	Limnées non parasitées ou n'émettant pas de cercaires*	Limnées infestées avec émission**
Nombre de pontes par limnée	8	2,8	1,4
Nombre d'oeufs par limnée	98,6	15,1	4
Taille des pontes	6,7	5,3	2,8
Intervalle entre les pontes	8,6	6,5	2,8

*. Les pontes ont été dénombrées depuis le 30^e jour jusqu'à la fin de l'expérience (au 147^e jour chez les témoins, au 106^e jour chez les limnées non parasitées ou infestées sans émission).

** . Les pontes ont été dénombrées du 30^e jour jusqu'au début de la période patente (jusqu'au 73^e jour chez certaines limnées).

Tableau III.
Les caractéristiques des pontes chez les témoins et les limnées exposées aux miracidiums (d'après DUPERRON, 1994). Les valeurs sont des moyennes.

C. CONSÉQUENCES DE LA CASTRATION SUR L'ACTIVITÉ GÉNÉSIQUE DE *L. truncatula*.

Les données chez la Limnée tronquée sont encore fragmentaires et parfois discordantes.

La figure 14 présente les résultats d'OVIEDO SALAS (1992) sur les pontes d'une limnée infestée par *F. hepatica* par rapport à un témoin. La lecture de ce graphe montre:

- que la Limnée tronquée parasitée cesse de pondre à la 4^e semaine d'expérience alors que le mollusque témoin continue de pondre pendant les dix semaines.

- que le nombre total des oeufs pondus ne dépasse pas 29 dans le cadre de l'exemple précité pour le premier mollusque alors qu'il atteint 466 à la 10^e semaine chez le témoin.

Cependant, OVIEDO SALAS (1992) ne fournit pas d'indication sur le nombre de pontes déposées par ces deux mollusques, ni sur les autres caractéristiques de ces oeufs.

Une deuxième étude a été faite par DUPERRON (1994) chez des *L. truncatula* d'origine limousine, infestées par le même Trématode (2 miracidiums par mollusque). Le tableau III récapitule les valeurs moyennes de quelques paramètres chez les trois catégories de limnées que l'auteur distingue au cours de son expérimentation. Nous pouvons constater:

- que les valeurs des quatre paramètres sont nettement plus faibles chez les limnées parasitées que chez les témoins. Elles sont, de même, plus basses chez les mollusques avec émission que chez ceux qui meurent sans sortie de cercaires.

- que les écarts les plus importants concernent le nombre de pontes et celui des oeufs pondus par limnée. A titre d'exemple, le nombre d'oeufs est ainsi de 98 en moyenne chez les témoins, de 15,1 chez les mollusques non parasités ou morts sans produire de cercaires, et de 4 seulement chez les limnées avec émission.

- que les pontes cessent au début de la période patente chez les limnées infestées avec émission et continuent jusqu'à la fin de l'expérience dans les deux autres catégories.

Comme dans l'exemple précédent, aucune information n'est fournie par cet auteur sur certaines caractéristiques des oeufs. Il faut, de plus, remarquer que DUPERRON (1994) rassemble dans la même catégorie des mollusques infestés sans émission et des limnées non parasitées, ce qui doit influencer sur les résultats.

Paramètres	<i>L. natalensis</i> x <i>F. gigantea</i> (FAURE, 1994)		<i>L. tomentosa</i> x <i>F. gigantea</i> (DOM, 1994)	
	Avec émission	Sans émission	Avec émission	Sans émission
Nombre de limnées avec pontes/ effectif total des limnées parasitées (et pourcentage).	18/206 (8,7 %)	52/142 (36,6 %)	3/55 (5,4 %)	6/40 (15 %)
Nombre de limnées avec des pontes après le 60 ^e jour d'expérience, à 23 °C.	11	30	2	0
Nombre total de pontes après le 60 ^e jour	33	80	2	-
Nombre total des oeufs après le 60 ^e jour	107	105	30	-
Nombre moyen d'oeufs par limnée après le 60 ^e jour	9,7	3,5	15	-

Tableau IV.
Les pontes émises au 60^e jour d'expérience et
plus par deux espèces de limnées lorsqu'elles
sont parasitées par *F. gigantea*.

V. - COMMENTAIRES.

Les rappels, que nous avons présentés dans les paragraphes précédents, peuvent se résumer de la manière suivante:

- La Limnée tronquée est un mollusque qui intervient comme hôte intermédiaire dans le cycle évolutif de Trématodes comme *F. hepatica*. Cette espèce amphibie est fréquente en Europe et occupe des habitats variés.

- Des pontes sont déposées par le mollusque lorsque les conditions de température et d'humidité sont favorables. Elles se présentent souvent sous forme de masses ovoïdes, de consistance gélatineuse et adhèrent au substrat. Selon la localisation géographique, le mollusque présente une, deux ou trois générations annuelles.

- Le parasitisme retentit sur l'activité reproductrice du mollusque en produisant des lésions au niveau de la gonade et, par suite, une castration. Les pontes du mollusque infesté diminuent donc et disparaissent au moment des émissions cercariennes.

La revue de la littérature sur d'autres mollusques hôtes de *Fasciola* sp. montre l'existence de différences par rapport aux travaux que nous avons rapportés sur *L. truncatula* infestée par *F. hepatica*. C'est ainsi que l'activité de ponte se poursuit au cours de la période patente chez d'autres limnées parasitées par *F. gigantica*. A titre d'exemple, nous présentons, sur le tableau IV, les résultats que DOM (1994) et FAURE (1994) ont obtenus sur l'activité génésique de *L. natalensis* et *L. tomentosa* lorsqu'elles hébergent ce Trématode. La lecture de ces données montre:

- a) que des pontes sont émises par les deux espèces après le 60^e jour d'expérience. Ce fait concerne les limnées émettant des cercaires comme celles qui meurent sans émission.

- b) que les valeurs concernant le nombre d'oeufs par ponte et par individu après le 60^e jour restent faibles.

Cependant, aucune ponte après le 60^e jour n'a été obtenue lorsque DOM (1994) infeste des *L. tomentosa* par *F. hepatica*.

La première interprétation de ces données peut se faire en admettant que les formes larvaires de *F. gigantica*, dans le cas des deux expériences précitées, ont un impact faible sur la gonade du mollusque hôte et castrent moins ce dernier. Mais cette explication est

démentie par les observations de MOUKRIM (1991), lequel constate un cycle de nécrose-reconstitution dans le couple *L. truncatula* x *F. gigantea* qui est similaire à celui constaté chez la même limnée parasitée par *F. hepatica*.

Il est donc utile de rechercher une autre explication. La plus valable serait d'admettre que l'activité de ponte se poursuit à un rythme faible chez le mollusque hôte lorsque la reconstitution de l'épithélium germinal se produit et que l'activité de la gonade reprend.

Afin de vérifier cette hypothèse, nous avons entrepris plusieurs séries d'observations afin de préciser les caractéristiques des pontes:

- lorsqu'elles sont déposées par des mollusques non infestés dans le milieu naturel ou dans les conditions du laboratoire,

- lorsqu'elles sont fournies par des limnées parasitées par un Trématode.

Les résultats de ces observations sont rapportés dans les chapitres troisième et quatrième de ce mémoire.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le but de ce chapitre est de préciser les conditions de notre étude. Les deux premiers paragraphes portent respectivement sur le matériel biologique et le protocole expérimental. Les méthodes sont détaillées dans la troisième subdivision tandis que les paramètres utilisés et les tests statistiques sont décrits dans les deux derniers temps de cet exposé.

La présentation de ce chapitre et le commentaire proviennent, en grande partie, de plusieurs thèses locales soutenues dans les années antérieures: HOURDIN, 1990; DREYFUSS, 1994; SZMIDT-ADJIDÉ, 1996.

I. - MATÉRIEL ANIMAL.

A. MOLLUSQUES.

L'origine des populations diffère selon qu'il s'agit d'observations sur le terrain ou des études expérimentales réalisées dans les conditions du laboratoire.

Les deux tableaux V et VI (page suivante) récapitulent les caractéristiques de ces colonies dans les deux types d'études. Le premier présente les quatre populations sur lesquelles nous avons réalisé les observations sur le terrain. Le second, par contre, se rapporte aux deux populations de *L. truncatula* intéressées par les infestations expérimentales avec les miracidiums de *F. hepatica* ou de *Paramphistomum daubneyi*.

Origine géographique de la colonie et nature de l'habitat.	Durée de l'étude.	Hauteur des mollusques concernés.	Altitude et date de l'assèchement total.
Ferme des Doucets, commune de Saint-Marcel (Indre). Fossés longeant la route D 106.	15 mars -1er mai 1996.	9-10,5 mm.	173 m. Au 28 avril.
Le Mas del Sol, commune de Ruyres (Lot). Ruisseau dans une prairie longeant la D 38.	15 mars- 15 mai 1996.	10-12 mm.	340 m environ. Au 16 mai.
Le Grand Moulin, commune de Veyrac (Haute-Vienne). Fossé longeant la route D 9.	15 avril- 1er juin 1996.	7-8 mm.	217 m. Au 25 mai.
Masvaudier, commune de Courcelles (Creuse). Fossé de route (vers Lascaud), à proximité du hameau.	1er août- 1er octobre 1995.	7-8 mm.	570 m. Pas d'assèchement

Tableau V.
Les principales caractéristiques des populations de Limnées lors de nos prospections sur le terrain.

Origine géographique de la colonie	Mollusques récoltés		Observations
	Nombre	Hauteur de la coquille	
Lotissement des Lucioles, commune de Limoges-Landouge, Haute-Vienne Prairies situées au sud et à l'est du lotissement.	350	4 ± 0,3 mm	1 à 3 miracidiums par limnée
Le Grand Moulin, commune de Veyrac (Haute-Vienne). Fossé longeant la route D 9.	250	4 ± 0,1 mm	1 miracidium par mollusque

Tableau VI.
Les caractéristiques des deux populations de *L. truncatula* utilisées pour les infestations expérimentales.

Six stations ont été retenues pour les deux types d'étude. Les critères à l'origine de leur choix diffèrent selon le but recherché:

1. Observations de terrain.

Nous nous sommes basé sur a) la localisation géographique des sites par rapport au sud, b) leur nature et c) leur altitude, lequel facteur influe sur les conditions météorologiques qui y règnent. Ces trois paramètres nous ont permis de suivre successivement une ou deux stations en fonction des mois de l'année comme l'indique le tableau V.

C'est dans cet état d'esprit que nous avons sélectionné:

- deux stations sur sol sédimentaire (marne). Le premier site (dans l'Indre) est un fossé de route, avec de l'eau stagnante au cours de l'hiver. Le second (dans le Lot) concerne un ruisseau s'asséchant à partir de juin et les pontes des limnées y sont plus tardives.

- une localité sur terrain siliceux, dans le département de la Haute-Vienne. Les conditions météorologiques locales entraînent un retard de la végétation par rapport aux deux premières stations, ce qui retentit sur les pontes du mollusque (à partir de la mi-avril).

- un site en altitude (570 m), dans le département de la Creuse. Le sol est siliceux. Elle a déjà fait l'objet d'une étude préliminaire (RONDELAUD et MAGE, 1992).

La planche D (page suivante) présente deux de ces stations.

2. Infestations expérimentales.

Le seul critère utilisé est l'abondance de la population afin de permettre la constitution de plusieurs séries expérimentales comprenant chacune 100 mollusques.

Deux sites ont été choisis. Le premier est commun avec celui que nous avons suivi pour les observations de terrain. Par contre, l'autre concerne des jonchaies de pente, situées dans deux vallons à proximité de Limoges (tableau VI).

Les mollusques récoltés dans ces stations font partie de la génération d'été. Leur hauteur de coquille est de 4 mm environ. Après leur prélèvement, les limnées sont transportées au laboratoire dans des conditions isothermes et placées dans des aquariums standard où elles subissent une acclimatation de 48 heures avant d'être soumises aux miracidiums.





Planche D.
Deux stations utilisées pour les observations de terrain:
- Le Mas del Sol, commune de Ruyres (Lot): n° 1.
- Le Grand Moulin, commune de Veyrac (Haute-Vienne): n° 2.



B. PARASITES.

Nous avons utilisé deux Trématodes, *F. hepatica* et *Paramphistomum daubneyi*. Comme nous l'avons déjà écrit dans le premier chapitre, ces deux espèces ont le même hôte définitif et se rencontrent chez les bovins locaux lors de leur abattage. Le premier est présent dans le foie des animaux tandis que le second colonise le rumen.

Les prospections ont été réalisées à l'abattoir de Limoges, le vendredi. Ce jour a été choisi car les animaux proviennent, pour la plupart, d'élevages situés dans la région du Limousin.

Les oeufs de *F. hepatica* ont été prélevés dans la vésicule biliaire de foies saisis pour distomatose. Cette poche est incisée pour recueillir le liquide dans des bocaux en verre. A l'arrivée au laboratoire, la bile est diluée avec de l'eau du robinet jusqu'à la disparition complète de la couleur verte. Les oeufs sont alors prêts pour le deuxième temps.

Ceux de *P. daubneyi* proviennent de paramphistomes adultes récoltés dans le rumen des animaux. Ces derniers sont placés dans une solution physiologique (chlorure de sodium, 0,9 %; glucose, 0,45 %) et mis dans une étuve à 40 °C pendant 4 heures afin que les parasites pondent. Le liquide physiologique trouble est ensuite éliminé de la même façon que ci-dessus jusqu'à l'obtention d'un sédiment clair.

Les oeufs des deux Trématodes sont ensuite tamisés (grandeur de mailles, 75 et 38 μm). Ceux présents sur le second tamis sont placés dans de petits récipients en verre, sous une épaisseur d'eau de 1 cm. Ils subissent enfin une période d'incubation de 20 jours à 20 °C, dans une obscurité totale. Le choix de cette période repose sur les indications d'OLLERENSHAW (1971) pour *F. hepatica* et celles de SZMIDT-ADJIDÉ (1996) pour *P. daubneyi*.

II. - PROTOCOLE EXPÉRIMENTAL.

Il diffère également selon le but de l'étude.

A. PONTES PROVENANT DE LIMNÉES RÉCOLTÉES SUR LE TERRAIN.

Le tableau VII (page suivante) précise les étapes de nos différentes investigations.

Etapes	Paramètres	Observations
Etudes de terrain sur la première génération annuelle (juillet 1995-août 1996).	<ul style="list-style-type: none"> - Période où les pontes sont déposées. - Nombre de limnées adultes (4 mm de hauteur et plus) par m₂. - Nombre de pontes par m² (densité). - Position des pontes par rapport à la surface de l'eau (profondeur). - Nature du support sur lequel les diverses pontes adhèrent. 	Les observations ont été réalisées dans des zones immergées (moins de 5 cm d'eau). Les relevés sont hebdomadaires et portent toujours sur les mêmes zones (3 ou 5 par site).
Suivi des pontes au laboratoire.	<ul style="list-style-type: none"> - Forme générale de la ponte. - Dimensions maximales de celle-ci (longueur, largeur). - Nombre d'oeufs par ponte (taille). - Nombre de nouveau-nés par rapport au nombre d'oeufs présents dans la ponte (taux de fécondité). 	Conditions de maintenance: fluctuations journalières de la température (12-24 °C), photopériode naturelle, à l'écart des rayons directs du soleil.
Fréquence des pontes à partir de limnées adultes sur 4 semaines.	- Fréquence de ponte.	

Tableau VII.
Les trois étapes de nos observations sur le terrain et dans les conditions du laboratoire, avec indication des paramètres étudiés.

Les investigations se sont déroulées en trois temps:

- 1) Première étape: les paramètres de terrain.

Ils sont au nombre de quatre. Le premier se rapporte à la période au cours de laquelle les pontes sont déposées sur le terrain. Les trois autres sont plus classiques et concernent la densité des pontes au mètre carré, leur profondeur et la nature de leur support.

Compte-tenu des impératifs de ce travail, les observations n'ont été réalisées que sur les pontes émises par les limnées transhivernantes dans les quatre stations. Nous n'avons pas effectué d'investigations sur les pontes fournies par les mollusques de la génération d'automne pour les trois premiers sites du tableau V.

- 2) Deuxième étape: les caractéristiques de ces pontes.

La détermination de ces variables a été effectuée dans des conditions semi-naturelles. Les pontes sont maintenues pour cela dans une salle soumise aux variations atténuées du milieu extérieur. Lors de nos observations, les conditions étaient les suivantes: température oscillant chaque jour de 8-12 °C à 22-24 °C, photopériode naturelle, incidence indirecte pour les rayons du soleil.

Les caractéristiques sont au nombre de quatre: a) la forme générale de la ponte, b) ses dimensions maximales, c) sa taille, et d) le taux de fécondité. Ce dernier correspond à l'effectif des nouveau-nés qui éclosent à partir de ces pontes par rapport au nombre d'oeufs présents au départ.

- 3) Troisième étape: la fréquence des pontes.

Des limnées adultes hautes de 6 mm et plus ont été récoltées dans les diverses stations au moment où elles déposent leurs premières pontes sur le terrain. La taille de ces mollusques dans chaque station est assez voisine au moment de la collecte et les dimensions sont indiquées sur le tableau V.

Les mollusques de chaque site ont été placés isolément dans des boîtes de Pétri (35 mm de diamètre) avec 3 ml d'eau et un fragment de salade. Les récipients sont soumis aux conditions indiquées dans la deuxième étape. Elles reçoivent ainsi un éclairage naturel afin de respecter au mieux les conditions de leur vie sur le terrain, mais les boîtes sont à l'abri des rayons directs du soleil. La surveillance dure 4 semaines.

Facteur étudié	Caractéristiques des séries	Observations
Impact de la charge parasitaire sur les pontes de <i>L. truncatula</i> .	<p>Limnées de Limoges-Landouge:</p> <ul style="list-style-type: none"> - Témoins (50 mollusques). - Exposés à 1 miracidium de <i>F. hepatica</i> par limnée (100 mollusques). - Exposés à 2 miracidiums (100 mollusques). - Exposés à 3 miracidiums (100 mollusques). 	<p>Maintenance des limnées dans des boîtes de Pétri (diamètre, 35 mm). Autres conditions: température constante de 20 °C, 12 heures d'éclairage diurne, 3.000 lux à la surface des boîtes.</p>
Nature du parasite	<p>Limnées de Veyrac:</p> <ul style="list-style-type: none"> - Témoins (50 mollusques). - Exposés à 1 miracidium de <i>F. hepatica</i> (100 mollusques). - Exposés à 1 miracidium de <i>P. daubneyi</i> (100 mollusques). 	

Tableau VIII.
Les caractéristiques des séries témoins et expérimentales.

B. PONTES PROVENANT DE LIMNÉES SOUMISES À DES INFESTATIONS EXPÉRIMENTALES AVEC *F. hepatica* OU *P. daubneyi*.

Le tableau VIII résume les caractéristiques des diverses séries témoins et expérimentales que nous avons réalisées pour étudier l'impact de deux facteurs sur les pontes de *L. truncatula*. Ces paramètres sont les suivants:

- 1) Le nombre de miracidiums par limnée. Il est en rapport direct avec la charge parasitaire qui se développe à l'intérieur de la limnée. Comme nous l'avons vu dans le premier chapitre, le nombre de rédies et de cercaires présentes ont une action directe ou indirecte sur la gonade de *L. truncatula*.

