ACADEMIE DE MONTPELLIER

UNIVERSITE DES SCIENCES ET TECHNIQUES DU LANGUEDOC

THESE

présentée à l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc
pour obtenir le grade de Docteur d'Etat mention Sciences

LES *DIPLECTANIDAE* BYCHOWSKY, 1957 (*MONOGENEA, MONOPISTHOCOTYLEA, DACTYLOGYRIDEA*) Systématique. Biologie. Ontogénie. Ecologie. Essai de phylogenèse

par

Guy OLIVER

Soutenue le 25 SEP. 1987 devant le Jury composé de:

MM. L. EUZET Président
A.-G. CHABAUD
Mme M.-L. BAUCHOT
MM. M. AMANIEU
C. COMBES
R. BOURGAT
J. BRUSLE

A la mémoire des Professeurs

Jean-Georges BAER
Charles BOCQUET
Robert-Philippe DOLLFUS

A Michel

"Les zoologistes auraient-ils honte de leur Science? (...) que l'on retienne notre idée majeure, à savoir que la zoologie est indispensable à l'écologie, que l'écologie ne saurait se passer d'elle, que des zoologistes qui auraient honte de l'être prendraient une position bien dangereuse pour le futur..."

Cl. DELAMARE-DEBOUTTEVILLE (1972)

AVANT-PROPOS

La Recherche scientifique est un métier passionnant. Rien n'est jamais définitivement acquis. Les résultats d'un jour peuvent éliminer les difficultés surgies la veille ou réduire à néant l'hypothèse élaborée avec application. Lors d'une découverte, fut-elle mineure, la fatigue consécutive aux nombreuses heures, voire aux nuits entières, passées dans l'isolement d'un laboratoire, le découragement dû aux échecs antérieurs ou aux résultats qui se faisaient attendre, sont vite oubliés. Le courage et l'entrain reviennent aussitôt pour continuer le programme élaboré et aller de l'avant.

Quelque soit le domaine exploré, les exigences de la Recherche nécessitent des moyens adéquats. Au cours de ces travaux, la modicité des crédits disponibles a conduit à un manque de possibilités qui n'a pu être entièrement compensé par une contribution personnelle et, parfois, a retardé l'aboutissement de la tâche entreprise.

Monsieur le Professeur L. EUZET nous fait l'honneur de présider ce jury. C'est auprès de lui que nous avons découvert les Monogènes et que nous avons été initié à leur étude. Les discussions que nous avons eues pendant la mise au point du manuscrit ont été une source d'enrichissements. Qu'il trouve ici l'expression de notre gratitude.

Monsieur le Professeur A.-G. CHABAUD nous a toujours réservé un accueil chaleureux dans son laboratoire. Les richesses de la bibliothèque du Laboratoire des Vers qu'il a mises à notre disposition ont constitué une précieuse documentation. Nous lui adressons nos sincères remerciements en lui disant combien sa présence dans le jury nous honore.

Avec beaucoup de bienveillance, Madame le Professeur M.-L. BAUCHOT nous a toujours apporté un soutien efficace pour résoudre les problèmes d'ichthyologie. Nous sommes particulièrement sensible à sa présence au jury et nous l'en remercions sincèrement.

Monsieur le Professeur M. AMANIEU a accepté, malgré ses nombreuses activités, de juger ce mémoire. Nous lui en sommes très reconnaissant. Ses publications sur les Réservoirs du Bassin d'Arcachon ont constitué un guide précieux auquel nous nous sommes souvent référé.

Monsieur le Professeur C. COMBES a toujours été passionné par la Parasitologie. Nous le remercions d'avoir accepté de juger ce travail, qui l'a conduit à délaisser quelques instants les Schistosomes pour se pencher sur les Diplectanidés.

Monsieur le Professeur R. BOURGAT nous a permis de terminer cette thèse dans son laboratoire. Nous le remercions également pour les passionnantes discussions que nous avons eues au sujet du manuscrit.

Monsieur le Professeur J. BRUSLÉ s'est consacré à l'étude des étangs littoraux. Nous espérons qu'il trouvera intérêt dans ce travail et nous le remercions d'avoir accepté de participer au jury.

Pendant la rédaction du manuscrit, les conseils que Madame J. BOCQUET, Directeur de Recherches au C.N.R.S., nous a prodigués, les critiques qu'elle nous a adressées, ont été autant d'encouragements. Nous l'assurons de toute notre gratitude.

A tous les chercheurs, français et étrangers, qui nous ont apporté leur aide nous adressons nos sincères remerciements.

M. le Professeur I. PAPERNA à Eilat (Israël), M. le Professeur K. ROHDE à Armidale (Australie), M. le Docteur S. RAKOTOFIRINGA à Tananarive (Madagascar), M. le Docteur B. RADUJKOVIC à Kotor (Yougoslavie) nous ont fourni des spécimens de ces contrées qu'il n'aurait pas été possible d'obtenir sans leur amabilité. Nous espérons que cette fructueuse collaboration pourra être poursuivie et développée.

De très utiles renseignements nous ont été obligeamment communiqués par M. le Professeur A.V. GUSSEV de Léningrad (U.R.S.S.), M. le Professeur B. Iv. LEBEDEV de Vladivostok (U.R.S.S.), Mme le Professeur M. BEVERLEY-BURTON de Guelph (Canada), M. le Docteur D.C. KRITSKY de Pocatello (U.S.A.), MM. les Docteurs T. BYRNES et F. ROUBAL d'Armidale (Australie).

De nombreux types et spécimens nous ont été très aimablement envoyés par Mme le Docteur C. DUFOUR (Paris, France), les Docteurs G.I. GIBSON (Londres, Grande-Bretagne), R. LICHTENFELS (Beltsville, U.S.A.), T.A. TIMOFEEVA (Léningrad, U.R.S.S.), le Professeur R. LAMOTHE-ARGUMEDO (Mexico, Mexique) et Mme le Professeur P. ORECCHIA (Rome, Italie).