Des mollusques de 4 mm de hauteur ont été exposés dans ce but à 1, 2 ou 3 miracidiums de *F. hepatica* juste éclos par limnée. Des témoins ont été constitués.

- 2) La nature du Trématode. Deux lots ont été constitués en soumettant des limnées à des expositions monomiracidienne individuelles avec *F. hepatica* ou *P. daubneyi*. Un troisième lot sert également de témoin.

Quelle que soit la série, la suite du protocole est identique. Les limnées sont isolées, juste après l'infestation, dans des boîtes de Pétri (diamètre, 35 mm) avec 2 ou 3 ml d'eau et un fragment de salade. Une surveillance est assurée tous les jours pour changer l'eau dans les récipients, éliminer les individus morts, recueillir les pontes émises et renouveler le fragment de salade si cela est nécessaire. Elle se poursuit jusqu'à la mort des limnées.

Les pontes déposées sur les parois des boîtes sont analysées par la suite. Ces études ultérieures portent sur la forme de la ponte, ses dimensions, sa taille et la durée de son incubation à 20 °C. Les autres caractéristiques concernent le nombre d'oeufs embryonnés et celui des oeufs "clairs". D'après MOREL-VAREILLE (1973), ces derniers se reconnaissent facilement à l'absence de noyau.

A la mort des limnées, la coquille du mollusque est mesurée sous loupe binoculaire pour déterminer la hauteur. Le cadavre est ensuite disséqué sous loupe binoculaire pour y rechercher la présence de formes larvaires. Cet examen simple permet de classer le mollusque dans les limnées parasitées (s'il n'y a pas eu d'émission cercarienne) ou encore dans les limnées non infestées.

Etape	Description	Observations
Forme de la ponte	Elle est classée dans l'une des catégories suivantes: sphérique, ovoïde et droite, ovoïde et incurvée.	L'angle dans les pontes ovoïdes et incurvées a été déterminé à l'aide d'un simple rapporteur.
Dimensions maximales (grand axe: longueur, petit axe: largeur).	Elles ont été déterminées en utilisant une feuille de papier millimétré et un stéréomicroscope, au grossissement 10. La détermination peut se faire avec une erreur de 0,25 mm.	Cette technique a été adoptée en raison de la consistance gélatineuse des pontes.
Taille des pontes.	La capsule est dilacérée à l'aide de pinces sous le stéréomicroscope afin de faciliter la sortie des oeufs et leur dénombrement.	Ceci permet de reconnaître facilement les oeufs avec des embryons anormaux.
Dimensions des oeufs (grand axe, petit axe).	Elles ont été déterminées à l'aide d'un système d'analyse d'images Aries (Prolabo). Les oeufs sont placés dans une lame creuse avec un peu d'eau.	-

Tableau IX.
La méthodologie utilisée pour l'étude des oeufs de *L. truncatula* afin de déterminer leurs caractéristiques.

III. - MÉTHODOLOGIE.

A. *LES PROSPECTIONS SUR LE TERRAIN.*

Nous avons effectué nos investigations dans chaque station en utilisant la méthode des quadrats. Trois surfaces d'un mètre carré -ou cinq dans la station de Rueyres, département du Lot- ont été délimitées sur la rigole, le fossé ou le ruisseau qui serpentent dans chaque station. Le choix de ces quadrats a été réalisé sur des zones qui reçoivent la lumière du soleil; par contre, nous avons délaissé les secteurs abrités où les limnées sont plus rares. Les observations hebdomadaires ont été effectuées sur les mêmes quadrats, dans des zones immergées, avec peu ou pas de macrophytes et une couche d'eau ne dépassant pas 5 cm.

Les pontes se reconnaissent facilement à leur aspect. Le principe de la recherche est donc de repérer des masses sphériques, parfois ovoïdes présentant une consistance gélatineuse sur le fond de l'habitat. La plupart se voient nettement car elles adhèrent au substrat. D'autres, par contre, sont localisées sur les feuilles mortes qui sont disséminées sur le sédiment, ce qui nécessite un examen minutieux de chacune d'elles afin de repérer ces pontes éventuelles.

Chaque quadrat est visité trois fois de suite à intervalles réguliers (toutes les 20 minutes) afin de dénombrer toutes les pontes présentes. La durée de chaque passage est de 15 à 20 minutes la première fois, de 10 minutes la seconde ou la troisième fois si bien que la prospection de chaque quadrat dure 35 à 40 minutes. Plusieurs paramètres sont notés: densité des pontes par mètre carré, profondeur, nature de leur support. Certaines pontes sont prélevées et transportées au laboratoire pour étudier leurs caractéristiques. Les autres sont éliminées du quadrat afin d'éviter qu'elles soient recomptées une nouvelle fois lors du relevé suivant (7 jours plus tard).

Les pontes prélevées sur le terrain sont transportées au laboratoire sous des conditions isothermes afin d'éviter un stress thermique aux embryons en différenciation.

B. *LES CARACTÉRISTIQUES DES PONTES.*

Elles sont répertoriées sur le tableau IX.

L'étude porte d'abord sur la forme et les dimensions maximales de ces masses. La dilacération de la capsule permet ensuite de déterminer la taille des oeufs et leurs dimensions.



Le décompte des nouveau-nés dans chaque ponte et des oeufs clairs permet enfin de préciser le taux de fécondité.

C. L'ÉLEVAGE DES LIMNÉES DANS LES BOÎTES DE PÉTRI.

Les limnées, qui doivent vivre isolées, sont mises dans des boîtes de 35 mm de diamètre. Les récipients reçoivent de l'eau provenant de la station d'origine, des fragments de salade en lyse, et un petit bloc de marne pour les seuls groupes de limnées.

Le suivi est journalier pour dénombrer les pontes présentes. L'eau est changée tous les jours dans le cas des mollusques élevés isolément.

Ce mode d'élevage est réalisé pendant quatre semaines pour les limnées provenant du terrain, jusqu'à la mort des animaux dans le cas des séries témoins et expérimentales.

D. L'EXPOSITION AUX MIRACIDIUMS.

Les mollusques sont isolés dans des boîtes de Pétri mesurant 35 mm en diamètre. Chaque récipient reçoit 2 ou 3 ml d'eau provenant de la station où les limnées correspondantes ont été récoltées.

Si les oeufs de *F. hepatica* ou de *P. daubneyi* sont exposés à la lumière, on obtient l'éclosion de nombreux miracidiums. Mais ces derniers présentent des comportements de nage différents selon leur vitalité. C'est la raison pour laquelle nous avons prélevé seulement ceux qui nagent "en banc de poisson".

Un nombre variable de larves selon la série expérimentale (1, 2 ou 3) sont prélevés à l'aide d'une pipette Pasteur et mis au contact de chaque mollusque dans la boîte de Pétri. La durée de l'exposition est de 4 heures.

Une surveillance est assurée toutes les 10 minutes environ pour remettre dans l'eau les mollusques qui en sortent. Comme ces derniers sont amphibiens, ils ont tendance à quitter la nappe d'eau sous la pression des miracidiums qui essaient de pénétrer dans leur corps. Il est donc utile de remettre dans l'eau les limnées qui s'émergent.

Les limnées sont ensuite placées dans de nouveaux aquariums à raison de 5 par litre d'eau.

Etapes.	Paramètres	Définition
Prospections sur le terrain.	<ul style="list-style-type: none"> * Effectif des limnées adultes (4 mm de hauteur et plus) au mètre carré. * Densité des pontes au m². * Nombre de pontes par limnée. * Profondeur des pontes par rapport à la surface de l'eau. * Nature du support. 	<p style="text-align: center;">-</p> <p style="text-align: center;">-</p> <p style="text-align: center;">-</p>
Caractéristiques de l'infestation dans les expériences de laboratoire.	<ul style="list-style-type: none"> * Nombre de survivants au 30^e jour d'expérience. * Nombre de limnées: <ul style="list-style-type: none"> - parasitées avec émission. - infestées sans émission. - non parasitées. * Début de la période patente. * Hauteur de la coquille à la mort du mollusque. 	<p style="text-align: center;">-</p> <p style="text-align: center;">-</p> <p style="text-align: center;">Il est déterminé par l'émission des premières cercaires.</p> <p style="text-align: center;">-</p>
Caractéristiques des pontes.	<ul style="list-style-type: none"> * Fréquence des pontes dans le temps. * Forme de la ponte. * Longueur et largeur maximales. * Taille de la ponte. * Taux de fécondité. 	<p style="text-align: center;">-</p> <p style="text-align: center;">-</p> <p style="text-align: center;">-</p> <p style="text-align: center;">-</p> <p style="text-align: center;">Il correspond au nombre de nouveau-nés par rapport à celui des oeufs présents dans la ponte.</p>

Tableau X.
Les paramètres utilisés au cours de nos prospections sur le terrain ou de nos études dans les conditions du laboratoire.

E. LA RECONNAISSANCE DES LIMNÉES PARASITÉES.

Les mollusques soumis à des infestations expérimentales peuvent développer une infestation mature et émettre ou non des cercaires. Dans les autres limnées, le (ou les) sporocystes dégénèrent dans les premiers jours de l'expérience et les animaux ne sont pas parasités (DREYFUSS, 1994). Il était donc utile de pouvoir reconnaître ces trois catégories de mollusques car la fréquence et la taille de leurs pontes diffèrent comme nous l'avons vu dans le premier chapitre.

Les limnées parasitées avec émission se reconnaissent facilement à la sortie des cercaires et à la formation des métacercaires correspondantes lorsqu'elles sont isolées dans des boîtes de Pétri. Les mollusques infestés et mourant sans émission sont identifiées sur la présence des formes larvaires lors de la dissection des cadavres, ce qui permet de les séparer des individus non infestés.

F. LA HAUTEUR DE LA COQUILLE À LA MORT DU MOLLUSQUE.

Elle s'effectue sous loupe binoculaire, au grossissement 6, à l'aide d'une feuille de papier millimétré.

Cette méthode se révèle plus simple que l'emploi du palmer en raison de sa rapidité et l'absence de risque lors de la manipulation de la coquille. En effet, il est fréquent de détruire les parties les plus molles du test lorsqu'on utilise le palmer. Par contre, notre méthode présente un inconvénient car le risque d'erreur est de 0,5 mm.

IV. - PARAMÈTRES ÉTUDIÉS.

Ils ont déjà été précisés en partie dans les paragraphes précédents. Le tableau X les répertorie et les complète avec ceux concernant les caractéristiques générales de l'infestation parasitaire.

V. - EXPRESSION DES RÉSULTATS.

Les valeurs individuelles obtenues pour chaque paramètre sont ramenées à une moyenne, encadrée d'un écart type en tenant compte:

- de la station prospectée sur le terrain et de la date du relevé.



- de la série et de la durée de l'expérience (exprimée sous forme de semaines) dans le cas des infestations expérimentales.

Les fréquences et les taux ont été comparés entre eux par le test de comparaison des fréquences expérimentales. Dans le cas des autres paramètres, les moyennes ont été soumises à l'analyse de variance à un seul facteur (STAT-ITCF, 1988).

LES PONTES DE *L. truncatula*

DANS LE MILIEU NATUREL

Ce chapitre regroupe les résultats concernant les prospections sur le terrain et les données qui proviennent de nos observations sur les caractéristiques des pontes.

Le plan tient compte de l'ordre dans lequel nos recherches ont été effectuées. Le premier paragraphe se rapporte aux pontes étudiées dans les quatre stations d'étude. Les deux subdivisions suivantes sont consacrées aux chiffres fournis par le dénombrement des pontes sur le terrain et l'étude de leurs caractéristiques. Enfin, le dernier temps de cet exposé traite de la fréquence des pontes déposées par les limnées au laboratoire.

I. - NOMBRE DE PONTES ÉTUDIÉES.

Le tableau XI (page suivante) répertorie les pontes étudiées en fonction de l'origine de la station et du but de l'étude.

La lecture de ce tableau montre:

- Nos observations ont porté sur 913 pontes dans les quatre stations. Le nombre de celles-ci dans chaque site varie de 164 à 274.

- Sur ces pontes, 313 ont été prélevées et transportées au laboratoire pour y être étudiées. Leur nombre par site varie de 57 à 101.

Localité	Nombre de pontes		
	dénombrées sur le terrain	dont celles étudiées en laboratoire	fournies par les limnées élevées isolément
Saint-Marcel (Indre)	247	73	41
Rueyres (Lot)	228	82	57
Veyrac (Haute-Vienne)	164	57	31
Courcelles (Creuse)	274	101	92
Totaux	913	313	221

Tableau XI.
Répartition numérique des pontes dénombrées ou étudiées en fonction de la station et du but de l'étude.

Localité	Période des pontes fournies par les limnées transhivernantes	Durée (semaines)	Observations
Saint-Marcel (Indre)	du 1er au 28 avril 1996.	4	Dessèchement total du site à partir du 28 avril.
Rueyres (Lot)	du 6 avril au 16 mai 1996.	6	Dessèchement partiel du site à partir du 16 mai.
Veyrac (Haute-Vienne)	du 21 avril au 25 mai 1996.	5	Dessèchement total du site à partir du 25 mai.
Courcelles (Creuse)	du 4 août au 28 septembre 1995.	8	Site toujours en eau.

Tableau XII.
Les périodes de pontes dans les quatre stations.

- L'élevage des limnées a permis d'obtenir un total de 221 pontes lorsque les mollusques sont isolés.

II. - LES PONTES SUR LE TERRAIN.

A. PÉRIODES DE PONTE.

Les dates sont précisées sur le tableau XII. Nous pouvons remarquer:

- que les pontes fournies par les limnées transhivernantes se situent en avril-mai dans trois sites, en août-septembre dans la station de Courcelles. Ce décalage dans le temps est lié en grande partie à l'altitude des stations et aux conditions climatiques correspondantes qui influent sur la biologie des limnées.

- La durée de chaque période est de 4 ou 5 semaines dans les trois premières stations, de 8 semaines dans la station de Courcelles.

- Le dessèchement naturel du site a interrompu l'activité reproductrice dans les stations de Rueyres, de Saint-Marcel et de Veyrac. De l'eau a été constatée en permanence dans le site de Courcelles alors que la durée des pontes est de 8 semaines.

Les pontes d'automne fournies par les populations de Rueyres, de Saint-Marcel et de Veyrac n'ont pas été étudiées dans le cadre de ce travail.

B. RÉPARTITION DE CES PONTES.

Cette étude a été réalisée en considérant a) l'évolution numérique des limnées adultes (plus de 4 mm de hauteur) transhivernantes au cours de chaque période, b) celle des pontes sur les zones prospectées, et c) le nombre de pontes fournies par chaque limnée.

Les figures 15 et 16 (pages suivantes) indiquent les variations de ces trois facteurs dans les quatre stations considérées isolément. Trois graphes pour chaque site rapportent les valeurs pour les paramètres précités.

Notre commentaire sera formulé pour l'ensemble des quatre stations. Quelques détails remarquables seront précisés dans l'un des sites.

La lecture de ces figures permet les remarques suivantes:

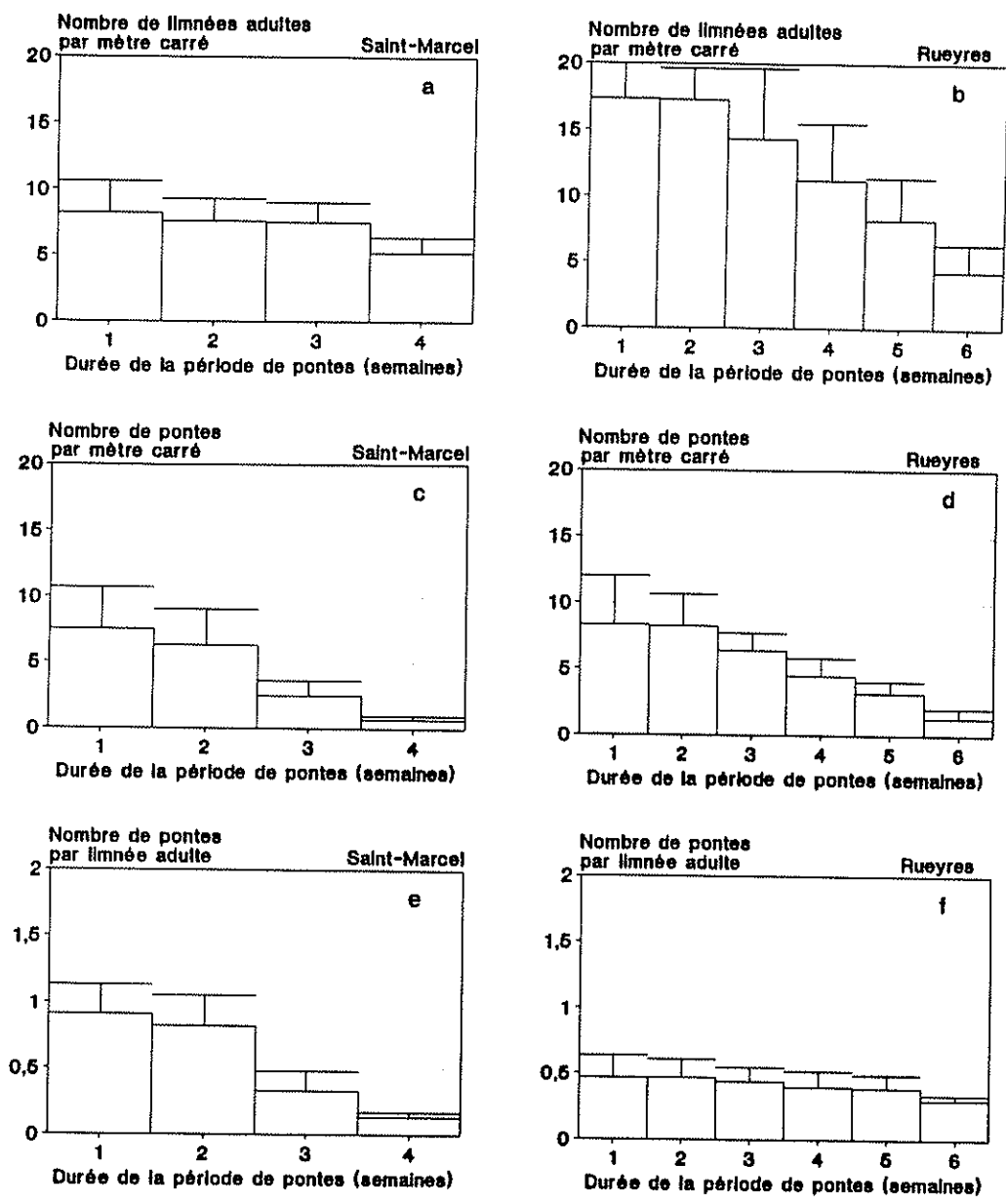


Figure 15.
 Les résultats de nos prospections sur le terrain dans les stations de Saint-Marcel et de Rueyres. Les résultats sont présentés en fonction du numéro d'ordre des semaines constituant la période de pontes. Les valeurs hebdomadaires proviennent de 3 quadrats par site.

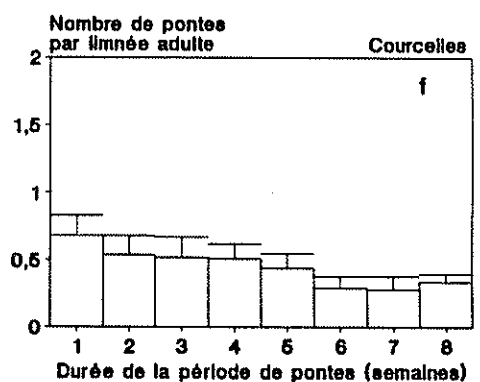
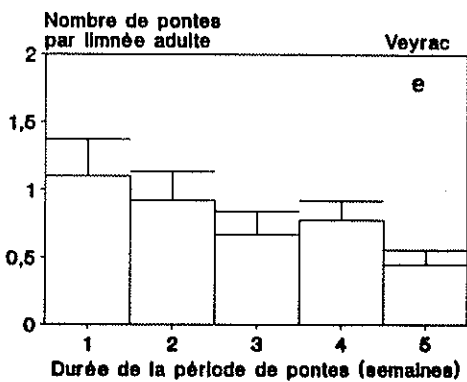
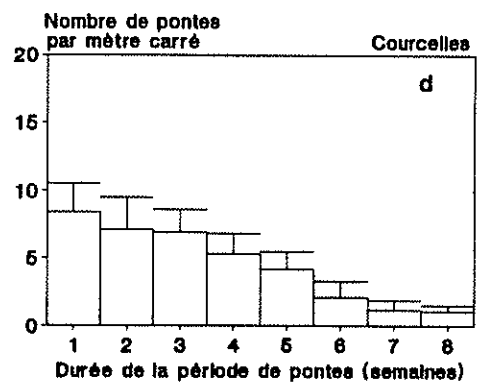
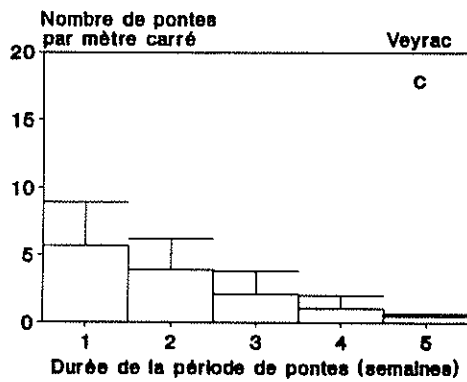
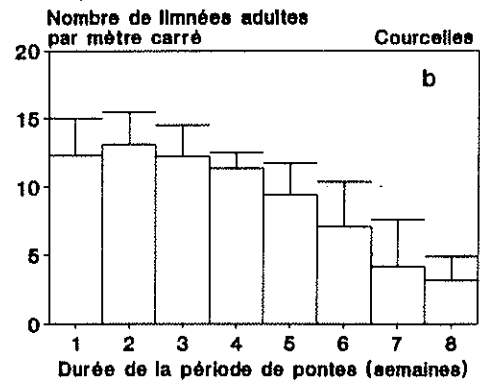
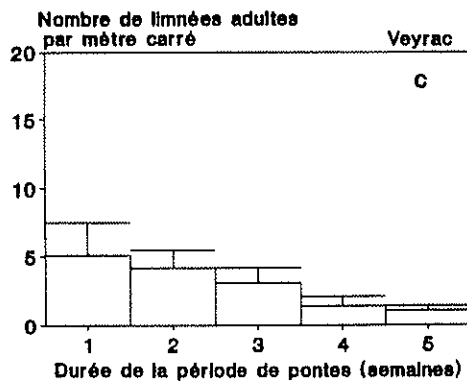


Figure 16.
 Les résultats de nos prospections sur le terrain dans les stations de Veyrac et de Courcelles. Les résultats sont présentés en fonction du numéro d'ordre des semaines constituant la période de pontes. Les valeurs hebdomadaires proviennent de 3 quadrats par site.

- Le nombre de limnées adultes diminue régulièrement au cours de la période de ponte. A titre d'exemple, dans la station de Rueyres (fig. 15b), l'effectif est de 17,3 par mètre carré à la 1^e semaine et de 4,3 seulement à la 6^e semaine.

- Le nombre de pontes recensées présente également une décroissance sur la même période. Si nous reprenons l'exemple précité, la densité des masses d'oeufs est de 8,3 à la 1^e semaine et de 1,3 à la 6^e semaine (fig. 15d).

- Le nombre de pontes par limnée diminue également dans les quatre sites en fonction du temps. Mais les valeurs de départ varient selon la station. A la 1^e semaine, les valeurs sont de 0,91 et 1,11 dans les sites de Saint-Marcel et de Veyrac (fig. 15e et 16e) pour une densité respective de 8,2 et 5,1 limnées. Si le nombre de mollusques est plus élevé, on note des valeurs initiales plus faibles: 0,47 à Rueyres (fig. 15f), 0,68 à Courcelles (fig. 16f).

Le tableau ci-dessous fournit les résultats de l'analyse de variance:

Paramètre	Modalités de la comparaison	Degrés de liberté	F	Signification
Densité des limnées adultes par m ²	Entre les semaines:			
	- St-Marcel	3/8	1,37	NS
	- Rueyres	5/12	4,17	p < 5 %
	- Veyrac	4/10	4,11	p < 5 %
	- Courcelles	7/13	6,16	p < 1 %
	Entre les stations (valeurs de la 1 ^e semaine)	1/3	17,2	p < 0,1 %
Densité des pontes par m ²	Entre les semaines:			
	- St-Marcel	3/8	4,96	p < 5 %
	- Rueyres	5/12	3,70	p < 5 %
	- Veyrac	4/10	3,49	p < 5 %
	- Courcelles	7/13	8,43	p < 0,1 %
	Entre les stations (valeurs de la 1 ^e semaine).	1/3	1,71	NS
Nombre de pontes par limnée	Entre les semaines:			
	- St-Marcel	3/8	9,00	p < 1 %
	- Rueyres	5/12	0,74	NS
	- Veyrac	4/10	4,42	p < 5 %
	- Courcelles	7/13	3,15	p < 5 %
	Entre les stations (valeurs de la 1 ^e semaine)	1/3	7,31	p < 1 %

Abréviations: F (rapport F de Fischer). NS (non significatif). p (probabilité).

Tranches de profondeur (cm)	Station d'étude				Totaux	Pourcentages
	St-Marcel	Rueyres	Veyrac	Courcelles		
+0,5/0	16	1	0	56	73	7,9
0/-0,5	92	87	97	126	402	44,0
-0,6/-1	68	101	43	47	259	28,3
-1,1/-1,5	32	21	14	31	98	10,7
-1,6/-2	27	18	7	13	65	7,1
-2,1/-2,5	11	0	5	1	16	1,8
-2,6/-3	1	0	0	0	1	0,1

Tableau XIII.

Distribution numérique des pontes observées sur le terrain par rapport à leur position par rapport à la surface de l'eau. La profondeur est déterminée en considérant la surface d'insertion de chaque ponte et est exprimée sous forme de tranches de 0,5 cm.

Nature du support	Station d'étude				Totaux	Pourcentages
	St-Marcel ^a	Rueyres	Veyrac ^a	Courcelles		
Sédiment nu	37	152	23	183	395	43,2
Sur gravier	0	25	24	7	56	6,1
Sur feuille morte (arbre)	131	3	67	28	229	25,0
Sur racine	26	17	11	42	96	10,5
Sur feuille de macrophyte herbacé	52	31	7	14	104	11,3
Autre ^b	1	0	32	0	33	3,6

^a - Les stations de Saint-Marcel et de Veyrac contenaient de nombreuses feuilles mortes lors de nos prospections.

^b - Papier journal (Saint-Marcel), sacs d'emballage en polyéthylène (Veyrac).

Tableau XIV.

Répartition numérique des pontes en fonction de la nature de leur support.

La lecture du tableau montre que la plupart des diminutions constatées pour les limnées et les pontes dans les sites sont significatives.

Si l'on compare les effectifs de chaque paramètre à la première semaine, on constate une différence significative pour les limnées alors que celle existant entre les moyennes des pontes ne l'est pas. La densité moyenne des pontes ne présente donc pas de variation significative entre les sites étudiés.

C. POSITION DES PONTES.

Le tableau XIII indique la distribution numérique des masses d'oeufs par rapport à la surface de l'eau. Les valeurs relevées ont été regroupées dans des tranches de profondeur de 0,5 cm chacune.

La lecture de ce tableau montre que 72,3 % des pontes se situent entre la surface et le niveau - 1 cm. La plupart d'entre elles (44 %) se situent dans la couche la plus superficielle de l'eau (tranche 0/-0,5 cm).

Lorsque la profondeur de l'eau augmente, la fréquence des pontes chute rapidement pour n'être plus que de 0,1 % dans la tranche -2,6/-3 cm.

Quelques pontes sont émergées (7,9 %).

L'étude de ces moyennes par le test de comparaison des fréquences expérimentales montre que les différences entre les pourcentages des quatre tranches allant de + 0,5 à -1,5 cm sont significatives

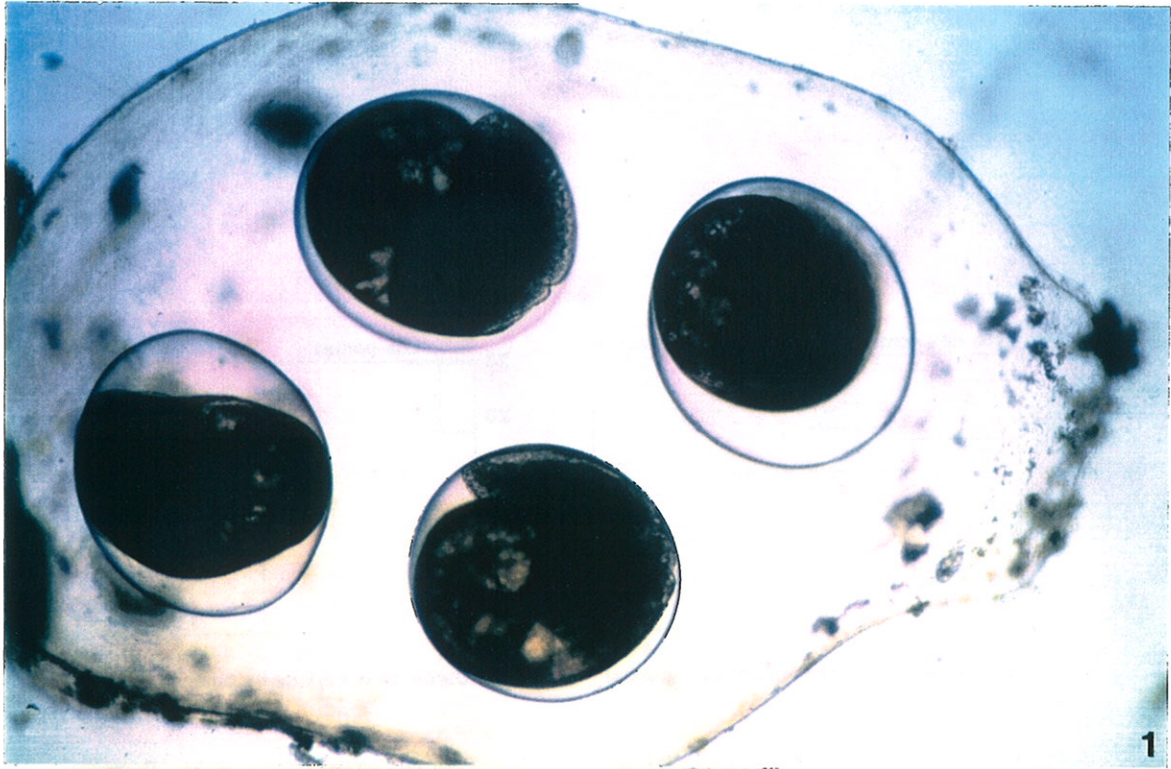
D. NATURE DU SUPPORT.

Le tableau XIV regroupe les pourcentages obtenus avec ce paramètre.

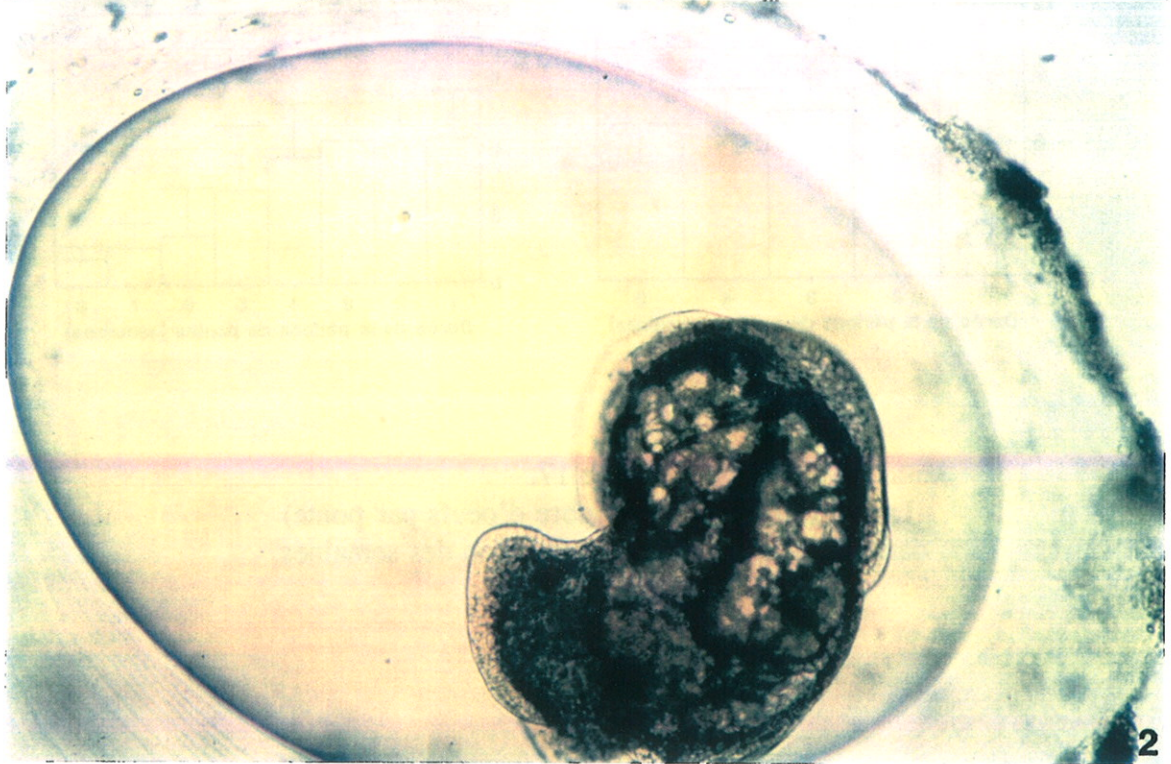
Quarante-trois pour cent des pontes sont déposées sur le sédiment nu tandis que 25 % sont fixées sur des feuilles mortes. Il faut cependant noter que ce dernier pourcentage concerne les stations se Saint-Marcel et de Veyrac où les feuilles mortes étaient abondantes.

Les fréquences sont nettement plus faibles sur les autres types de support: entre 3 % et 11 %. Certaines masses d'oeufs peuvent être déposées sur des sacs d'emballage, ce qui indique que la nature du support n'est pas primordiale pour le dépôt des oeufs par la limnée.





1



2

Planche E

Les pontes de *L. truncatula*:

- Vue générale d'une ponte: n° 1.

- Détail sur les oeufs: n° 2.

Grossissement: x 20 (n° 1), x 50 (n° 2).

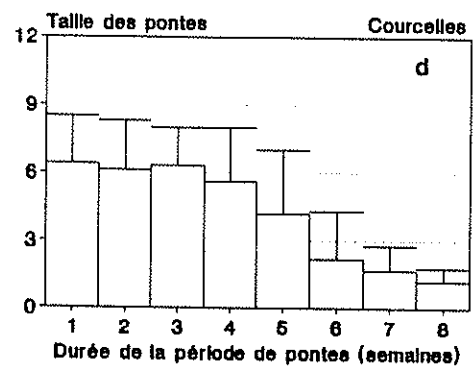
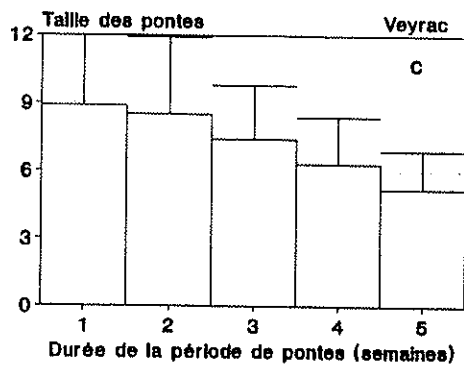
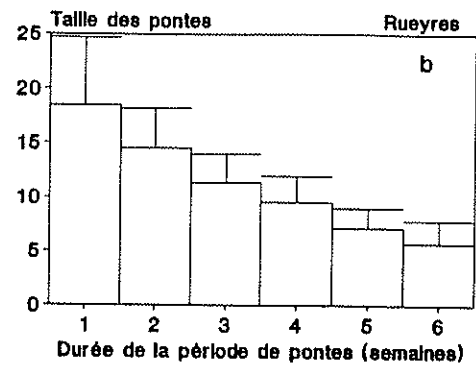
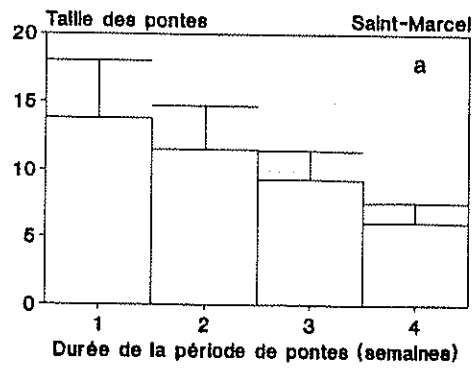


Figure 17.
La taille des pontes (nombre d'œufs par ponte)
dans les quatre stations en fonction des semaines.

III. - LES CARACTÉRISTIQUES DE CES PONTES.

A. LEUR MORPHOLOGIE.

Le tableau ci-dessous indique la forme des pontes récoltées sur le terrain et ramenées au laboratoire pour étude. Les résultats sont fournis pour les quatre stations:

Station d'étude	Nombre de pontes prélevées	Forme générale de la ponte (et %)		
		Sphérique	Ovoïde et droite	Ovoïde et légèrement arquée
Saint-Marcel	73	54 (73,9)	8 (10,9)	11 (15)
Rueyres	82	70 (85,3)	5 (6,09)	7 (10)
Veyrac	57	45 (78,9)	9 (15,7)	3 (5,2)
Courcelles	101	60 (59,4)	13 (12,8)	28 (27,7)

D'après ces données, il ressort nettement que la plupart des pontes sont sphériques (59 à 85 %). Les autres formes sont nettement moins fréquentes: ovoïde et droite (6 à 15 %), ovoïde et légèrement arquée (5 à 27 %).