Les documents, les renseignements, les spécimens que nous ont fourni M. le Professeur J.-P. QUIGNARD, MM. A. LAMBERT, C. MAILLARD, P. SILAN et F. RENAUD de l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc à Montpellier, MM. C. BARRIL, J.-P. BARUSSEAU et L. SERVE de l'Université de Perpignan, MM. J.-P. HUGO et J.-L. JUSTINE du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, ont constitué une aide appréciable.

MM. R.V. MELVILLE et P.K. TUBBS, Secrétaires de la Commission internationale de Nomenclature zoologique, ont toujours très aimablement répondu à nos questions.

Nous remercions les Directeurs successifs du Laboratoire Arago à Banyuls-sur-Mer (Pyrénées-Orientales), de l'Institut de Biologie marine à Arcachon (Gironde), de la Station de Biologie marine et lagunaire de Sète (Hérault), du Musée de la Mer à Biarritz (Pyrénées-Atlantiques), pour l'accueil qui nous a été réservé et pour les moyens mis à notre disposition lors de chaque séjour. Nous ne saurions oublier les chercheurs et le personnel de ces établissements et tout particulièrement les marins qui se sont dévoués pour nous procurer les poissons recherchés.

Les pêcheurs, les aquaculteurs, les mareyeurs, dont la collaboration a été efficace, nous ont toujours accueilli avec sympathie. Nous les remercions tous, particulièrement les Patrons et les Equipages des chalutiers d'Arcachon, M. J. CANEILLES à Saint-Cyprien, M. L. FRANCES à Leucate, MM. R. AUGER et CHEVRIER à Bages, M. P. IMPERATO à Sète, M. H. CONTE à Salses, M. et Mme COSTESEQUE à Port-Vendres, M. J.-L. SECOLIER à Saint-Laurent-de-la-Salanque, M. A. LAFON à Salles.

Les recherches bibliographiques ont pu être menées à bien grâce au dévouement des bibliothécaires de l'Université de Perpignan et du Laboratoire Arago.

Nous avons apprécié la compétence de M. J. RIVIERE, qui a manipulé le microscope électronique à balayage du Laboratoire de Microscopie électronique de l'U.S.T.L. à Montpellier, de MM. J.-L. BINCHE et C. de BILLY, du Laboratoire Arago qui ont effectué les analyses d'eau.

L'essentiel de nos recherches a été effectué au Laboratoire de Biologie Générale (Groupe d'Helminthologie) de l'Université de Perpignan. M. P. NADAL s'est occupé des élevages et a réalisé les montages nécessaires à nos expériences, M. R. BARRIERE a effectué les tirages photographiques et une partie des graphiques, M. L. TUBAU a eu la gentillesse de nous fournir des branchies de Loups, Mme J. CAMA a été chargée d'une partie de la frappe préliminaire.

La réalisation matérielle de ce mémoire n'aurait pu être menée à bien sans la diligence et la compétence des équipes de *Reproduction industrielle du Roussillon* pour les réductions, de *Press 66* et de *Buro-Services* pour la composition, des Services de Duplication de l'Université de Perpignan et de l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc à Montpellier pour la reprographie.

TABLE DES MATIERES

AVANT-PROPOS — 5

TABLE DES MATIERES — 9

TABLE DES ILLUSTRATIONS — 15

INTRODUCTION — 23

1. CADRE GEOGRAPHIQUE, MATERIEL ET TECHNIQUES — 25

1.1.- ESQUISSE GEOGRAPHIQUE DES SITES PROSPECTES — 25
1.1.1.- Milieux méditerranéens — 25
1.1.1.1- Golfe du Lion — 25
1.1.1.1.2- Etangs littoraux du Languedoc-Roussillon — 25
1.1.1.1.2.1- Etang de Canet — 25
1.1.1.1.2.2- Etang de Salses-Leucate — 28
1.1.1.1.2.3- Etang de Bages — 28
1.1.1.1.2.4- Etang des Eaux-Blanches — 28
1.1.1.1.2.5- Etang du Prévost — 28
1.1.2.- Milieux atlantiques — 29
1.1.2.1- Golfe de Gascogne — 29
1.1.2.2- Milieux lagunaires — 29
1.1.2.2.1- Bassin d'Arcachon — 29
1.1.2.2.2- Réservoirs à Poissons de Certes et du Teich — 29
1.1.3.- Milieux de la Manche — 29

1.2.- CARACTERISTIQUES HYDROGRAPHIQUES: TEMPERATURE, pH ET SALINITE — 32
1.2.1.- Milieux marins — 32
1.2.1.1- Golfe du Lion — 32
1.2.1.1.1- Température — 32
1.2.1.1.2- pH — 32
1.2.1.1.3- Salinité — 32
1.2.1.2- Golfe de Gascogne — 33
1.2.1.2.1- Température — 33
1.2.1.2.2- pH — 33
1.2.1.2.3- Salinité — 33
1.2.1.3- Manche — 33
1.2.1.3.1- Température — 33
1.2.1.3.2- pH — 33
1.2.1.3.3- Salinité — 35
1.2.2.- Milieux saumâtres — 35
1.2.2.1- Etangs méditerranéens — 35
1.2.2.1.1- Température — 35
1.2.2.1.2- pH — 35
1.2.2.1.3- Salinité — 35
1.2.2.1.4- Sels nutritifs — 35
1.2.2.2- Milieux atlantiques — 40
1.2.2.2.1- Bassin d'Arcachon — 40
1.2.2.2.1.1- Température — 40
1.2.2.2.1.2- pH — 40
1.2.2.2.1.3- Salinité — 40
1.2.2.2.2- Réservoirs à Poissons — 41