La planche E montre des photographies en rapport avec une ponte de *L. truncatula* et les oeufs contenus dans la capsule.

B. LEUR TAILLE.

La figure 17 indique la distribution numérique des 313 pontes récoltées sur le terrain en fonction de leur taille. Les valeurs sont fournies en fonction des diverses semaines qui constituent la période des pontes.

La taille des pontes diminue dans le temps. A titre d'exemple, la moyenne est de 18,4 oeufs à la 1^e semaine dans la station de Rueyres alors qu'elle est de 5,7 oeufs seulement à la 6^e semaine (fig. 17b). De même, dans le site de Courcelles, les moyennes sont de 6,4 et de 1,2 oeufs respectivement à la 1^e et à la 8^e semaine (fig. 17d).

Les moyennes montrent une certaine variabilité entre les moyennes à la 1^e semaine (de 6,4 à 12,4 oeufs par ponte).

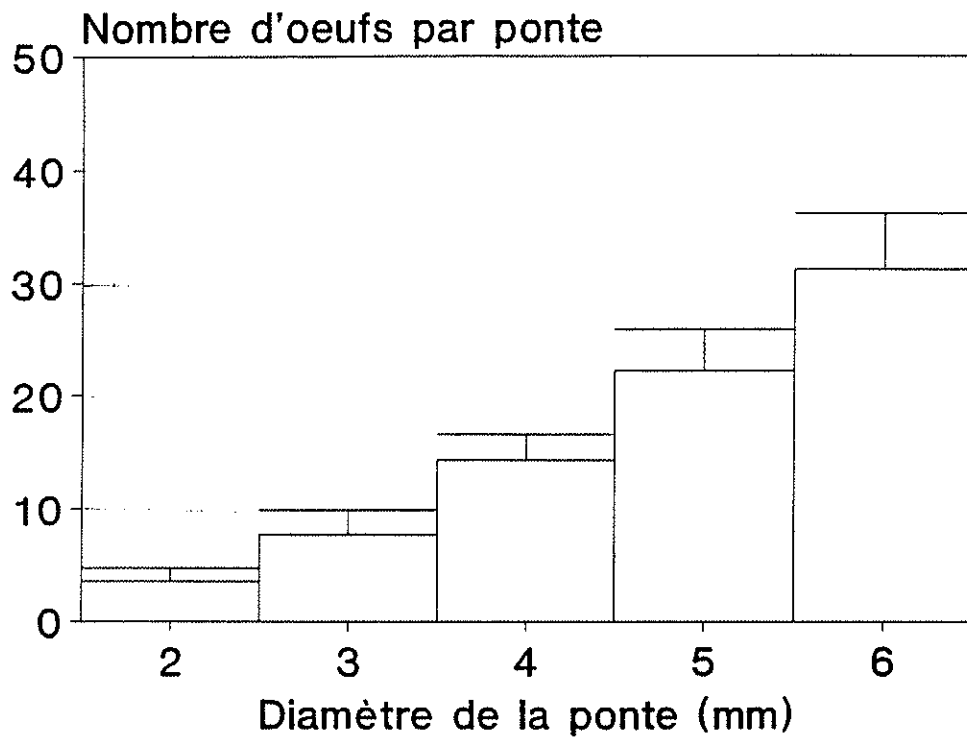


Figure 18.
Relation entre le diamètre des pontes sphériques
et le nombre d'oeufs qu'elles contiennent.

Le tableau ci-dessous fournit les résultats de l'analyse de variance:

Modalités de la comparaison	Degrés de liberté	F	Signification
Entre les moyennes recueillies au cours des diverses semaines:			
- Saint-Marcel.	3/69	3,14	NS
- Rueyres.	5/76	4,67	p < 5 %
- Veyrac.	4/52	0,78	NS
- Courcelles.	7/96	2,63	p < 5 %
Entre les moyennes recueillies à la 1 ^e semaine dans les 4 sites:	3/309	3,67	p < 5 %

Abréviations: F (rapport F de Fischer). NS (non significatif). p (probabilité).

L'analyse de variance révèle l'existence de différences significatives a) entre les moyennes de Rueyres et b) celles de Courcelles. Par contre, il n'y a pas de variation significative dans les moyennes des deux autres sites.

C. LEURS DIMENSIONS.

La figure 18 montre la répartition numérique des oeufs par rapport au diamètre des pontes sphériques. On constate une corrélation positive entre les deux paramètres jusqu'à 6 mm de diamètre.

En revanche, la longueur et la largeur des pontes ovoïdes ne peuvent être corrélées au nombre d'oeufs. Une ponte de ce type, longue de 6 mm peut contenir de 10 à 24 oeufs.

Le tableau suivant fournit les dimensions des oeufs pour deux stations. Celles-ci sont très voisines:

Paramètre	Nombre de mesures	Rueyres	Veyrac
Grand axe des oeufs	32	0,79 ± 0,39 mm	0,80 ± 0,55 mm
Petit axe	32	0,63 ± 0,35 mm	0,64 ± 0,41 mm

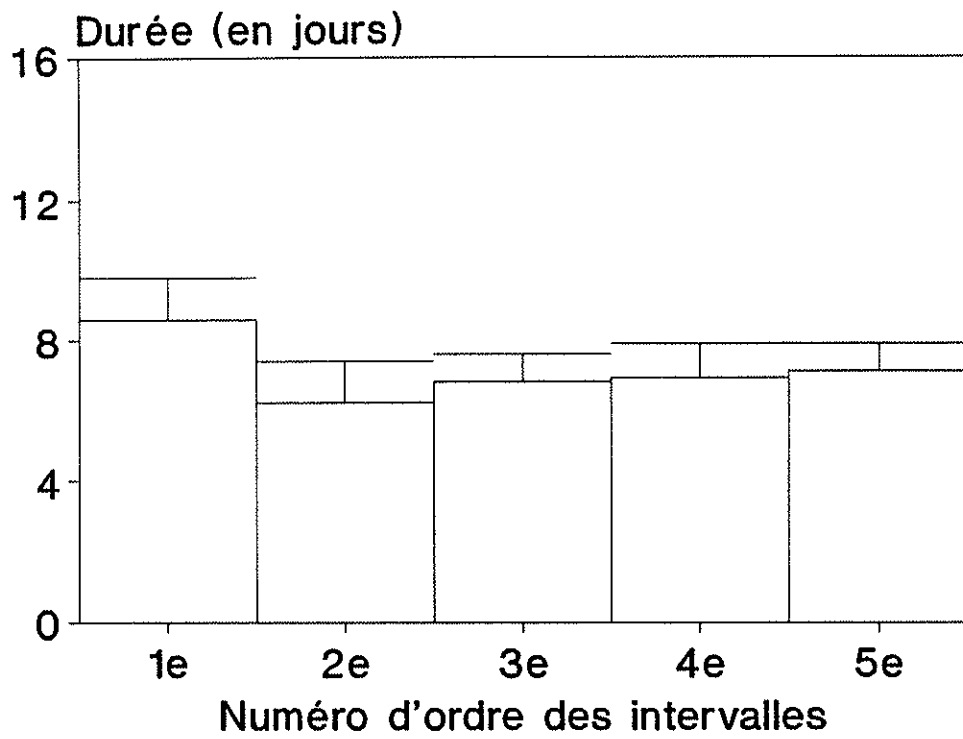


Figure 19.
 La fréquence des pontes fournies par des *L. truncatula* élevées isolément au laboratoire.
 Les résultats fournis par les limnées des 4 stations ont été regroupés pour la réalisation de ce graphe.

D. LE TAUX DE FÉCONDITÉ.

Nous l'avons calculé sur le nombre des nouveau-nés qui sortent de ces pontes par rapport à l'effectif initial des oeufs.

Le taux est de 100 % dans les quatre stations, au cours des premières semaines constituant la période de ponte. Par contre, dans les stations de Rueyres et de Courcelles, le pourcentage chute à la fin de la période: à 92,3 % à la 6^e semaine dans le premier site, à 88 et 72 % respectivement à la 7^e et 8^e semaine dans la seconde station.

IV. - LA FREQUENCE DES PONTES DANS LES CONDITIONS DU LABORATOIRE.

Des élevages expérimentaux ont été réalisés afin de déterminer la fréquence de ponte chez *L. truncatula* et la durée d'incubation des oeufs.

Les résultats des quatre stations ne présentent pas de différence significative entre eux. C'est la raison pour laquelle nous les avons regroupés sur la figure 19. Celle-ci indique la durée moyenne de chaque intervalle de temps entre deux pontes successives sur la durée de l'expérience (soit 4 semaines).

La durée du premier intervalle est légèrement plus longue que celle des temps suivants: 8,6 jours au lieu de 6,2 à 7,1 jours. Mais l'analyse de variance ne montre pas de différence significative entre les moyennes ($F = 1,40$).

La durée d'incubation des oeufs est identique, quelle que soit la population étudiée. Elle est de $9,7 \pm 1,2$ jours à la température de 20° C.

INFESTATIONS EXPÉRIMENTALES

Le but de ce chapitre est de préciser les conséquences du parasitisme sur l'activité génésique de *L. truncatula* lorsque ce mollusque est soumis à une infestation expérimentale avec les miracidiums d'un Trématode.

Le premier paragraphe expose les résultats que nous avons obtenus auprès des limnées parasitées individuellement par 1, 2 ou 3 miracidiums de *F. hepatica*. La deuxième subdivision présente les données fournies par les infestations monomiracidiennes individuelles de *L. truncatula* avec *F. hepatica* ou *P. daubneyi*.

I. - LES EFFETS DE LA CHARGE MIRACIDIENNE SUR L'ACTIVITÉ GÉNÉSIQUE DE LA LIMNÉE.

A. CARACTÉRISTIQUES GÉNÉRALES DE L'INFESTATION.

Le tableau XV (page suivante) présente les valeurs de plusieurs paramètres.

Le nombre de limnées survivant au 30^e jour à 20 °C diminue lorsque le nombre de miracidiums augmente. Les chiffres sont de 71, 55 et 49 limnées respectivement dans les séries à 1, 2 et 3 miracidiums.

A l'inverse, l'effectif des mollusques parasités avec émission s'accroît avec le nombre de larves: de 27 à 41 limnées respectivement.

Paramètres	Témoins	Nombre de miracidiums (<i>F. hepatica</i>) par limnée		
		1	2	3
Nombre de limnées:				
- au départ de l'expérience	50	100	100	100
- au 30 ^e jour.	49	71	55	49
- infestées avec émission.	0	27	34	41
- infestées sans émission.	0	13	10	6
- non parasitées.	0	31	11	2
Taux d'infestation†	0	40 %	44 %	47 %
Durée de vie‡ m ± σ (jours)	112,3 ± 16,3	85,3 ± 13,3*	79,7 ± 9,7*	81,2 ± 11,2*
Début de la période patente m ± σ (jours)	0	49,1 ± 5,4	47,3 ± 4,3	52,6 ± 6,3
Hauteur <i>post-mortem</i> de la coquille m ± σ (mm)	7,3 ± 0,6	6,1 ± 0,5*	6,2 ± 0,6*	5,9 ± 0,7*

†. Il est calculé en cumulant le nombre de limnées infestées avec émission et celui des limnées parasitées mortes sans sortie de cercaires. Le chiffre obtenu est rapporté au nombre initial des mollusques.

‡. Cette durée de vie correspond à l'intervalle de temps entre le début de l'expérimentation et la mort des mollusques.

*. Les valeurs sont celles des mollusques infestés avec émission.

Tableau XV.

Les valeurs de quelques paramètres chez les témoins et les limnées soumises à 1, 2 ou 3 miracidiums de *F. hepatica*.
Abréviations: m (moyenne). σ (écart type).

Le taux d'infestation s'accroît de 40 à 47 % lorsque l'on passe de 1 à 3 miracidiums par mollusque. Mais il n'y a pas de différence significative entre ces séries lorsqu'on applique le test de comparaison des fréquences expérimentales.

La durée de vie s'étend depuis le début de l'expérience jusqu'à la mort du mollusque. Dans le cadre de ce mémoire, nous n'avons considéré que celle des témoins et celle des mollusques parasités morts après une émission cercarienne. Les valeurs moyennes sont élevées chez les premiers (112,3 jours) et plus faibles chez les seconds (de 79,7 à 85,3 jours). La différence entre les quatre moyennes est significative au seuil de 1 % ($F = 5,54$ pour 3/147 degrés de liberté). Par contre, il n'y a pas de variation significative entre les moyennes des mollusques parasités avec émission ($F = 0,26$).

Le début de la période patente se distribue entre le 47^e et le 52^e jour en moyenne. Il n'y a pas de différence significative entre les moyennes ($F = 0,84$).

Enfin, la hauteur de la coquille mesurée à la mort de l'animal est en moyenne de 7,3 mm chez les témoins alors qu'elle est plus faible chez les mollusques infestés avec émission (de 5,9 à 6,2 mm). L'analyse de variance montre seulement l'existence d'une différence significative entre les moyennes des témoins et des limnées parasitées ($F = 4,20$ pour 3/147 degrés de liberté; $p < 1 \%$).

B. LE NOMBRE DES PONTES.

1. Données globales.

Le tableau ci-dessous précise leur nombre chez les témoins au cours de leur durée de vie et les mollusques des trois séries expérimentales:

Catégories	Témoins	Série à 1 miracidium	Série à 2 miracidiums	Série à 3 miracidiums
Témoins	22,3 ± 5,1	-	-	-
Limnées avec émission	-	7,2 ± 3,1	1,7 ± 1,2	1,4 ± 0,7
Limnées sans émission	-	2,2 ± 1,1	2,1 ± 1,3	1,9 ± 1,0
Limnées non infestées	-	4,3 ± 0,9	3,8 ± 2,1	3,2 ± 1,2

La lecture de ce tableau montre l'existence d'une certaine hétérogénéité dans les résultats. Si les témoins déposent 22 pontes en moyenne au cours de leur vie, il n'en est pas de même chez les mollusques des séries expérimentales où le nombre de pontes est plus faible:

- Il est de 7,2 en moyenne chez les limnées avec émission dans la série à 1 miracidium, de 1,4-1,7 ponte dans les deux autres séries.

- Chez les limnées mortes sans émission, le nombre des pontes est voisin de 2.

- Enfin, il se situe entre 3,2 et 4,3 chez les mollusques non infestés.

Les résultats de l'analyse de variance sont fournis sur le tableau ci-après:

Modalités de la comparaison	Degrés de liberté	F	Signification
Témoins/limnées avec émission (des trois séries).	3/147	23,68	p < 0,1 %
Limnées avec émission:			
- 1/2/3.	2/99	9,62	p < 1 %
- 2/3.	1/73	0,17	NS
Limnées sans émission: 1/2/3.	2/26	0,11	NS
Limnées non parasitées: 1/2/3.	2/39	0,47	NS
Avec émission/sans émission /non parasitées:			
- Série à 1 miracidium.	2/68	5,73	p < 1 %
- Série à 2 miracidiums.	2/52	1,82	NS
- Série à 5 miracidiums.	2/46	1,22	NS
Avec émission/sans émission:			
- Série à 1 miracidium.	1/38	2,38	NS

Abréviations: F (rapport F de Fischer). NS (non significatif). p (probabilité).

Les pontes des témoins sont significativement plus élevées en nombre que celles des mollusques expérimentés. L'effectif obtenu chez les limnées avec émission est plus important dans la série à 1 miracidium que dans les deux autres.

Si l'on ne considère que la série à 1 miracidium, on constate aussi que le nombre des pontes ne présente pas de différence significative entre les limnées avec émission et celles

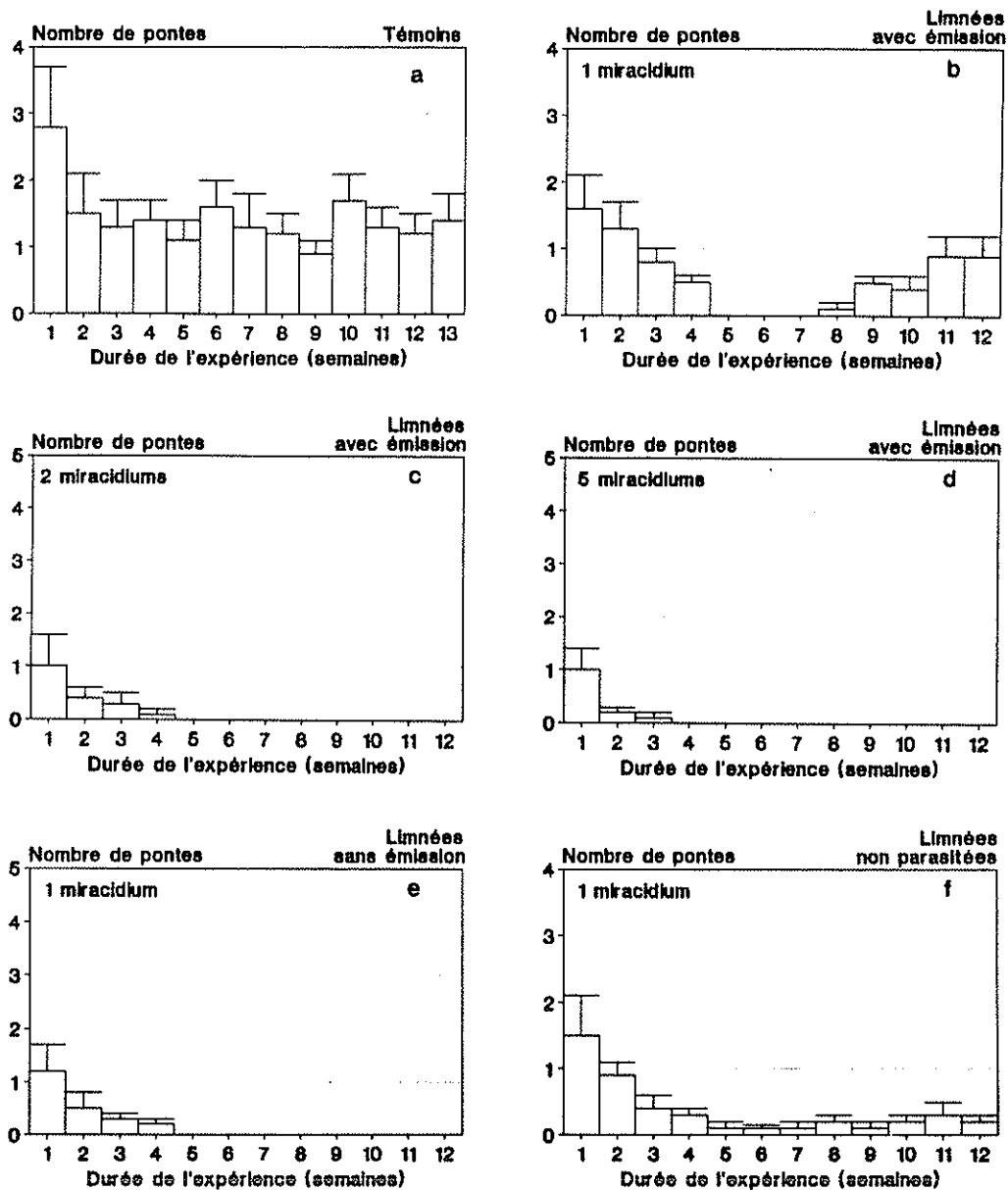


Figure 20.
 La distribution des pontes au cours de l'expérience
 chez quelques groupes de mollusques.
 Les moyennes sont présentées en fonction de la durée
 de vie des limnées (exprimée en semaines).

des individus non parasités; par contre, il en existe une si l'on compare les moyennes des limnées parasitées mortes sans émission et celles des individus non parasités.