1.2.2.2.2.1– Température 41
1.2.2.2.2.2– pH 41
1.2.2.2.2.3– Salinité 41

1.3.– ESPECES ETUDIEES, METHODES ET TECHNIQUES DE PRELEVEMENT ET D'ETUDE 42
1.3.1.– Espèces étudiées 42
1.3.1.1– Poissons-hôtes 42
1.3.1.2– Parasites 43
1.3.2.– Techniques de prélèvement des espèces étudiées 43
1.3.2.1– Provenance des hôtes 43
1.3.2.2– Recherche des parasites 44
1.3.3.– Techniques d'élevage 44
1.3.3.1– Maintien des poissons en captivité 44
1.3.3.2– Maintien des parasites séparés de l'hôte 44
1.3.4.– Techniques microscopiques 46
1.3.4.1– Microscopie photonique 46
1.3.4.1.1– Observations *in toto* 46
1.3.4.1.2– Histologie: fixations, coupes, colorations 46
1.3.4.1.3– Mensurations 46
1.3.4.2– Microscopie électronique à balayage 46
1.3.5.– Paramètres physiques et chimiques relevés dans les stations prospectées 48
1.3.5.1– Paramètres physiques 48
1.3.5.1.1– Température 48
1.3.5.1.2– pH 48
1.3.5.1.3– Précipitations 48
1.3.5.2– Paramètres chimiques 48
1.3.5.2.1– Salinité 48
1.3.5.2.2– Sels nutritifs 49

2.– SYSTEMATIQUE DE LA FAMILLE DES *DIPLECTANIDAE* 51

2.1.– INTRODUCTION ET HISTORIQUE DE LA FAMILLE DES *DIPLECTANIDAE* 51
2.2.– DESCRIPTION DE L'ESPECE-TYPE: *DIPLECTANUM AEQUANS* (WAGENER, 1857) DIESING, 1858 53
2.2.1.– Morphologie 53
2.2.2.– Anatomie 55
2.2.2.1– Système glandulaire 55
2.2.2.2– Appareil digestif 55
2.2.2.3– Système génital 55
2.2.2.3.1– Appareil mâle 55
2.2.2.3.2– Appareil femelle 56
2.3.– POSITION SYSTEMATIQUE DE LA FAMILLE DES *DIPLECTANIDAE* 57
2.4.– DEFINITION ET DIVISION DE LA FAMILLE DES *DIPLECTANIDAE* 59
2.4.1.– Famille des *Diplectanidae* Bychowsky, 1957 59
2.4.2.– Sous-famille des *Diplectaninae* Monticelli, 1903 61
2.4.2.1– Genre *Diplectanum* Diesing, 1858 61
2.4.2.2– Genre *Cycloplectanum* Oliver, 1968 85
2.4.2.3– Genre *Heteroplectanum* Rakotofiringa, Oliver et Lambert, 1987 94
2.4.2.4– Genre *Latericaecum* Young, 1969 98
2.4.2.5– Genre *Lepidotrema* Johnston et Tiegs, 1922, emend. Young, 1969 99
2.4.2.6– Genre *Monoplectanum* Young, 1969 101
2.4.2.7– Genre *Pseudodiplectanum* Young, 1969 101
2.4.2.8– Genre *Pseudolamellodiscus* Yamaguti, 1953 105
2.4.2.9– Discussion sur la sous-famille des *Diplectaninae* Monticelli, 1903 106
2.4.3.– Sous-famille des *Lamellodiscinae* Oliver, 1969 107
2.4.3.1– Genre *Lamellodiscus* Johnston et Tiegs, 1922 107
2.4.3.2– Genre *Calydiscoides* Young, 1969 119
2.4.3.3– Genre *Furnestinia* Euzet et Audouin, 1959 123
2.4.3.4.– Genre *Protolamellodiscus* Oliver, 1969 123
2.4.3.5– Genre *Telegamatrix* Ramalingam, 1955 125

2.4.4.– Sous-famille des *Rhabdosynochinae* nov. sub-fam. 127
2.4.4.1– Genre *Rhabdosynochus* Mizelle et Blatz, 1941, emend. Hargis, 1955 128
2.4.5.– Sous-famille des *Murraytrematoidinae* Oliver, 1982 129
2.4.5.1– Genre *Murraytrematoides* Yamaguti, 1958 129
2.4.5.2– Genre *Lobotrema* Tripathi, 1959 131
2.4.5.3– Genre *Murraytrema* Price, 1937, emend. Bychowsky et Nagibina, 1977 134
2.4.5.4– Discussion sur la sous-famille des *Murraytrematoidinae* Oliver, 1982 137
2.4.6.– Discussion sur la famille des *Diplectanidae* Bychowsky, 1957 138

3– STRUCTURES SUPERFICIELLES, REPRODUCTION ET DEVELOPPEMENT DES *DIPLECTANIDAE* 141

3.1.– STRUCTURES SUPERFICIELLES DES *DIPLECTANIDAE* 141
3.1.1.– Structures superficielles de *Diplectanum aequans* 141
3.1.1.1– Le corps 141
3.1.1.2– Les formations tégumentaires 142
3.1.1.3– Le hapteur 142
3.1.1.4– La région antérieure du corps 142
3.1.1.5– Les récepteurs sensoriels 153
3.1.2.– Structures superficielles de *Diplectanum aculeatum* 154
3.1.2.1– Les écailles tégumentaires 154
3.1.2.2– Le hapteur 154
3.1.2.3– La région antérieure du corps 154
3.1.2.4– Le tégument et les récepteurs sensoriels 154
3.1.3.– Structures superficielles de *Diplectanum sciaenae* 154
3.1.4.– Structures superficielles de *Cycloplectanum beverleyburtonae* 161
3.1.4.1– Le hapteur 161
3.1.4.2– Le tégument et les récepteurs sensoriels 161
3.1.4.3– Les écailles tégumentaires 161
3.1.5.– Structures superficielles de *Cycloplectanum echinophallus* 161
3.1.5.1– Le hapteur 162
3.1.5.2– Le tégument et les récepteurs sensoriels 162
3.1.6.– Structures superficielles de *Furnestinia echeneis* 162
3.1.6.1– Le hapteur 162
3.1.6.2– Le tégument et les récepteurs sensoriels 162
3.1.7.– Discussion 162
3.1.7.1– La surface du tégument 171
3.1.7.2– Les formations tégumentaires 171
3.1.7.3– Le hapteur 172
3.1.7.4– Les récepteurs sensoriels 172
3.1.8.– Conclusion 173
3.2.– ASPECTS DE LA REPRODUCTION CHEZ LES *DIPLECTANIDAE* 175
3.2.1.– Protandrie et copulation chez les *Diplectanidae* 175
3.2.1.1– Observations chez les *Diplectaninae* 175
3.2.1.2– Discussion 177
3.2.2.– Production de pseudospermatophores chez les *Diplectanidae* 177
3.2.2.1– Description des pseudospermatophores des *Diplectanidae* 177
3.2.2.2– Formation et origine des pseudospermatophores des *Diplectanidae* 178
3.2.2.3– Rôle des pseudospermatophores des *Diplectanidae* 178
3.2.3.– Les œufs des *Diplectanidae*: forme et taille 185
3.2.4.– Fécondité et incubation des œufs chez les *Diplectanidae* 188
3.2.5.–Rétention des œufs chez *Diplectanidae* 190
3.2.5.1– Rétention des œufs chez *Diplectanum sciaenae* 190
3.2.5.2– Rétention des œufs chez *Diplectanum aequans* 190
3.2.5.3– Interprétation du phénomène 190
3.2.6.– Orientation des oncomiracidiums dans l'œuf et éclosion 193
3.2.7.– Conclusion 195

3.3- MORPHO-ANATOMIE DES ONCOMIRACIDIUMS DES *DIPLECTANIDAE* 197
3.3.1.- Oncomiracidiums des *Lamellodiscinae* 197
3.3.1.1- Oncomiracidium de *Furnestinia echeneis* 197
3.3.1.2- Oncomiracidiums d'autres *Lamellodiscinae* 198
3.3.2.- Oncomiracidiums des *Diplectaninae* 198
3.3.2.1- Oncomiracidium de *Diplectanum aequans* 198
3.3.2.2- Oncomiracidiums d'autres *Diplectaninae* 201
3.3.3.- Etude de l'oncomiracidium de *Diplectanum aequans* au microscope électronique à balayage 202
3.3.3.1- Les zones ciliées 202
3.3.3.2- Le tégument et les récepteurs sensoriels 202
3.3.3.3- Les cellules ciliées 202
3.3.4.- Discussion 202
3.4.- INFESTATION DE L'HOTE ET DEVELOPPEMENT POST-LARVAIRE DES *DIPLECTANIDAE* 209
3.4.1.- Installation des *Diplectanidae* sur l'hôte 209
3.4.1.1- Comportement des oncomiracidiums au laboratoire 209
3.4.1.2- Installation de *Diplectanum aequans* chez *Dicentrarchus labrax* 210
3.4.2.- Développement post-larvaire des *Diplectanidae* 212
3.4.2.1- Développement post-larvaire de *Diplectanum aequans* 212
3.4.2.1.1- Transformation du hapteur 212
3.4.2.1.2- Développement de l'appareil osmorégulateur 214
3.4.2.1.3- Développement de l'appareil génital 217
3.4.2.2- Développement post-larvaire des autres *Diplectaninae* 217
3.4.2.3- Développement post-larvaire des *Lamellodiscinae* 217
3.4.2.3.1- Transformation du hapteur 217
3.4.2.3.2- Développement de l'appareil osmorégulateur 219
3.4.2.3.3- Développement de l'appareil génital 220
3.4.2.3.4- Développement de l'appareil digestif 220
3.4.3.- Tératologie chez les *Diplectanidae* 220
3.4.3.1- Tératologie chez les oncomiracidiums 221
3.4.3.2- Tératologie chez les adultes 221
3.4.3.2.1- Tératologie anatomique 221
3.4.3.2.2- Tératologie de l'appareil copulateur mâle 222
3.4.3.2.3- Tératologie de l'armature du hapteur 222
3.4.4.- Conclusion 228
3.5.- FIXATION DES *DIPLECTANIDAE* ADULTES SUR LES BRANCHIES DE L'HOTE 229
3.5.1.- Nutrition des *Diplectanidae* adultes 229
3.5.2.- Mécanismes de fixation des *Diplectanidae* adultes sur les branchies de l'hôte 229
3.5.2.1- Dispositifs glandulaires de fixation 230
3.5.2.1.1- Dispositifs glandulaires de fixation de la région antérieure 230
3.5.2.1.2- Dispositifs glandulaires de fixation du hapteur 230
3.5.2.2- Organes de fixation mécanique 230
3.5.2.2.1- Fixation par les hamuli 230
3.5.2.2.2- Fixation par les organes adhésifs accessoires 234
3.5.2.2.3- Rôle des crochetons latéraux 234
3.5.2.2.4- Rôle des écailles tégumentaires 234
3.5.2.2.5- Cas particulier de *Furnestinia echeneis* 235
3.5.3.- Action pathogène des *Diplectanidae* sur les hôtes 235
3.5.4.- Conclusion 241

4- ASPECTS DE L'ECOLOGIE DES *DIPLECTANIDAE* 243

4.1.- ACTION DE QUELQUES FACTEURS DU MILIEU SUR LES *DIPLECTANIDAE* 243
4.1.1.- Action de la lumière sur l'éclosion des oncomiracidiums des *Diplectanidae* 245
4.1.1.1- Eclosion des oncomiracidiums en photo-période normale et éclairement naturel 245
4.1.1.1.1- Eclosion des oncomiracidiums de *Furnestinia echeneis* 245
4.1.1.1.2- Eclosion des oncomiracidiums de *Diplectanum aequans* 245
4.1.1.1.2.1- En automne 245
4.1.1.1.2.2- Au printemps 247
4.1.1.2- Eclosion des oncomiracidiums en photo-période inversée et éclairement artificiel 247