2. Distribution de ces pontes dans le temps.

La figure 20 indique la répartition des pontes au cours des différentes semaines de l'expérience. Ces résultats se rapportent à six groupes de limnées. La lecture de ces résultats permet d'émettre les commentaires suivants:

- Les témoins (fig. 20a) produisent en moyenne 2,8 pontes au cours de la première semaine. L'effectif diminue par la suite pour se stabiliser entre 0,8 et 1,7 ponte au cours des semaines suivantes.

- L'évolution numérique des pontes présente des différences chez les limnées avec émission. Dans le cas des mollusques infestés par un miracidium, on constate une diminution numérique des pontes pendant les 4 premières semaines, leur disparition pendant les 3 semaines suivantes et leur réapparition en faible nombre à partir de la huitième semaine (fig. 20b). Dans les séries à 2 et 3 miracidiums (fig. 20c et d), les pontes disparaissent à partir de la cinquième semaine et ne réapparaissent pas ensuite.

- Chez les limnées parasitées mortes sans émission, les pontes disparaissent à partir de la cinquième semaine d'expérience. Le graphe 20e indique les résultats obtenus dans la série à 1 miracidium par limnée.

- Enfin, dans le cas des individus non parasités, on assiste à une diminution numérique au cours des quatre semaines, suivie d'une relative constance à de faibles valeurs par la suite, comme le montre la figure 20f dans la série à 1 miracidium par exemple.

L'analyse de variance n'a été réalisée que pour la première semaine d'expérience. Une différence significative s'observe entre les témoins et les mollusques expérimentés ($F = 4,40$ pour 3/116 degrés de liberté; $p < 1 \%$, par exemple entre les témoins et les mollusques exposés à 1 miracidium). Par contre, les différences ne sont pas significatives:

- entre les moyennes de chaque série prise isolément (1, 2 ou 3 miracidiums),
- entre celles de chaque catégorie (limnées avec émission, mollusques parasités sans émission ou individus non parasités).

Catégories	Nombre total des oeufs pondus par une limnée ($m \pm \sigma$)			
	Témoins	Série à 1 miracidium	Série à 2 miracidiums	Série à 3 miracidiums
Témoins	219,3 \pm 35,1	-	-	-
Limnées avec émission	-	45,1 \pm 10,9	18,3 \pm 7,4	14,7 \pm 8,9
Limnées sans émission	-	22,3 \pm 4,7	18,2 \pm 8,3	21,1 \pm 7,9
Individus non infestés	-	37,3 \pm 8,0	42,2 \pm 10,1	33,4 \pm 9,1

Tableau XVI.
Répartition numérique des oeufs pondus par les témoins et les mollusques expérimentés au cours de l'expérience.
Abréviations: m (moyenne). σ (écart type).

Catégories	Nombre d'oeufs par ponte ($m \pm \sigma$)			
	Témoins	Série à 1 miracidium	Série à 2 miracidiums	Série à 3 miracidiums
Témoins	9,8 \pm 3,1	-	-	-
Limnées avec émission	-	6,2 \pm 5,1	10,7 \pm 5,1	10,5 \pm 3,7
Limnées sans émission	-	10,1 \pm 3,7	8,6 \pm 4,3	11,1 \pm 5,0
Individus non infestés	-	8,6 \pm 2,2	11,2 \pm 3,7	10,4 \pm 2,9

Tableau XVII.
La taille des pontes chez les témoins et les mollusques expérimentés au cours de l'expérience.
Abréviations: m (moyenne). σ (écart type).

C. LE NOMBRE DES OEUFS.

1. Données globales.

Le tableau XVI fournit les moyennes et les écarts types dans les différentes séries. Le nombre des oeufs est élevé chez les témoins (219 par limnée). Il est plus faible chez les individus exposés aux miracidiums, avec 45,1 oeufs chez les limnées avec émission dans la série à 1 miracidium, 14,7 à 22,3 chez les mêmes mollusques des deux autres séries et les individus sans émission, et 33,4 à 42,2 chez les *L. truncatula* non parasitées.

Les résultats de l'analyse de variance sont fournis sur le tableau ci-dessous:

Modalités de la comparaison	Degrés de liberté	F	Signification
Témoins/limnées avec émission (des trois séries).	3/147	104,34	p < 0,1 %
Limnées avec émission:			
- 1/2/3.	2/99	14,90	p < 0,1 %
- 2/3.	1/73	0,37	NS
Limnées sans émission: 1/2/3.	2/26	0,34	NS
Limnées non parasitées: 1/2/3.	2/39	0,88	NS
Avec émission/sans émission /non parasitées:			
- Série à 1 miracidium.	2/68	9,13	p < 1 %
- Série à 2 miracidiums.	2/52	10,34	p < 1 %
- Série à 5 miracidiums.	2/46	4,94	p < 1 %
Avec émission/sans émission:			
- Série à 1 miracidium.	1/38	17,80	p < 0,1 %
- Série à 2 miracidiums.	1/42	0,003	NS
- Série à 5 miracidiums.	1/45	1,10	NS
Avec émission/non parasités:			
- Série à 1 miracidium.	1/56	2,20	NS
- Série à 2 miracidiums.	1/43	14,70	p < 0,1 %
- Série à 5 miracidiums.	1/41	8,64	p < 1 %

Abréviations: F (rapport F de Fischer). NS (non significatif). p (probabilité).

La lecture de ce tableau montre, entre autres choses, que le nombre total des oeufs est significativement plus élevé chez les limnées avec émission dans la série à 1 miracidium.

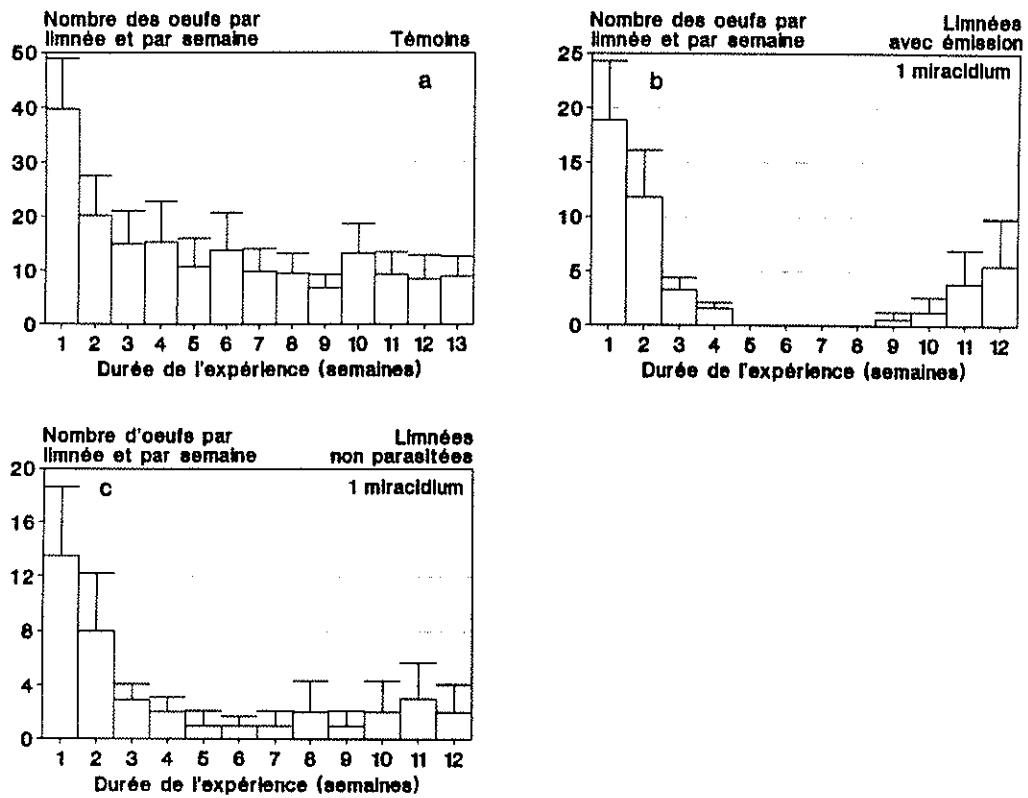


Figure 21.
 La distribution des pontes au cours de l'expérience
 chez quelques groupes de mollusques.
 Les moyennes sont présentées en fonction de la durée
 de vie des limnées (exprimée en semaines).

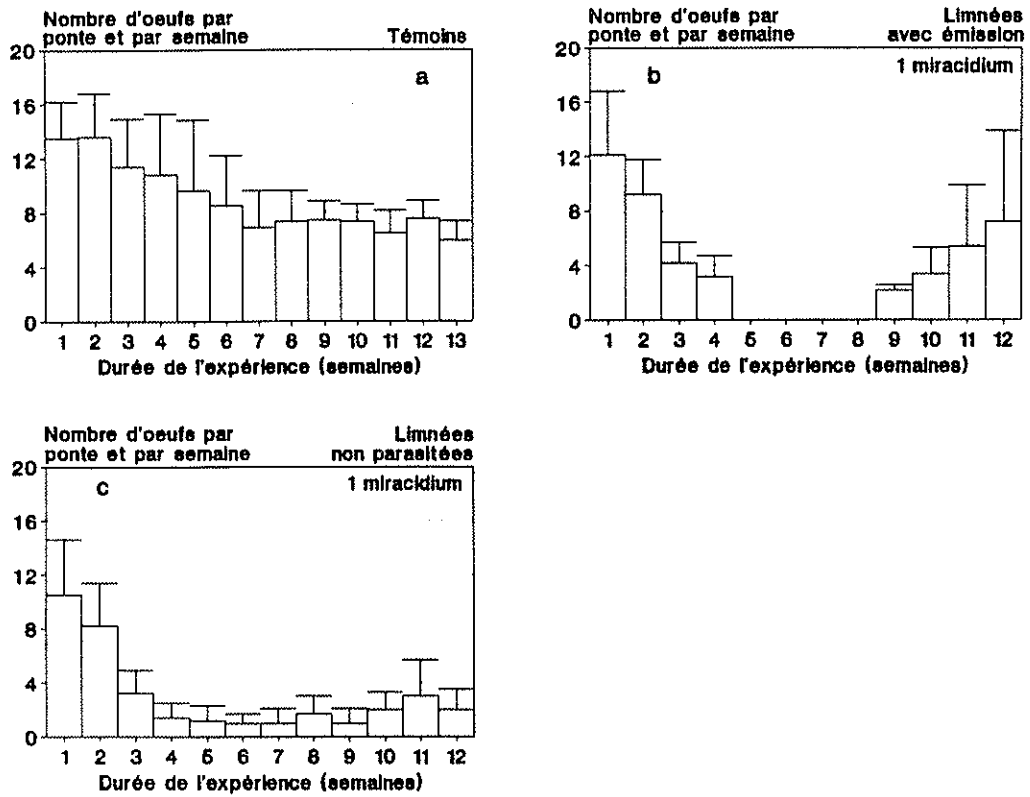


Figure 22.
 La répartition des pontes en fonction de leur taille
 chez quelques groupes de mollusques.
 Les moyennes sont présentées en fonction de la durée
 de vie des limnées (exprimée en semaines).

En revanche, il n'y a pas de différence significative entre les moyennes obtenues chez les autres limnées avec émission, chez les mollusques sans sortie de cercaires ou chez les individus non parasités lorsque l'on considère chaque catégorie isolément.

La taille moyenne des pontes est précisée sur le tableau XVII. Les résultats démontrent que le nombre d'oeufs va de 6,2 à 11,1 oeufs dans le cadre de cette population. Il n'y a pas de différence significative entre les moyennes de toutes les séries et catégories ($F = 0,57$).

2. Distribution de ces oeufs dans le temps.

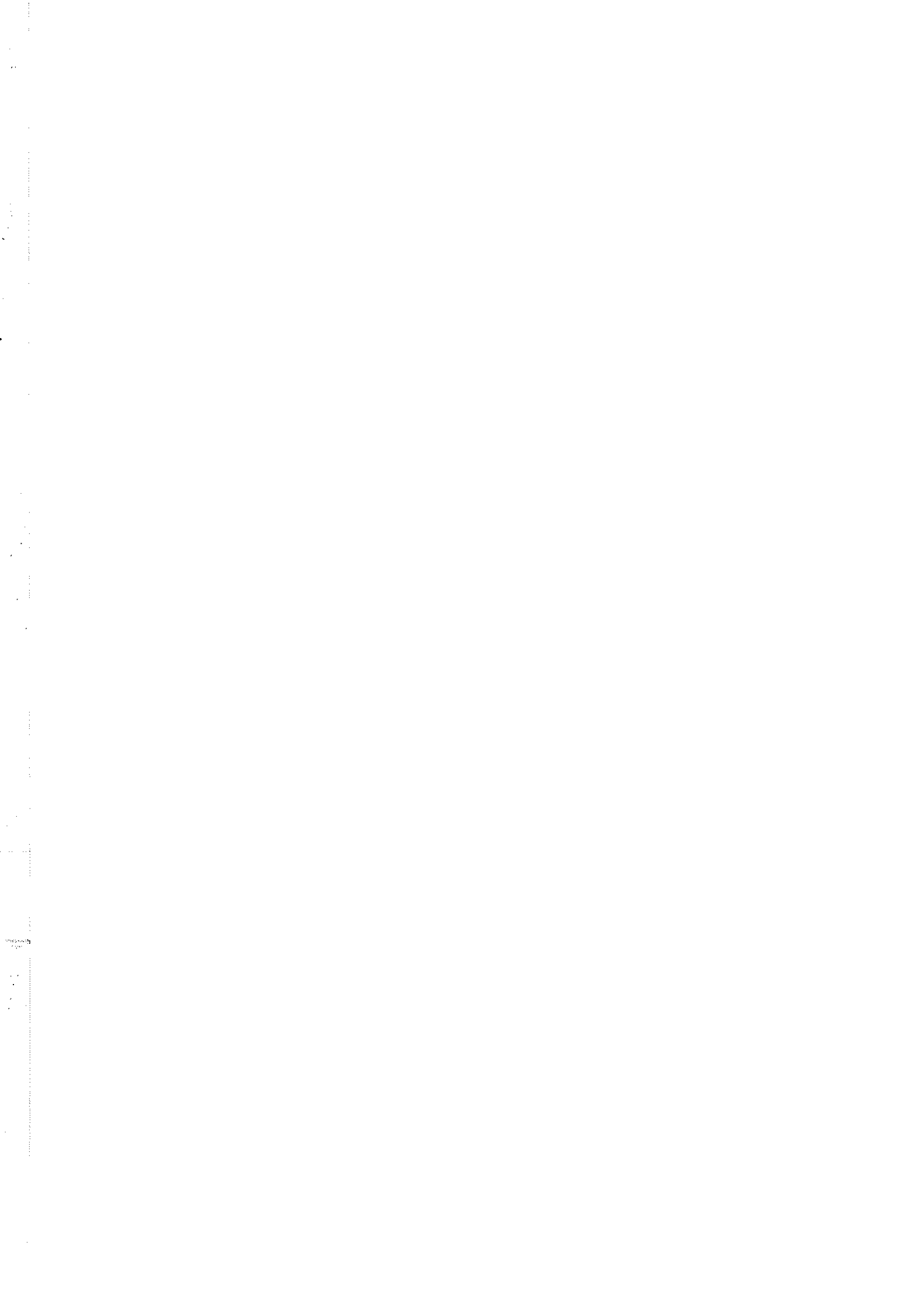
Les résultats rapportés dans les paragraphes A, B et C, 1 nous ont conduit à limiter notre analyse aux séries les plus marquantes. C'est la raison pour laquelle nous avons exploité les données recueillies chez les témoins et les mollusques de la série à 1 miracidium (limnées avec émission, individus non parasités).

La figure 21 donne la répartition numérique des oeufs déposés par chaque limnée au cours des semaines de l'expérience tandis que la figure 22 fournit la taille des pontes. La lecture des deux figures permet les remarques suivantes:

- Chaque témoin fournit 39 oeufs au cours de la première semaine (fig. 21a) et chaque ponte contient en moyenne 13,5 oeufs (fig. 22a). On assiste ensuite à une diminution dans les valeurs des deux paramètres au cours des semaines suivantes. Les moyennes se stabilisent à la 7^e semaine d'expérience, avec 6 à 13 oeufs pondus par chaque limnée et 5,9 à 7,4 oeufs par ponte.

- Chez les limnées avec émission, le nombre des oeufs pondus par chaque limnée (fig. 21b) et la taille des pontes (fig. 22b) décroissent au cours des 28 premiers jours de l'expérience. Il n'y a plus de pontes pendant les quatre semaines suivantes, à l'exception de quelques pontes sans oeufs, dénombrées au cours de la huitième semaine. Ces dernières reprennent par la suite et les valeurs des deux paramètres augmentent sensiblement jusqu'à 5,5 oeufs déposés par chaque limnée et 7,2 oeufs en moyenne dans chaque ponte.

- Les individus non parasités présentent également la décroissance numérique dans les deux paramètres au cours des quatre premières semaines de l'expérience (fig. 21c et 22c). L'évolution des moyennes à partir de la cinquième semaine est sensiblement identique par



la suite. Le nombre d'oeufs déposés par chaque limnée et la taille moyenne des pontes sont de 1 ou 2 jusqu'à la dixième semaine et s'accroissent légèrement par la suite à 2 ou 3 oeufs.

L'analyse de variance a été pratiquée sur les valeurs recueillies aux 11^e et 12^e semaines. Il existe une différence significative entre le nombre moyen des oeufs déposés par les témoins et celui fourni par les limnées des deux autres groupes ($F = 6,08$ pour 2/41 degrés de liberté; $p < 1 \%$). Il n'y a pas de signification statistique pour toutes les autres différences.

D. TAUX DE FÉCONDITÉ.

Nous nous sommes intéressé aux pontes émises au cours des 11^e et 12^e semaines par les témoins, les limnées avec émission (mollusques infestés par 1 miracidium) et les individus non parasités des trois séries expérimentales.