4.1.1.2.1– Eclosion des oncomiracidiums de *Furnestinia echeneis* — 247
4.1.1.2.2– Eclosion des oncomiracidiums de *Diplectanum aequans* — 247
4.1.1.3– Eclosion des oncomiracidiums de *Diplectanum aequans* en photo-période normale et éclairement artificiel — 253
4.1.1.4– Eclosion des oncomiracidiums de *Diplectanum aequans* en éclairement continu — 253
4.1.1.5– Discussion — 253
4.1.2.– Tolérance des *Diplectanidae* à la salinité du milieu — 256
4.1.2.1– Tolérance des espèces du genre *Lamellodiscus* — 256
4.1.2.2– Tolérance de *Furnestinia echeneis* — 256
4.1.2.3– Tolérance des espèces du genre *Diplectanum* — 256
4.1.2.4– Discussion — 257
4.1.3.– Prévalence et intensité des *Diplectanidae* chez leurs hôtes en milieu naturel — 257
4.1.3.1– Etude de *Diplectanum aequans* chez *Dicentrarchus labrax* — 257
4.1.3.1.1– Modification de la prévalence de *Diplectanum aequans* chez les alevins de *Dicentrarchus labrax* dans l'étang de Salses — 257
4.1.3.1.2– Variations saisonnières du parasitisme de *Dicentrarchus labrax* par *Diplectanum aequans* dans l'étang de Canet — 259
4.1.3.2– Etude de *Furnestinia echeneis* chez *Sparus auratus* — 263
4.1.3.2.1– Prévalence et intensité de *Furnestinia echeneis* chez *Sparus auratus* dans les étangs littoraux du Languedoc-Roussillon — 263
4.1.3.2.2– Prévalence et intensité de *Furnestinia echeneis* chez *Sparus auratus* dans l'étang de Salses-Leucate — 265
4.1.3.3– Discussion — 268
4.1.4.– Conclusion — 269
4.2.– OCCUPATION DES BRANCHIES DES HOTES PAR LES *DIPLECTANIDAE* — 271
4.2.1.– Infestations monospécifiques — 272
4.2.2.– Parasitisme congénérique chez les *Diplectanidae* — 276
4.2.2.1– Colonisation des branchies d'*Umbrina canariensis* par deux espèces de *Diplectanum* — 276
4.2.2.1.1– Observations — 276
4.2.2.1.2– Discussion — 280
4.2.3.– Considérations sur la niche des *Diplectanidae* et leurs relations inter-spécifiques — 280
4.2.4.- Conclusion — 281
4.3.– SPECIFICITE PARASITAIRE DES *DIPLECTANIDAE* — 283
4.3.1.– Essais d'infestations expérimentales — 285
4.3.1.1– Essai d'infestation par cohabitation — 285
4.3.1.2– Essais d'infestation directe avec des *Diplectanum aequans* adultes — 285
4.3.1.3– Essai d'infestation par voie buccale avec des oncomiracidiums de *Diplectanum aequans* — 285
4.3.1.4– Essai d'infestation par cohabitation avec des oncomiracidiums de *Furnestinia echeneis* — 285
4.3.1.5– Essai d'infestation de *Dicentrarchus labrax* par cohabitation avec des oncomiracidiums de *Diplectanum aequans* et de *Furnestinia echeneis* — 285
4.3.2.– Spectre parasitaire des *Diplectanidae* — 286
4.3.2.1– Spectre parasitaire de la famille des *Diplectanidae* — 286
4.3.2.2– Spectre parasitaire des sous-familles de *Diplectanidae* — 286
4.3.2.3– Spectres parasitaires des genres de *Diplectanidae* — 289
4.3.2.4– Conclusion — 290
4.3.3.– Contribution de la spécificité parasitaire des *Diplectanidae* à la connaissance des hôtes — 291
4.3.4.– Spécificité parasitaire des *Diplectanidae* et biochimie des hôtes — 291
4.3.4.1– Cas des *Dicentrarchus* Gill, 1860 — 291
4.3.4.2– Cas des *Diplodus* Rafinesque, 1810 — 294
4.3.4.3– Cas des *Serranus* Cuvier, 1817 — 298
4.3.5.– Conclusion — 303
4.4.– BIOGEOGRAPHIE DE LA FAMILLE DES *DIPLECTANIDAE* — 305
4.4.1.– Biogéographie des *Diplectanidae* d'eau douce — 305
4.4.2.– Vue d'ensemble sur la biogéographie des *Diplectanidae* marins — 309
4.4.3.– Biogéographie des sous-familles de *Diplectanidae* — 311
4.4.3.1– Biogéographie de la sous-famille des *Diplectaninae* — 311
4.4.3.2– Biogéographie de la sous-famille des *Lamellodiscinae* — 311
4.4.3.3– Biogéographie de la sous-famille des *Rhabdosynochinae* — 314
4.4.3.4– Biogéographie de la sous-famille des *Murraytrematoidinae* — 314

4.4.4.– Biogéographie des genres de *Diplectaninae* marins — 315
4.4.4.1– Biogéographie du genre *Diplectanum* — 315
4.4.4.2– Biogéographie du genre *Cycloplectanum* — 315
4.4.4.3– Biogéographie du genre *Heteroplectanum* — 318
4.4.4.4– Biogéographie du genre *Pseudodiplectanum* — 318
4.4.4.5– Biogéographie du genre *Pseudolamellodiscus* — 318
4.4.4.6– Biogéographie des genres *Latericaecum* et *Monoplectanum* — 318
4.4.5.– Biogéographie des genres de *Lamellodiscinae* — 319
4.4.5.1– Biogéographie du genre *Lamellodiscus* — 319
4.4.5.2– Biogéographie du genre *Calydiscoides* — 319
4.4.5.3– Biogéographie du genre *Protolamellodiscus* — 319
4.4.5.4– Biogéographie des genres *Furnestinia* et *Telegamatrix* — 319
4.4.6.– Biogéographie des genres de *Rhabdosynochinae* et de *Murraytrematoidinae* — 322
4.4.7.– Biogéographie des *Diplectanidae* de la Province Atlanto-méditerranéenne — 322
4.4.8.– Les *Diplectanidae* "marqueurs biologiques" — 322
4.4.9.– Discussion et conclusion — 324

5– PHYLOGENESE ET EVOLUTION DE LA FAMILLE DES *DIPLECTANIDAE* — 329

5.1.– ORIGINE DE LA FAMILLE DES *DIPLECTANIDAE* — 329
5.2.– EVOLUTION AU SEIN DE LA FAMILLE DES *DIPLECTANIDAE* — 333
5.2.1.– Evolution de la sous-famille des *Murraytrematoidinae* — 333
5.2.2.– Evolution de la sous-famille des *Rhabdosynochinae* — 336
5.2.3.– Evolution de la sous-famille des *Lamellodiscinae* — 336
5.2.4.– Evolution de la sous-famille des *Diplectaninae* — 338
5.3. CONCLUSION — 340

CONCLUSION GENERALE — 341

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES — 345

ANNEXE 1: Liste des *Diplectanidae* Bychowsky, 1957 par hôtes — 365

ANNEXE 2: Distribution des *Diplectanidae* Bychowsky, 1957 sur les branchies des hôtes — 383

RESUME — 427

SUMMARY — 431

TABLE DES ILLUSTRATIONS

Fig. 1 – Localisation des zones prospectées sur les côtes de France 26

Fig. 2 – Le Golfe du Lion et les étangs littoraux prospectés 26

Fig. 3 – L'étang de Salses-Leucate (Aude/Pyrénées-Orientales) 27

Fig. 4 – Le Golfe de Gascogne 30

Fig. 5 – Le Bassin d'Arcachon et les Réservoirs à Poissons 31

Fig. 6 – Bloc diagramme montrant la structure des Réservoirs à Poissons 31

Fig. 7 – Situation moyenne de l'isohaline 37‰ en surface dans le Golfe du Lion 34

Fig. 8 – Situation moyenne de l'isohaline 35,8‰ en surface dans le Golfe de Gascogne 34

Fig. 9 – Salinités des étangs littoraux du Languedoc-Roussillon prospectés 36

Fig. 10 – Salinité de l'étang de Salses-Leucate de 1976 à 1979 36

Fig. 11 – Limites des salinités des étangs littoraux du Languedoc-Roussillon prospectés de 1977 à 1979 37

Fig. 12 – Variations mensuelles des teneurs en nitrates minéraux des eaux de surface des étangs littoraux du Languedoc-Roussillon 38

Fig. 13 – Variations mensuelles des teneurs en silicates minéraux des eaux de surface des étangs littoraux du Languedoc-Roussillon 38

Fig. 14 – Variations mensuelles des teneurs en phosphates minéraux des eaux de surface des étangs littoraux du Languedoc-Roussillon 39

Fig. 15 – pluviométrie relevée par les stations météorologiques les plus proches des étangs littoraux du Languedoc-Roussillon 39

Fig. 16 – Modèle de fiche utilisée pour l'étude de la répartition des parasites branchiaux 45

Fig. 17 – Mensurations relevées sur les espèces de *Diplectanidae* 47

Fig. 18 – *Diplectanum aequans*, animal *in toto*. 54

Fig. 19 – Armature du hapteur des sous-familles de *Diplectanidae* 60

Fig. 20 – Armature du hapteur des genres de la sous-famille des *Diplectaninae* 62

Fig. 21 – Pénis des espèces du genre *Diplectanum* du type morphologique à pénis tubulaire long 64

Fig. 22 – Pénis des espèces du genre *Diplectanum* du type morphologique à pénis arqué 66

Fig. 23 – Armature du hapteur de *Diplectanum blairense* 67

Fig. 24 – Pénis des espèces du genre *Diplectanum* du type morphologique à pénis polymorphe 68

Fig. 25 – Pénis des espèces du genre *Diplectanum* du type morphologique à pénis tubulaire court et/ou trapu 69

Fig. 26 – Cirres et sclérifications du vagin des espèces du genre *Diplectanum* du type morphologique à cirre avec bulbe sclérifié tétraloculé 72

Fig. 27 – Armature du hapteur de *Diplectanum hongkongense* 74

Fig. 28 – Pénis des espèces du genre *Diplectanum* du type morphologique à pénis tubulaire long ondulé ou coudé 76

Fig. 29 – Squamodisques des groupes morphologiques du genre *Diplectanum* 84

Fig. 30 – Cirres des espèces du genre *Cycloplectanum* du type morphologique à cirre avec bulbe sclérifié tétraloculé 87

Fig. 31 – Sclérifications du vagin des espèces du genre *Cycloplectanum* du type morphologique à cirre avec bulbe sclérifié tétraloculé 88

Fig. 32 – Cirres des espèces du genre *Cycloplectanum* du type morphologique à cirre polymorphe 91

Fig. 33 – Squamodisques des groupes morphologiques du genre *Cycloplectanum* 93

Fig. 34 – Appareils copulateurs mâles des espèces du genre *Heteroplectanum* 95

Fig. 35 – Squamodisques des groupes morphologiques du genre *Heteroplectanum* 96

Fig. 36 – Pénis des espèces des genres *Latericaecum, Lepidotrema* et *Monoplectanum* 100

Fig. 37 – Pénis des espèces du genre *Pseudodiplectanum* 102

Fig. 38 – Pénis des espèces du genre *Pseudolamellodiscus* 104

Fig. 39 – Armature du hapteur des genres de la sous-famille des *Lamellodiscinae* 108

Fig. 40 – Appareil copulateur mâle des espèces du genre *Lamellodiscus* du type morphologique polymorphe 109

Fig. 41 – Appareil copulateur mâle des espèces du genre *Lamellodiscus* du type morphologique avec pièce bifide ou double 111

Fig. 42 – Appareil copulateur mâle des espèces du genre *Lamellodiscus* du type morphologique en lyre 112

Fig. 43 – Lamellodisques des groupes morphologiques du genre *Lamellodiscus* 118

Fig. 44 – Appareil copulateur mâle des espèces du genre *Calydiscoides* 120

Fig. 45 – Appareil copulateur mâle des espèces des genres *Furnestinia, Protolamellodiscus* et *Telegamatrix* 124

Fig. 46 – Armature du hapteur de la sous-famille des *Rhabdosynochinae* 127

Fig. 47 – Armature du hapteur des genres de la sous-famille des *Murraytrematoidinae* 130

Fig. 48 – Pénis de quelques espèces de la sous-famille des *Murraytrematoidinae* 132

Fig. 49 – *Nasobranchitrema pacificum:* appareil copulateur mâle et armature du hapteur 136