Les résultats sont fournis sur le tableau ci-dessous:

Groupe de mollusques	Taux de fécondité	Nombre d'oeufs clairs par ponte.
Témoins.	98,9 %	0 à 1
Limnées avec émission (série à 1 miracidium).	56 %	1 à 3
Individus non parasités:		
- 1 miracidium.	68,5 %	1
- 2 miracidiums.	57,2 %	1 à 2
- 5 miracidiums.	63,7 %	1 à 2

La lecture de ce tableau montre que les pontes déposées par les limnées parasitées ou non fournissent 56 à 68 % de nouveau-nés. Ce taux de fécondité contraste avec celui enregistré chez les témoins sur la même période (98,9 %).

II. - LES PERTURBATIONS DE L'ACTIVITÉ GÉNÉSIQUE SONT-ELLES LIÉES À L'ESPÈCE DU TRÉMATODE ?

Pour répondre à cette question, nous avons procédé à une expérimentation en soumettant des limnées à des infestations monomiracidienne individuelles avec *F. hepatica*

Paramètres	Témoins	Mollusques infestées par <i>F. hepatica</i>	Limnées parasitées par <i>P. daubneyi</i> .
- Nombre initial de limnées.	0	100	100
- Nombre de survivants au 30 ^e jour.	48	61	67
- Nombre de limnées avec émission.	-	21	9
Fréquence des limnées avec émission	-	21 %	9 %
Période des pontes	jusqu'à la fin de l'expérience (12 semaines)	jusqu'au 24 ^e jour et après la 8 ^e semaine.	jusqu'au 27 ^e jour
- Nombre de pontes par limnée.	17,3 ± 2,7	6,3 ± 1,1	3,4 ± 0,9
- Nombre total des oeufs déposés par une limnée.	146,9 ± 24,8	35 ± 11,2	24,1 ± 8,2
- Nombre d'oeufs par ponte.	8,2 ± 2,1	5,5 ± 1,1	7,05 ± 1,3
- Taux de fécondité à la 11 ^e et 12 ^e semaine.	99,6 %	68 %	-

Tableau XVIII.

Les principales caractéristiques de l'infestation et les données sur l'activité génésique des témoins ou des mollusques parasités par un Trématode.

ou *P. daubneyi*. Ces deux espèces ont été choisies car leur développement larvaire présente quelques différences: en effet, les cercaires de *P. daubneyi* sortent très tôt du corps des rédies et terminent leur différenciation dans le corps du mollusque alors que pour *F. hepatica*, la sortie des cercaires est beaucoup plus tardive. Il en résulte que le nombre de cercaires indépendantes dans l'organisme de la limnée hôte sera toujours plus important dans le cas de la première espèce que pour la seconde (SZMIDT-ADJIDÉ, 1996).

Le tableau XVIII regroupe les valeurs de quelques paramètres pour des mollusques témoins et des limnées infestées par l'un ou l'autre Trématode.

Les mollusques avec émission sont au nombre de 21 dans le groupe avec *F. hepatica*, de 9 dans celui avec *P. daubneyi*.

Les pontes sont déposées sur les 12 semaines de l'expérience dans le groupe témoin. Elles sont émises au cours des quatre premières semaines dans le cas des limnées avec des émissions cercariennes de *F. hepatica*; elles disparaissent pendant les 28 jours suivants et réapparaissent à la neuvième semaine. Quant aux mollusques émettant des cercaires de *P. daubneyi*, leurs pontes cessent à la quatrième semaine.

Ces périodes retentissent sur les caractéristiques numériques des pontes. Sans entrer dans les détails, il faut constater la chute dans la taille moyenne des pontes (8,2 chez les témoins, 5,5 à 7 chez les mollusques parasités) et cette taille doit être rapportée à la population utilisée.

D'après cette expérience, il ressort que la disparition des pontes à la cinquième semaine se retrouve chez les mollusques infestés par l'un ou l'autre Trématode. Par contre, leur réapparition à la 9^e semaine s'observe seulement avec *F. hepatica*.



COMMENTAIRES

Les résultats des prospections sur le terrain et des infestations expérimentales dans les conditions du laboratoire ont été présentés respectivement dans les chapitres troisième et quatrième de ce mémoire.

Une courte synthèse rappelle les principaux résultats. La discussion de ces derniers par rapport aux données de la littérature est présentée dans le deuxième paragraphe.

I. - SYNTHÈSE.

A. *LES PONTES DE L. truncatula.*

Les pontes fournies par les limnées transhivernantes ont été déposées en avril-mai dans les sites de Saint-Marcel (Indre), de Rueyres (Lot) et de Veyrac (Haute-Vienne), en août-septembre dans la station de Courcelles (Creuse). Ce décalage dans le temps est lié en grande partie à l'altitude des stations et aux conditions climatiques correspondantes qui influent sur la biologie des limnées. La durée de chaque période est de 4 ou 5 semaines dans les trois premières stations, de 8 semaines dans la dernière. Le dessèchement naturel du site a interrompu l'activité reproductrice dans les trois premiers sites.

La densité des pontes par mètre carré et leur nombre par limnée diminuent progressivement au cours des semaines qui constituent la période de ponte. Le nombre de

pontes déposées au cours de la première semaine ne présente pas de différence significative entre les stations.

La plupart des pontes (72,3 %) se situent entre la surface de l'eau et le niveau - 1 cm. Lorsque la profondeur de l'eau augmente, la fréquence des pontes chute rapidement pour n'être plus que de 0,1 % dans la tranche -2,6/-3 cm. Quarante-trois pour cent des pontes sont déposées sur le sédiment nu et 25 % sur des feuilles mortes.

La plupart des pontes sont sphériques (de 59 à 85 % selon la station). Les autres formes sont nettement moins fréquentes: ovoïde et droite (6 à 15 %), ovoïde et légèrement arquée (5 à 27 %). Leur taille diminue dans le temps: 18,4 oeufs à la 1^e semaine, par exemple dans la station de Rueyres et 5,7 oeufs seulement à la 6^e semaine. Les dimensions peuvent atteindre 6 mm. Il existe une relation positive entre l'accroissement du diamètre et le nombre d'oeufs dans les pontes sphériques mais celle-ci n'existe pas dans les pontes ovoïdes ou arquées. Le taux de fécondité chute légèrement dans les pontes qui sont déposées à partir de la 6^e semaine.

Des élevages expérimentaux de limnées ont été réalisés pour déterminer la fréquence de ponte chez des limnées isolées. Cette dernière est d'environ une ponte par semaine.

B. CONSÉQUENCES DU PARASITISME SUR LES PONTES DU MOLLUSQUE.

Le nombre de pontes au cours des 12 semaines de l'expérience est fortement réduit chez les animaux parasités par *F. hepatica*. Dans la série à 1 miracidium, il est de 7,2 chez les limnées avec émission, de 2,2 chez les autres limnées infestées et de 4,3 chez les individus non parasités. Dans les lots à 2 et 3 miracidiums, il ne dépasse pas 2,1 chez les limnées produisant ou non des cercaires et 3,8 chez les animaux non infestés.

Le nombre des oeufs pondus par chaque limnée présente la même évolution. Il est de 45 oeufs chez les limnées avec émission dans la série à 1 miracidium, de 14 à 22 chez les mollusques correspondants des deux autres séries et les individus sans émission, tandis qu'il se situe entre 33 et 42 chez les *L. truncatula* non parasitées.

Ces pontes cessent à la quatrième semaine chez les limnées parasitées et ne reprennent pas au-delà, à l'exception des mollusques avec émission, dans la série à 1 miracidium où



elles réapparaissent à la neuvième semaine. Chez les mollusques non parasités, les pontes persistent en faible nombre à partir de la cinquième semaine jusqu'à la fin de l'expérience.

Les pontes déposées par les limnées parasitées ou non fournissent 56 à 68 % de nouveau-nés à la 11^e et 12^e semaine d'expérience. Ce taux de fécondité contraste avec celui enregistré chez les témoins sur la même période (98,9 %).

La répétition de l'expérience avec 1 miracidium de *P. daubneyi* par limnée se traduit par l'arrêt définitif des pontes à la quatrième semaine d'expérience. L'espèce du Trématode et, par suite, les modalités de son développement larvaire retiennent donc sur l'activité reproductrice du mollusque hôte.

II. - DISCUSSION.

Nous avons comparé nos résultats avec ceux rapportés dans la littérature en suivant l'ordre dans lequel ils ont été rappelés dans le paragraphe précédent.

A. LES PONTES SUR LE TERRAIN.

1. L'époque des pontes.

D'après nos observations sur le terrain, les pontes fournies par les limnées transhivernantes sont déposées sur une période de 4 à 6 semaines en avril et mai dans les trois stations de la Haute-Vienne, de l'Indre et du Lot tandis que la durée est de huit semaines en août et septembre dans le site de la Creuse. Ces différences s'expliquent facilement:

- a) par l'altitude des stations, ce qui entraîne un retard dans la biologie des Limnées tronquées comme RONDELAUD et MAGE (1992) l'ont constaté dans la station de Courcelles, située à 570 m d'altitude. De MASSIAS (1995), de MASSIAS *et al.* (1996) retrouvent ce retard chez les Limnées tronquées dans le Jura et les Alpes.

- b) par le dessèchement de la station, lié au climat. La disparition de l'eau dans les trois premières stations entraîne également celle des pontes car les mollusques meurent ou bien se fixent sur un substrat en immobilité permanente. A l'inverse, la persistance de l'eau dans le site d'altitude, malgré la chaleur de l'été, s'est traduit par le dépôt des pontes sur huit semaines.

Les dates enregistrées pour la période des pontes dans les trois premières stations correspondent à celles que plusieurs auteurs comme WALTON et JONES (1926), MEHL (1932), ROBERTS (1950), KENDALL (1965), HEPPELSTON (1972), RONDELAUD (1974c, 1978) ou SMITH (1981b) ont notées dans plusieurs pays de l'Europe de l'Ouest. Les variations minimales constatées dans les dates peuvent s'expliquer à partir des observations faites par SMITH et WILSON (1980) en Grande-Bretagne: le microclimat local de chaque station a une influence sur la végétation et, par suite, sur la biologie des mollusques.

2. L'évolution numérique des pontes et des oeufs.

La diminution du nombre de pontes et de leur taille est la résultante de deux facteurs:

- Le premier concerne l'effectif des limnées qui s'amenuise en fonction de la saison car elles atteignent leur limite maximale de taille et finissent par mourir. Les figures 16 et 17 (pages 60 et 61) illustrent bien l'évolution de ce paramètre dans le temps.

- Le second est propre à la limnée. Lorsque la période de ponte s'allonge, la limnée pond de moins en moins. L'interprétation de ce dernier résultat est assez délicate à réaliser. Une explication possible serait de rapporter ce processus aux conditions du milieu: en effet, l'assèchement progressif du milieu dans trois des stations retentirait sur l'activité reproductrice du mollusque mais cette supposition cadre mal avec les résultats obtenus dans le site de Courcelles. Une autre hypothèse, probablement plus valide serait de relier cette diminution numérique des pontes aux limnées adultes qui atteignent leur limite de taille: les pontes seraient de moins en moins fréquentes dans les derniers jours de vie chez la limnée. Cette hypothèse s'appuie d'ailleurs sur l'évolution de la taille des pontes comme nous l'avons constatée dans deux stations en fonction du temps.

Il est intéressant d'effectuer une comparaison avec les résultats que KENDALL (1953) et MOREL-VAREILLE (1973) fournissent sur le nombre d'oeufs pondus par une seule limnée au cours de sa vie. Ce chiffre est de 3.400 oeufs pour le premier auteur si la limnée est bien nourrie mais il chute à 1.375 à 1.830 oeufs pour MOREL-VAREILLE (1973) dans les habitats à limnées sur sol siliceux. En effet, d'après nos résultats sur quatre stations, le nombre d'oeufs pondus par nos limnées est plus faible comme le montre le tableau suivant:

Paramètres	Saint-Marcel	Rueyres	Veyrac	Courcelles
Nombre de pontes par limnée ^a	6	7	7	10
Nombre total des oeufs pondus ^b	43,9	66,5	45,2	40,1

^a. Le nombre a été estimé en fonction de la fréquence des pontes et de la durée de la période où les pontes sont déposées.

^b. L'effectif a été calculé à partir de la taille moyenne que nous avons déterminée chaque semaine dans les stations.

La différence importante qui existe entre ces chiffres et ceux des auteurs précités doit être tempérée par le fait que KENDALL (1953) et MOREL-VAREILLE (1973) ont effectué leurs observations sur 5 mois au minimum. Même si la nutrition de la limnée intervient sur le nombre des oeufs pondus (KENDALL, 1953), nous n'avons pas trouvé d'explication satisfaisante pour interpréter cette discordance.

3. Les autres caractéristiques des pontes.

Les données concernant la position des pontes dans l'habitat, la nature de leur support, leur forme et leurs dimensions concordent avec les notions admises dans les revues sur la fasciolose (TAYLOR, 1965; BORAY, 1969; EUZEBY, 1971 entre autres). Les pontes sont généralement fixées sur un substrat, dans l'assise la plus superficielle de l'eau. De forme sphérique ou légèrement incurvée, leurs dimensions peuvent atteindre 6 mm, voire 7 mm.

Plusieurs points secondaires ont été relevés lors de nos observations. Ils appellent des commentaires particuliers:

- a) La présence de pontes à une profondeur de 2 ou 3 cm par rapport à la surface de l'eau et celle de pontes émergées semble indiquer que la différenciation des oeufs est indépendante de la profondeur où se trouve la ponte. Certes, les pontes sont absentes à plus de 3 cm de profondeur mais on peut s'interroger sur l'évolution des pontes émergées ou situées à 2-3 cm de profondeur. Les premières ont toutes les chances d'être détruites en raison de l'assèchement rapide du milieu émergé par le soleil. Quant aux secondes, elles seraient mieux dans l'assise supérieure de l'eau où l'oxygénation est maximale. Quoiqu'il en



soit, nos résultats suggèrent que le mollusque dépose sa ponte dès qu'il trouve une température convenable et qu'il se soucie peu de la zone où s'effectue le dépôt.

- b) Le choix du support pour la ponte semble obéir au hasard comme le montrent nos résultats. Dans les stations de Saint-Marcel et de Veyrac, les pontes étaient majoritaires en nombre sur les feuilles mortes tandis que l'absence de ce support dans les deux sites s'est traduit par le dépôt de la plupart des pontes sur le sédiment nu. D'autres pontes ont été retrouvées sur des racines et des feuilles de macrophytes mais les limnées sont habituellement rares sur ces supports.

- c) Le taux de fécondité diminue légèrement dans deux sites à la fin de la période où les pontes sont déposées. L'existence d'"oeufs clairs" a déjà été rapportée par MOREL-VAREILLE (1973) chez *L. truncatula* lors de ses observations dans les conditions du laboratoire. Un autre auteur (TAPIE, 1996) a, également, constaté cette particularité chez un autre mollusque, *L. peregra peregra*, à la fin de sa saison de reproduction. Ce dernier auteur a d'ailleurs proposé une explication pour ces oeufs non viables. D'après TAPIE (1996), l'hypothèse la plus plausible serait de rattacher ce fait à la viabilité des spermatozoïdes contenus dans la poche copulatrice du mollusque: malgré les sécrétions à but nutritif de cet organe (DUNCAN, 1975), certains spermatozoïdes perdraient leur pouvoir au cours de leur séjour dans cette poche ce qui ne permettrait pas la fécondation des ovocytes concernés et serait à l'origine de ces oeufs clairs.

- d) D'après nos observations sur des Limnées tronquées élevées dans les conditions du laboratoire, l'intervalle moyen entre les pontes oscille entre 6,2 et 8,6 jours. Ces chiffres concordent avec ceux que DUPERRON (1994) a notés dans sa thèse sur *L. truncatula*. Il nous paraît, cependant, difficile de généraliser ce résultat car il a été obtenu dans des conditions expérimentales précises et il n'est pas certain que cette fréquence se retrouve dans le milieu naturel. L'argument à l'origine de notre propos repose sur les résultats de KENDALL (1953) et de MOREL-VAREILLE (1973): pour expliquer le nombre d'oeufs élevé que ces auteurs obtiennent (voir ci-dessus, paragraphe A, 2), il est nécessaire d'admettre que l'intervalle entre les pontes serait de plus courte durée que celui que nous avons obtenu dans le cadre de nos expériences. Il nous paraît difficile de rattacher le rythme des pontes à la souche de la limnée car nous avons obtenu les mêmes résultats avec quatre souches différentes de *L. truncatula*. Dans ces conditions, il nous paraît utile de vérifier ce

point en procédant à une expérience avec des limnées nourries avec des Cyanophycées ou des Chlorophycées selon l'une des techniques rapportées dans la littérature pour l'élevage des mollusques amphibies (KENDALL, 1953; SEVO, 1973; OSBORN *et al.*, 1982; LEE *et al.*, 1994 par exemple).

B. LES PONTES DES LIMNÉES PARASITÉES.

La plupart des résultats obtenus chez les limnées avec ou sans émission concordent avec les données que les auteurs comme HODASI (1972) ou WILSON et DENISON (1980) admettent chez les mollusques parasités. L'activité reproductrice de la limnée disparaît définitivement et les pontes cessent à partir de la 4^e semaine du développement larvaire. C'est la "castration parasitaire" que plusieurs auteurs ont décrite chez les Pulmonés qui jouent le rôle d'hôte intermédiaire pour le développement larvaire de Trématodes.

Trois points nouveaux sont issus de nos infestations expérimentales. Il était donc utile de les commenter en particulier.

1. Première donnée.

Il s'agit de la reprise des pontes à la 9^e semaine d'expérience chez des limnées parasitées chacune par 1 seul miracidium de *F. hepatica* et qui émettent des cercaires.

L'interprétation de ce résultat doit être réalisée en fonction des données histopathologiques que plusieurs auteurs (RONDELAUD et BARTHE, 1980b; SINDOU *et al.*, 1991) ont rapportées chez *L. truncatula* infestée par *F. hepatica*. D'après ces auteurs, la reprise de l'activité reproductrice correspond a) à la reconstitution de l'épithélium gonadique après une phase initiale de nécrose et b) à la restauration de son activité. Même s'il produit des cercaires, le mollusque infesté est donc capable d'avoir une activité reproductrice limitée. Mais ce processus n'existe pas chez toutes les limnées parasitées et ne se produit pas si des rédies envahissent la gonade.

Ce processus ne se produit que chez des mollusques soumis à une infestation monomiracidienne individuelle. Il est donc logique de penser que la charge parasitaire résultant d'un seul sporocyste permet cette reprise de l'activité gonadique tandis que celle résultant de 2 ou 3 sporocystes ne la permet pas.



2. Deuxième donnée.

Il s'agit de l'absence de pontes à la 9^e semaine chez les mollusques infestés par *F. hepatica* et mourant sans émission.