Fig. 50 – Armature du hapteur du genre *Diplectanocotyla* 139

Fig. 51 – *Diplectanum aequans:* jeune individu, vue ventrale 143

Fig. 52 – *Diplectanum aequans:* individu âgé, vue ventrale 143

Fig. 53 – *Diplectanum aequans:* détail des écailles tégumentaires de la face ventrale 145

Fig. 54 – *Diplectanum aequans:* écailles et sclérites tégumentaires de la face ventrale de la zone de transition 145

Fig. 55 – *Diplectanum aequans:* sclérites tégumentaires de la face ventrale 145

Fig. 56 – *Diplectanum aequans:* sclérites tégumentaires de la face ventrale de la région céphalique 145

Fig. 57 – *Diplectanum aequans:* région postérieure d'un individu adulte 145

Fig. 58 – *Diplectanum aequans:* détail des écailles tégumentaires d'un individu adulte 145

Fig. 59 – *Diplectanum aequans:* hapteur en vue frontale 147

Fig. 60 – *Diplectanum aequans:* squamodisque vu de face 147

Fig. 61 – Détail de la région antérieure d'un squamodisque de *Diplectanum aequans* 147

Fig. 62 – Détail des pièces de la région moyenne d'un squamodisque de *Diplectanum aequans* 147

Fig. 63 – Détail des pièces de la région postérieure d'un squamodisque de *Diplectanum aequans* 147

Fig. 64 – *Diplectanum aequans:* vue frontale de la région antérieure 149

Fig. 65 – *Diplectanum aequans:* région antérieure 149

Fig. 66 – *Diplectanum aequans:* face ventrale de la région antérieure 149

Fig. 67 – *Diplectanum aequans:* face ventrale de la région antérieure 149

Fig. 68 – *Diplectanum aequans:* pharynx évaginé 149

Fig. 69 – *Diplectanum aequans:* pharynx évaginé 149

Fig. 70 – *Diplectanum aequans:* récepteurs sensoriels 151
Fig. 71 – *Diplectanum aequans:* détail de deux paires de récepteurs sensoriels 151
Fig. 72 – *Diplectanum aequans:* récepteurs sensoriels doubles 151
Fig. 73 – *Diplectanum aequans:* récepteurs sensoriels multiples 151
Fig. 74 – *Diplectanum aequans:* récepteurs sensoriels 151
Fig. 75 – *Diplectanum aequans:* récepteurs sensoriels simples 151
Fig. 76 – *Diplectanum aculeatum:* individu adulte vue ventrale 155
Fig. 77 – *Diplectanum aculeatum:* hamuli 155
Fig. 78 – *Diplectanum aculeatum:* hapteur
Fig. 79 – *Diplectanum aculeatum:* écailles tégumentaires 155
Fig. 80 – *Diplectanum aculeatum:* squamodisque 155
Fig. 81 – *Diplectanum aculeatum:* région antérieur, face ventrale
Fig. 82 – *Diplectanum aculeatum:* Pharynx évaginé 157
Fig. 83 – *Diplectanum aculeatum:* récepteurs sensoriels ciliés et replis superficiels du tégument 157
Fig. 84 – *Diplectanum aculeatum:* récepteurs sensoriels ciliés et replis superficiels du tégument 157
Fig. 85 – *Diplectanum sciaenae:* individu adulte, face ventrale 159
Fig. 86 – *Diplectanum sciaenae:* squamodisque
Fig. 87 – *Diplectanum sciaenae:* écailles tégumentaires 159
Fig. 88 – *Diplectanum sciaenae:* récepteurs sensoriels ciliés 159
Fig. 89 – *Cycloplectanum beverleyburtonae:* vue ventrale 163
Fig. 90 – *Cycloplectanum beverleyburtonae:* hapteur 163
Fig. 91 – *Cycloplectanum beverleyburtonae:* squamodisque 163
Fig. 92 – *Cycloplectanum beverleyburtonae:* tégument "spongieux" 163
Fig. 93 – *Cycloplectanum beverleyburtonae:* écailles tégumentaires 163
Fig. 94 – *Cycloplectanum beverleyburtonae:* détail des écailles tégumentaires 163
Fig. 95 – *Cycloplectanum beverleyburtonae:* face ventrale 165
Fig. 96 – *Cycloplectanum beverleyburtonae:* récepteur sensoriel cilié simple 165
Fig. 97 – *Cycloplectanum beverleyburtonae:* récepteurs sensoriels ciliés 165
Fig. 98 – *Cycloplectanum beverleyburtonae:* récepteur sensoriel avec une "paire" de cils 165
Fig. 99 – *Cycloplectanum echinophallus:* vue ventrale 167
Fig. 100 – *Cycloplectanum echinophallus:* squamodisque 167
Fig. 101 – *Cycloplectanum echinophallus:* écailles tégumentaires 167
Fig. 102 – *Cycloplectanum echinophallus:* récepteur sensoriel cilié simple 167
Fig. 103 – *Furnestinia echeneis:* face ventrale 169
Fig. 104 – *Furnestinia echeneis:* face ventrale avec les ouverture génitales 169
Fig. 105 – *Furnestinia echeneis:* individu vu de profil 169
Fig. 106 – *Furnestinia echeneis:* lamellodisque 169
Fig. 107 – *Furnestinia echeneis:* replis tégumentaires et récepteurs sensoriels 169
Fig. 108 – *Furnestinia echeneis:* tégument et récepteur sensoriel cilié 169
Fig. 109 – Protandrie chez *Diplectanum aculeatum:* jeune individu en fin de "stade mâle" 176

Fig. 110 – Protandrie chez *Diplectanum aequans:* individu âgé au "stade femelle" 176

Fig. 111 – Pseudospermatophores de *Diplectaninae* 179

Fig. 112 – Formation d'un pseudospermatophore chez *Diplectanum aequans* 181

Fig. 113 – Début de l'émission d'un pseudospermatophore chez *Diplectanum aculeatum* 183