Ce résultat est plus difficile à interpréter. L'absence d'émission entraîne une accumulation des cercaires dans le corps du mollusque et ce fait a été constaté par DREYFUSS (1994), DREYFUSS et RONDELAUD (1995) chez plusieurs espèces de *Lymnaea* infestées par *F. hepatica* ou par *Fasciola gigantica*. On peut émettre l'hypothèse que ces cercaires en nombre ne permettraient pas à la gonade d'effectuer sa reconstitution normale à la 9^e semaine d'expérience à 20° C. Même si ces larves dégénèrent au bout d'un certain temps, leur nombre semble trop important pour que la reconstitution ait lieu.

3. Troisième donnée.

Il s'agit des oeufs clairs que l'on constate dans les pontes émises à partir de la 9^e semaine par les limnées parasitées à 1 seul miracidium par mollusque.

L'interprétation de ce fait est plus facile à réaliser. Le pourcentage de ces oeufs est compris entre 32 et 44 %. L'hypothèse la plus plausible serait d'admettre que la restauration de l'activité dans la gonade est loin d'être parfaite et qu'un certain nombre d'oeufs ne sont pas fécondés par les spermatozoïdes lors de leur passage dans le carrefour hermaphrodite.

La question reste ouverte de savoir si ce manque de fécondation résulte d'un nombre trop faible ou de la non viabilité de spermatozoïdes produits par la gonade, ou encore de l'absence du sperme étranger que le mollusque reçoit lors de la copulation et qui est lysé dans la poche copulatrice.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Les études rapportées dans ce mémoire portent sur l'activité génésique d'un mollusque, *Lymnaea truncatula* et les perturbations qu'induit le développement larvaire d'un Trématode. Deux parasites ont été utilisés pour cette étude, *Fasciola hepatica* et *Paramphistomum daubneyi*.

Les résultats peuvent être regroupés sous deux rubriques:

1. Les pontes de *L. truncatula*.

Les pontes fournies par les limnées transhivernantes ont été déposées en avril-mai dans les sites de Saint-Marcel (Indre), de Rueyres (Lot) et de Veyrac (Haute-Vienne), en août-septembre dans la station de Courcelles (Creuse). La durée de chaque période est de 4 ou 5 semaines dans les trois premières stations, de 8 semaines dans la dernière. La densité des pontes par mètre carré et leur nombre par limnée diminuent progressivement au cours des semaines. La plupart des pontes (72,3 %) sont déposées dans la couche la plus superficielle de l'eau (1 cm d'épaisseur). Quarante-trois pour cent des pontes reposent sur le sédiment nu et 25 % adhèrent à des feuilles mortes.

Les pontes sont sphériques (59 à 85 % selon la station), ovoïdes et droite (6 à 15 %), ovoïdes et légèrement arquées (5 à 27 %). Leur taille diminue dans le temps: de 18,4 à 5,7 oeufs en moyenne en 6 semaines dans la station de Rueyres par exemple. Les dimensions



peuvent atteindre 6 mm. Le taux de fécondité est plus faible dans les pontes qui sont déposées à partir de la 6^e semaine. Les pontes sont déposées à raison d'une masse en moyenne par semaine.

2. Conséquences du parasitisme sur les pontes du mollusque.

Le nombre de pontes au cours des 12 semaines de l'expérience est fortement réduit chez les animaux parasités par *F. hepatica*. Dans la série à 1 miracidium, il est de 7,2 chez les limnées avec émission, de 2,2 chez les autres limnées infestées et de 4,3 chez les individus non parasités. Dans les lots à 2 et 3 miracidiums, il ne dépasse pas 2,1 chez les limnées produisant ou non des cercaires et 3,8 chez les animaux non infestés.

Le nombre des oeufs pondus par chaque limnée présente la même évolution. Il est de 45 oeufs chez les limnées avec émission dans la série à 1 miracidium, de 14 à 22 chez les mollusques correspondants des deux autres séries et les individus sans émission, tandis qu'il se situe entre 33 et 42 chez les *L. truncatula* non parasitées.

Ces pontes cessent à la quatrième semaine chez les limnées parasitées et ne reprennent pas au-delà, à l'exception des mollusques avec émission, dans la série à 1 miracidium où elles réapparaissent à la neuvième semaine. Chez les mollusques non parasités, les pontes persistent en faible nombre à partir de la cinquième semaine jusqu'à la fin de l'expérience.

Les pontes déposées par les limnées parasitées ou non fournissent 56 à 68 % de nouveau-nés à la 11^e et 12^e semaine d'expérience. Ce taux de fécondité contraste avec celui enregistré chez les témoins sur la même période (98,9 %).

La répétition de l'expérience avec 1 miracidium de *P. daubneyi* par limnée se traduit par l'arrêt définitif des pontes à la quatrième semaine d'expérience. L'espèce du Trématode et, par suite, les modalités de son développement larvaire retentissent donc sur l'activité reproductrice du mollusque hôte.

Notre travail apporte un complément dans les connaissances que nous possédons sur la biologie d'un mollusque, *L. truncatula*. D'après nos résultats, les pontes de la limnée diminuent en nombre et en taille avec le temps tandis que chez les mollusques parasités, elles disparaissent à la 4^e semaine d'expérience dans la plupart des cas et réapparaissent en faible

nombre à la 9^e semaine chez quelques individus infestés individuellement par un miracidium de *F. hepatica*.

Au cours de ce travail, plusieurs problèmes ont été soulevés au vu des résultats obtenus. Nous n'avons pas répondu à ces questions dans le cadre de ce mémoire. Cependant, il nous semble intéressant de vérifier les points suivants:

- a) La fréquence des pontes déposées par les limnées sur le terrain ou dans les conditions du laboratoire. L'état nutritionnel du mollusque pourrait être étudié comme une variable afin de déterminer s'il a une influence sur ce paramètre.

- b) La croissance des individus qui naissent à partir des oeufs fournis par les mollusques infestés après la 9^e semaine d'expérience. On peut, en effet, se demander si ces individus sont plus sensibles à l'infestation fasciolienne que ceux de la même génération, nés à partir des oeufs pondus avant la nécrose de l'épithélium gonadique.

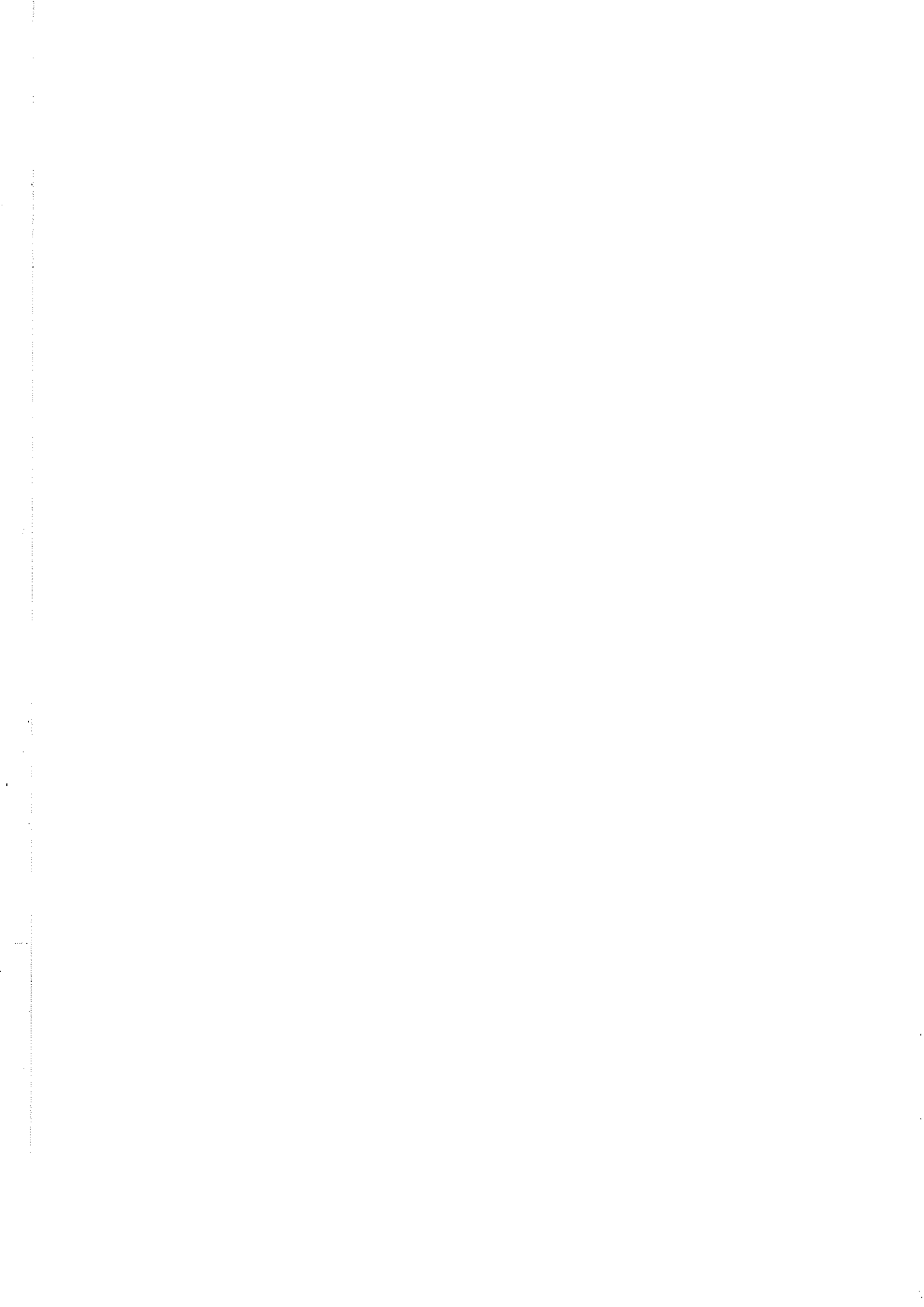
BIBLIOGRAPHIE

- BARRAUD, E.M., 1957.- The copulatory behaviour of the freshwater snail (*Lymnaea stagnalis*). *Br. J. Ani. Beh.*, **5**, (5-59).
- BEDNARZ, S., 1960.- On the biology and ecology of *Galba truncatula* Müll. and cercariae of *Fasciola hepatica* L. in basin of the river Barycz. *Acta Parasitol. Pol.*, **8**, 279-288.
- BILGIN, F.H., SESEN, R., 1992.- The distribution of molluscs in some freshwaters of the Mersin, Adana and Antakya regions of Turkey, with morphometric notes. *Proc. Tenth Int. Malacol. Congr., Tübingen, 1989*, 593-597.
- BONDESEN, R., 1950.- A comparative morphological and biological analysis of the egg-capsules of fresh-water pulmonates gastropods. *Natura Jutl.*, **3**, 1-208.
- BORAY, J.C., 1964.- Studies on the ecology of *Lymnaea tomentosa*, the intermediate host of *Fasciola hepatica*. *Aust. J. Zool.*, **12**, 231-237.
- BORAY, J.C., 1969.- Experimental fascioliasis in Australia. *Adv. Parasitol.*, **7**, 95-210.
- BROWN, D.S., 1980.- Freshwater snails of Africa and their medical importance. Taylor and Francis Ltd., London, 609 p.
- BURCH, J.B., BRUCE, J.I., AMR, Z., 1989.- Schistosomiasis and malacology in Jordan. *J. Med. Appl. Malacol.*, **1**, 139-164.
- CHARTIER, C., 1989.- Épidémiologie de l'infestation helminthique chez les bovins en Ituri (Haut-Zaïre). Thèse Doct. Univ. Montpellier, Parasitol., 235 p.

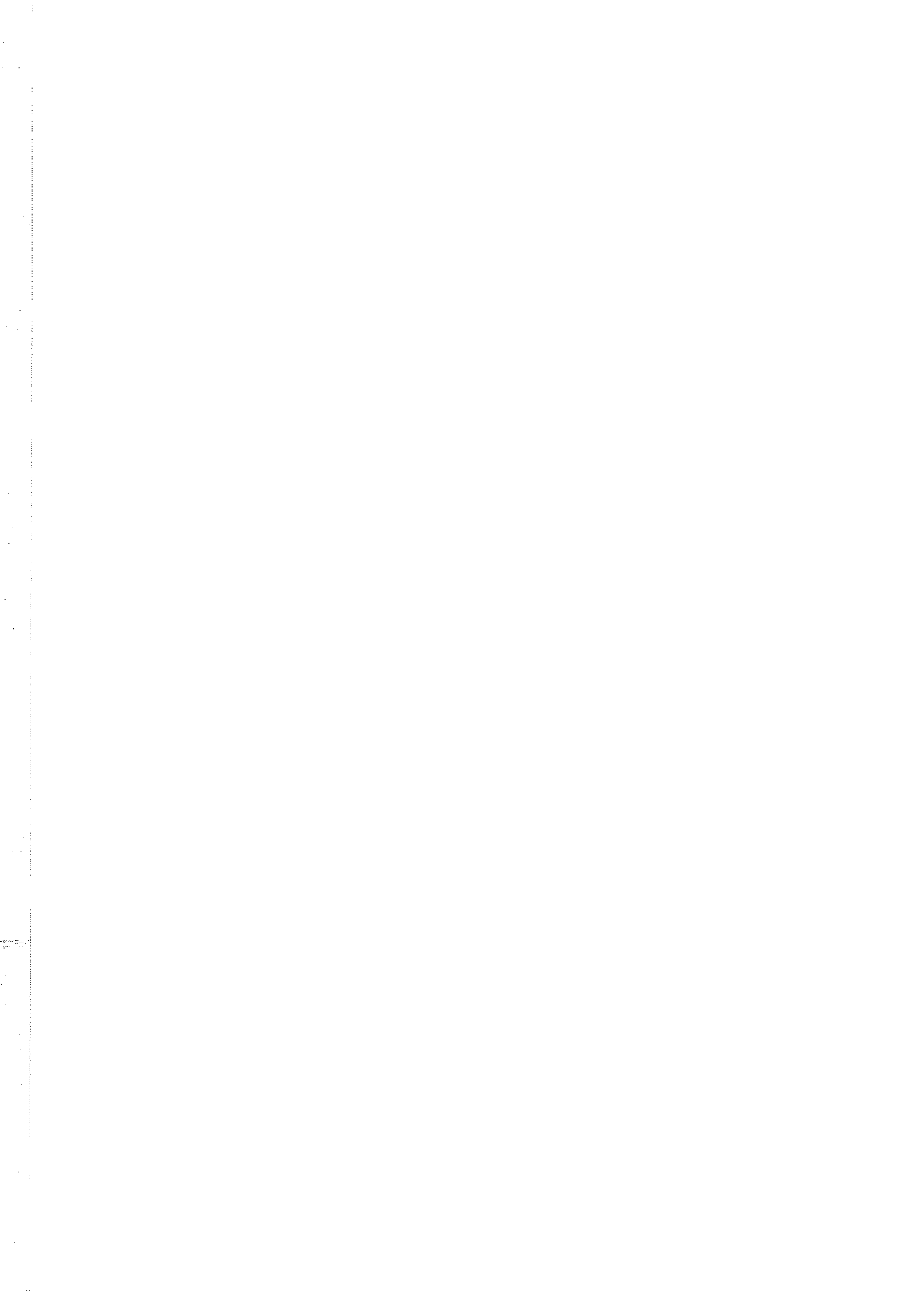
- COMBES, C., 1968.- Biologie, écologie des cycles et biogéographie de Digènes et Monogènes d'Amphibiens dans l'est des Pyrénées. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris, Sér. A, Zool.*, 1-195.
- DENIS, C., RONDELAUD, D., DARDÉ, M.L., 1996.- Douve du foie. Un réservoir animal de parasites très important. *Rev. Prat.*, n° 332, 31-37.
- DOM, I., 1994.- Étude comparative des émissions cercariennes et de la charge parasitaire *post-mortem* chez *Lymnaea tomentosa* Pfeiffer infestée par *Fasciola gigantica* Cobbold ou par *Fasciola hepatica* Linné. Thèse Doct. Pharmacie, Limoges, n° 311, 111 p.
- DREYFUSS, G., 1994.- Contribution à l'étude des émissions cercariennes et de la charge parasitaire *post-mortem* chez trois espèces de limnées infestées par *Fasciola hepatica* Linné ou par *F. gigantica* Cobbold. Thèse Doct. Univ. Limoges, Sci. Pharm., n° 305E, 246 p.
- DREYFUSS, G., RONDELAUD, D., 1995.- Comparative studies on the productivity of *Fasciola gigantica* and *F. hepatica* sporocysts in *Lymnaea tomentosa* died after a cercarial shedding or without emission. *Parasitol. Res.*, **81**, 531-536.
- DUNCAN, C.J., 1975.- Reproduction. In: Pulmonates. Vol. 1. Functional anatomy and physiology. Academic Press, London/New York/San Francisco, 309-365.
- DUPERRON, F., 1994.- Les émissions cercariennes de *Fasciola hepatica* Linné et la charge parasitaire *post-mortem* chez *Lymnaea truncatula* Müller élevée sous des conditions constantes. Thèse Doct. Pharmacie, Limoges, n° 313, 96 p.
- ETGES, F.J., GRESSO, W., 1965.- Effect of *Schistosoma mansoni* infection upon fecundity in *Australorbis glabratus*. *J. Parasitol.*, **51**, 757-760.
- EUZEBY, J., 1971.- Les maladies vermineuses et leurs incidences sur la pathologie humaine. Tome II: Maladies dues aux Plathelminthes. Fasc. 2: Trématodes. Livre 1: Généralités. Distomatoses hépato-biliaires. Vigot frères éd., Paris, 798 p.
- FALKNER, G., 1995.- Present-day knowledge on the systematics of the genus *Stagnicola* in Europe. *Abst. 12th Intern. Malacol. Congr., Vigo, 3-8 September 1995*, 378-379.
- FAURE, N., 1994.- Contribution à l'étude des émissions cercariennes de *Fasciola gigantica* Cobbold chez le mollusque *Lymnaea natalensis* Krauss. Thèse Doct. Pharmacie, Limoges, n° 308, 90 p.
- GAILLET, P., 1983.- Contribution à l'étude épidémiologique de la distomatose humaine à *Fasciola hepatica* en France métropolitaine depuis 1956. A propos de quelques 10.000 cas. Thèse Doct. Médecine, Paris-Créteil, n° 32, 151 p.



- GERAERTS, W.P.M., JOOSSE, J., 1984.- The reproductive biology of the Basommatophora. In: The Mollusca, Volume 7. Reproduction, par TOMPA, A.S., VERDONK, N.H., BIGGELAAR, J.A.M. van den, éd. Academic Press, New-York, 141-207.
- GERMAIN, L., 1930/1931.- Mollusques terrestres et fluviatiles. Faune de France, tomes 21 et 22. Libr. Fac. Sci. éd., Paris, 893 p.
- HEPPLESTON, P.B., 1972.- Life history and population fluctuations of *Lymnaea truncatula* Müller, the snail vector of fascioliasis. *J. Appl. Ecol.*, **9**, 235-248.
- HODASI, J.K.M., 1972.- The effects of *Fasciola hepatica* on *Lymnaea truncatula*. *Parasitology*, **65**, 359-369.
- HOURDIN, P., 1990.- Étude de relations entre le Mollusque *Lymnaea truncatula* Müller et plusieurs parasites (*Fasciola hepatica* L., *Muellerius capillaris* Müller, *Neostromylus linearis* Marotel) au cours d'infestations mono- et bispécifiques. Thèse Doct. Univ. Limoges, Sci. Nat., n° 21, 179 p.
- HUBENDICK, B., 1951.- Recent *Lymnaeidae*. Their variation, morphology, taxonomy, nomenclature and distribution. *Klung, Svenska Vetenskaps. Akad. Handl.*, **3**, 1-222.
- HURST, C.T., 1927.- Structural and functional changes produced in the gastropod mollusk, *Physa occidentalis*, in the case of parasitism by the larvae of *Echinostoma revolutum*. *Univ. Calif. Publ. Zool.*, **29**, 321-404.
- JONG-BRINK, M. de, 1990.- How trematode parasites interfere with reproduction of their intermediate hosts, freshwater snails. *J. Med. Appl. Malacol.*, **2**, 101-133.
- KENDALL, S.B., 1953.- The life-history of *Limnaea truncatula* under laboratory conditions. *J. Helminthol.*, **27**, 17-28.
- KENDALL, S.B., 1965.- Relationships between the species of *Fasciola* and their molluscan hosts. *Adv. Parasitol.*, **3**, 59-98.
- LAMBERT, M.C., 1990.- Contribution à la biologie et à l'écophysiologie d'un *Lymnaeidae* armoricain: *Lymnaea peregra* (Müller) (Mollusque, Gastéropode, Pulmoné, Basommatophore). Thèse Doct. Univ. Rennes, n° 538, 317 p.
- LARAMBERGUE, M. de, 1928.- Etude sur l'appareil génital de quelques limnées. Ses rapports avec la systématique. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **53**, 491-509.
- LEE, C.G., KIM, S.K., LEE, C.Y., 1994.- Rapid growth of *Lymnaea viridis*, the intermediate host of *Fasciola hepatica*, under laboratory conditions. *Vet. Parasitol.*, **51**, 327-331.



- MAGE, C., 1988.- Contribution à l'étude de la fasciolose à *Fasciola hepatica* L. chez les bovins allaitants dans le Limousin et la Cerdagne (France). Conséquences zootechniques et essais thérapeutiques. Thèse Doct. Univ. Limoges, Sci. Nat., n° 3, 142 p.
- MASSIAS, E. de, 1995.- Contribution à l'étude des générations annuelles chez *Lymnaea truncatula* Müller (Mollusque), vecteur de *Fasciola hepatica* Linné (Trématode) en fonction de l'altitude des prairies. Thèse Doct. Méd. Vétérinaire, Lyon, n° 20, 92 p.
- MASSIAS, E. de, RONDELAUD, D., MAGE, C., GEVREY, J., 1996.- *Lymnaea truncatula* Müller: une seule génération annuelle dans les prairies d'estive du Jura et des Alpes. *Bull. Soc. Fr. Parasitol.* (sous presse).
- MASSOUD, J., MANSOURIAN, A., 1992.- Aquatic mollusc fauna in the tropical areas of Sistan and Baluchestan in southeast of Iran. *Proc. Tenth Int. Malacol. Congr., Tübingen, 1989*, 417-419.
- MEHL, S., 1932.- Die Lebensbedingungen der Leberegelschnecke (*Galba truncatula* Müller). Untersuchungen über Schale, Verbreitung, Lebensgeschichte, natürliche Feinde und Bekämpfungsmöglichkeiten. *Arb. Bayer. Landesanst. Pflanzenbau Pflanzenschutz*, 2, 1-177.
- MOREL-VAREILLE, C., 1973.- Contribution à l'étude du cycle biologique de *Lymnaea truncatula* dans le Nord-ouest du Limousin. *Rev. Méd. Vét.*, 124, 1447-1457.
- MOUKRIM, A., 1991.- Étude écologique et éthologique de *Lymnaea truncatula* Müller et de son parasite, *Fasciola hepatica* L. dans le système d'irrigation de Tassila, province d'Agadir. Charge parasitaire et conséquences histopathologiques. Thèse Doct. ès-Sci. (Maroc), Parasitol., Agadir, n° 2, 203 p.
- MOUKRIM, A., RONDELAUD, D., 1992.- Chronology of visceral lesions and correlation with the course of the parasite development in *Lymnaea truncatula* in single and dual infections by three trematode species. *Res. Rev. Parasitol.*, 52, 39-45.
- MOUTHON, J., 1980.- Contribution à l'écologie des Mollusques des eaux courantes. Esquisse biotypologique et données écologiques. Thèse Doct. ès-Sci. Nat., Paris VI, n° 412, 169 p.
- OLLERENSHAW, C.B., 1971.- Some observations on the epidemiology of fascioliasis in relation to the timing of molluscicide applications in the control of the disease. *Vet. Rec.*, 88, 152-164.
- OSBORN, G.D., GRON, N., SIMMONS, D., 1982.- Maintenance and infection of the mud snail *Lymnaea truncatula* for *Fasciola hepatica* studies. *J. Inst. Ani. Tech.*, 33, 1-5.
- OVER, H.J., 1967.- Ecological biogeography of *Lymnaea truncatula* in the Netherlands. Doct. Thesis, Utrecht, 140 p.

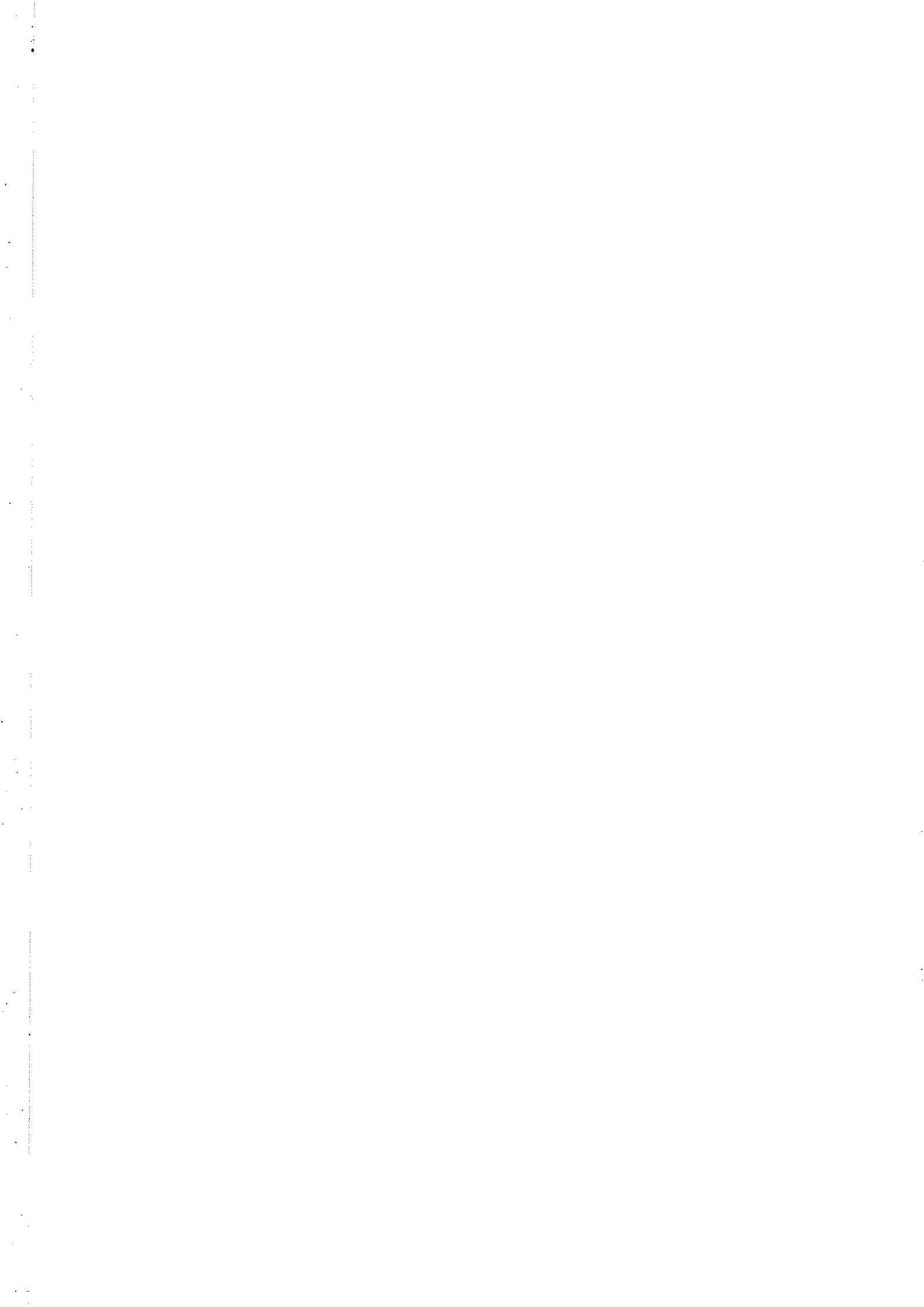


- OVIEDO SALAS, J.O., 1992.- Contribucion al estudio del ciclo biologico de *Fasciola hepatica* (Linnaeus, 1758) (Trematoda: *Fasciolidae*) a nivel de molusco hospedador intermediario en la isla de Corcega (Francia). Tesis Doct., Fac. Farm., Valencia, 336 p.
- ROBERTS, E.W., 1950.- Studies on the life-cycle of *Fasciola hepatica* (Linnaeus) and of its snail host, *Limnaea (Galba) truncatula* Müller in the fields and under controlled conditions. *Ann. Trop. Med. Parasitol.*, **44**, 187-206.
- RONDELAUD, D., 1974a.- Recherches sur l'influence de quelques facteurs physiques sur les migrations quotidiennes de *Galba truncatula* Müller. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, **49**, 417-425.
- RONDELAUD, D., 1974b.- Le cycle journalier d'activité de *Galba truncatula* Müller et sa relation avec le parasitisme. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, **49**, 427-434.
- RONDELAUD, D., 1974c.- L'évolution des rédies de *Fasciola hepatica* L. chez *Galba truncatula* Müller en Limousin. *Rev. Méd. Vét.*, **124**, 237-250.
- RONDELAUD, D., 1978.- Contribution à l'étude écologique et éthologique de *Limnaea (Galba) truncatula* Müller, vecteur de *Fasciola hepatica* L. Recherche de moyens de lutte biologique en Limousin. Thèse Doct. ès-Sci. Nat., Limoges, n° 4, 302 p.
- RONDELAUD, D., BARTHE, D., 1980a.- Etude descriptive d'une réaction amibocytaire chez *Limnaea truncatula* Müller infestée par *Fasciola hepatica* L. *Z. Parasitenkd.*, **61**, 187-196.
- RONDELAUD, D., BARTHE, D., 1980b.- Données histopathologiques sur l'épithélium génital de *Limnaea truncatula* Müller infestée par *Fasciola hepatica* L. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **4**, 481-490.
- RONDELAUD, D., BARTHE, D., 1982a.- Les générations rédiennes de *Fasciola hepatica* L. chez *Limnaea truncatula* Müller. A propos des effets de plusieurs facteurs. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, **57**, 245-262.
- RONDELAUD, D., BARTHE, D., 1982b.- Les générations rédiennes de *Fasciola hepatica* L. chez *Limnaea truncatula* Müller. Pluralité des schémas de développement. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, **57**, 639-642.
- RONDELAUD, D., MAGE, C., 1988.- Limnée tronquée et molluscicides. *Bull. Tech. G.T.V.*, **6**, 69-76.
- RONDELAUD, D., MAGE, C., 1992.- *Limnaea truncatula* Müller: les conséquences d'une seule génération annuelle sur les caractéristiques de l'infestation par *Fasciola hepatica* L. *Rev. Méd. Vét.*, **143**, 843-846.

- ROZKOWSKI, W., 1922 (1923).- Contribution à l'étude de la famille des *Lymnaeidae*. VI. Apparat plciowy *Galba truncata* Müll. *Arch. Nauk Biologicznych*, **1**, 5, 1-6.
- SEVO, S., 1973.- Technique de production des métacercaires. *Haliotis*, **3**, 185-189.
- SEWELL, R.B., SEYMOUR, N., 1922.- *Cercariae indicae*. *Ind. J. Med. Res.*, **10**, 1-370.
- SIMON VICENTE, F., 1968.- Datos sobre la ecologia de *Lymnaea truncatula* y la evolucion larvaria de *Fasciola hepatica* en una zona de regadio. *Rev. Ibér. Parasitol.*, **28**, 333-348.
- SINDOU, P., 1989.- Contribution à l'étude de la pathologie viscérale chez plusieurs espèces de limnées infestées par *Fasciola hepatica* L. Thèse Doct. Univ. Limoges, Sci. Nat., n° 16, 167 p.
- SINDOU, P., CABARET, J., RONDELAUD, D., 1991.- Survival of snails and characteristics lesions of *Fasciola hepatica* infection in four European species of *Lymnaea*. *Vet. Parasitol.*, **40**, 47-58.
- SLUITERS, J.F., 1978.- The effects of a *Trichobilharzia ocellata* infection on the development of the reproductive tract of *Lymnaea stagnalis*. *Abstracts, I.C.O.P.A. IV, Warszawa (Poland), 1978, Sect. F*, 20.
- SLUITERS, J.F., 1981.- Development of *Trichobilharzia ocellata* in *Lymnaea stagnalis* and the effects of infection on the reproductive system of the host. *Z. Parasitenkd.*, **64**, 303-319.
- SMITH, G., 1978.- A field and laboratory study of the epidemiology of fascioliasis. Ph. D. Thesis, University of York (Great-Britain), 340 pp.
- SMITH, G., 1981a.- Copulation and oviposition in *Lymnaea truncatula* (Müller). *J. Moll. Stu.*, **47**, 108-111.
- SMITH, G., 1981b.- A three-year study of *Lymnaea truncatula* habitats, disease foci of fascioliasis. *Brit. Vet. J.*, **17**, 329-342.
- SMITH, G., WILSON, R.A., 1980.- Seasonal variations in the microclimate of *Lymnaea truncatula* habitats. *J. Appl. Ecol.*, **17**, 329-342.
- STAT-ITCF, 1988.- Manuel d'utilisation. Institut Technique des Céréales et des Fourrages, Service des Études Statistiques, Boigneville, 210 p.
- STYCZYNSKA-JUREWICZ, E., 1965.- Adaptation of eggs and larvae of *Fasciola hepatica* to the conditions of astatic habitats of *Galba truncatula*. *Acta Parasitol. Pol.*, **13**, 151-170.



- SZMIDT-ADJIDÉ, V., 1996.- Les distomatoses à *Paramphistomum daubneyi* Dinnik et à *Fasciola hepatica* Linné dans la région du Limousin (France). Recherches sur l'hôte définitif et le mollusque hôte. Thèse Doct. Univ. Limoges, Sci. Pharm., n° 302B, 141 p.
- TAPIE, C., 1996.- Contribution à l'étude d'un Mollusque, *Lymnaea peregra peregra* Müller, dans le nord de la Haute-Vienne. Son infestation expérimentale par *Fasciola hepatica* Linné. Thèse Doct. Pharmacie, Limoges, n° 310, 72 p.
- TAYLOR, E.L., 1965.- Fascioliasis and the liver-fluke. *F.A.O. Agricultural Studies*, n° 64, 235 p.
- VAREILLE, L., 1996.- Les caractéristiques des gîtes à limnées dans le département de la Haute-Vienne. Infestations expérimentales par *Fasciola hepatica* L. Thèse Doct. Pharmacie, Limoges, n° 309, 123 p.
- WALTON, C.L., 1918.- Liver rot of sheep and the bionomics of *Lymnaea truncatula* in the Aberystwyth area. *Parasitology*, **10**, 232-266.
- WALTON, C.L., JONES, W.N., 1926.- Further observations on the life history of *Limnaea truncatula*. *Parasitology*, **18**, 144-147.
- WILSON, R.A., DENISON, J., 1980.- The parasitic castration and gigantism of *Lymnaea truncatula* infected with the larval stages of *Fasciola hepatica*. *Z. Parasitenkd.*, **61**, 109-119.
- WRIGHT, C.A., 1966.- The pathogenesis of helminths in the Mollusca. *Helminthol. Abstr.*, **35**, 207-224.
- WRIGHT, C.A., 1971.- Ecology of life cycles. *In: Flukes and snails*. Allen and Unwin Ltd., London, 1-168.



BON A IMPRIMER N° 33

LE PRÉSIDENT DE LA THÈSE

Vu, le Doyen de la Faculté

VU et PERMIS D'IMPRIMER
LE PRÉSIDENT DE L'UNIVERSITÉ



LES PONTES D'UN MOLLUSQUE, *Lymnaea truncatula* Müller.
LES CONSÉQUENCES DU PARASITISME SUR
L'ACTIVITÉ REPRODUCTRICE DE LA LIMNÉE.

Par Corinne GRANET.

Les études portent sur l'activité génésique d'un mollusque, *Lymnaea truncatula* et les perturbations qu'induit le développement larvaire d'un Trématode.

Les pontes fournies par les limnées transhivernantes ont été déposées en avril-mai dans les sites de Saint-Marcel (Indre), de Rueyres (Lot) et de Veyrac (Haute-Vienne), en août-septembre dans la station de Courcelles (Creuse). La densité des pontes par mètre carré et leur nombre par limnée diminuent progressivement au cours des semaines.

Les pontes sont sphériques, ovoïdes ou légèrement arquées et leur taille diminue dans le temps. Les dimensions peuvent atteindre 6 mm. Le taux de fécondité est plus faible dans les pontes qui sont déposées à partir de la 6^e semaine. La fréquence des pontes est d'environ une ponte par semaine.

Le nombre de pontes est fortement réduit chez les animaux parasités par *Fasciola hepatica*. Le nombre des oeufs pondus par chaque limnée présente la même évolution. Ces pontes cessent à la quatrième semaine chez les limnées parasitées et ne reprennent pas au-delà, à l'exception des mollusques avec émission, dans la série à 1 miracidium où elles réapparaissent à la neuvième semaine. Chez les mollusques non parasités, les pontes persistent en faible nombre à partir de la cinquième semaine jusqu'à la fin de l'expérience. Les pontes déposées par les limnées parasitées ou non fournissent 56 à 68 % de nouveau-nés à la 11^e et 12^e semaine d'expérience.

La répétition de l'expérience avec 1 miracidium de *Paramphistomum daubneyi* par limnée se traduit par l'arrêt définitif des pontes à la quatrième semaine d'expérience. L'espèce du Trématode et, par suite, les modalités de son développement larvaire retentissent donc sur l'activité reproductrice du mollusque hôte.

MOTS CLÉS. *Fasciola hepatica*. *Lymnaea truncatula*. Mollusque. *Paramphistomum daubneyi*. Ponte. Trématode.