Fig. 114 – Emission d'un pseudospermatophore chez *Diplectanum aculeatum* 183

Fig. 115 – Oeufs de *Diplectanidae (Diplectaninae)* 186

Fig. 116 – Oeufs de *Diplectanidae (Lamellodiscinae)* 187

Tab. 1 – Diminution de la ponte chez *Diplectanum aequans* 189

Tab. 2 – Production d'oeufs normaux et d'oeufs malformés par trois *Diplectanidae* 189

Fig. 117 – Rétention des oeufs chez les *Diplectanidae* 191

Fig. 118 – Oncomiracidiums de *Diplectanidae* avant l'éclosion 194

Fig. 119 – Oncomiracidium de *Furnestinia echeneis* 199

Fig. 120 – Oncomiracidium de *Diplectanum aequans* 199

Fig. 121 – Hapteur de l'oncomiracidium de *Diplectanum aequans* 200

Fig. 122 – Sensilles et cellules ciliées des oncomiracidiums de *Diplectanum aequans* et de *Furnestinia echeneis* d'après une imprégnation argentique 200

Fig. 123 – Oncomiracidium de *Diplectanum aequans* 203

Fig. 124 – Oncomiracidium de *Diplectanum aequans* 203

Fig. 125 – Hapteur de l'oncomiracidium de *Diplectanum aequans* 203

Fig. 126 – Récepteurs sensoriels de la face dorsale de l'oncomiracidium de *Diplectanum aequans* 203

Fig. 127 – Oncomiracidium de *Diplectanum aequans* perdant la ciliature 205

Fig. 128 – Cellules ciliées de la zone antérieure d'un oncomiracidium de *Diplectanum aequans* 205

Fig. 129 – Cellules ciliées de la zone postérieure d'un oncomiracidium de *Diplectanum aequans* 205

Fig. 130 – Cellules ciliées de la zone pleurale d'un oncomiracidium de *Diplectanum aequans* 205

Fig. 131 – Région antérieure d'un oncomiracidium de *Diplectanum aequans* 205

Tab. 3 – Apparition des parasites branchiaux chez *Sparus auratus* et *Dicentrarchus labrax* dans les étangs littoraux du Languedoc-Roussillon 211

Tab. 4 – Résultats des infestations expérimentales de *Dicentrarchus labrax* par *Diplectanum aequans* 211

Fig. 132 – Développement post-larvaire de *Diplectanum aequans* 213

Fig. 133 – *Diplectanum aequans:* système osmorégulateur d'une post-larve à vingt "paires" de protonéphridies 215

Fig. 134 – *Diplectanum aequans:* système osmorégulateur de la partie antérieure du corps d'un jeune individu 215

Fig. 135 – Allométrie de croissance chez *Diplectanum aequans* 216

Fig. 136 – Deux stades du développement des pièces de l'armature du hapteur de *Cycloplectanum* sp. parasite d'*Epinephelus guaza* 218

Fig. 137 – Post-larve de *Lamellodiscus* sp. parasite de *Pagellus acarne* 218

Fig. 138 – Développement post-larvaire de *Lamellodiscus elegans* 219

Tab. 5 – Nombre et disposition des taches oculaires chez les espèces du genre *Diplectanum* 221

Fig. 139 – Pénis tératologiques de quelques espèces de *Diplectanidae* 223

Fig. 140 – Pénis tératologiques de quelques spécimens de *Diplectanum aequans* 224

Fig. 141 – Hapteur de *Protolamellodiscus serranelli* avec une armature tératologique 225

Fig. 142 – Hapteur de *Protolamellodiscus raibauti* avec des lamellodisques tératologiques 225

Fig. 143 – Barres transversales médianes du hapteur atypiques ou tératologiques de quelques espèces du genre *Diplectanum* 226

Fig. 144 – Barres transversales latérales du hapteur atypiques ou tératologiques de quelques espèces de *Diplectanidae* 227

Fig. 145 – Hapteur tératologique d'un jeune *Diplectanum aequans* avec quatre barres transversales latérales 227

Fig. 146 – Filament branchial de *Dicentrarchus labrax* 231

Fig. 147 – *Diplectanum aequans* fixé entre deux lamelles branchiales 231

Fig. 148 – *Diplectanum aequans* fixé entre deux lamelles branchiales 231

Fig. 149 – Coupe histologique de *Diplectanum aequans* fixé entre deux lamelles branchiales de *Dicentrarchus labrax* 231

Fig. 150 – Coupe histologique du hapteur de *Diplectanum aequans* fixé sur un filament branchial de *Dicentrarchus labrax* 231

Fig. 151 – Coupe histologique du hapteur de *Diplectanum aequans* fixé sur un filament branchial de *Dicentrarchus labrax* 231

Fig. 152 – Musculature du hapteur de *Diplectanum aculeatum* 233

Fig. 153 – *Diplectanum aequans* fixé sur un filament branchial de *Dicentrarchus labrax* 237

Fig. 154 – Bourrelet réactionnel développé sur un filament branchial de *Dicentrarchus labrax* autour du point de fixation de *Diplectanum aequans* 237

Fig. 155 – Cicatrice laissée par *Diplectanum aequans* sur un filament branchial de *Dicentrarchus labrax* 237

Fig. 156 – Cicatrice laissée par *Diplectanum aequans* sur un filament branchial de *Dicentrarchus labrax* 237

Fig. 157 – Coupe transversale d'un filament branchial de *Dicentrarchus labrax* avec un *Diplectanum aequans* fixé 239

Fig. 158 – Coupe transversale d'un filament branchial de *Dicentrarchus labrax* avec un *Diplectanum aequans* fixé 239

Fig. 159 – Coupe longitudinale d'un filament branchial de *Dicentrarchus labrax* avec deux *Diplectanum aequans* fixés 239

Fig. 160 – Coupe longitudinale d'un filament branchial de *Dicentrarchus labrax* avec un *Diplectanum aequans* fixé 239

Fig. 161 – Eclosion des oncomiracidiums de *Furnestinia echeneis* en photopériode normale et éclairement naturel en automne 244

Fig. 162 – Eclosion des oncomiracidiums de *Diplectanum aequans* en photopéride normale et éclairement naturel en automne 246

Fig. 163 – Eclosions des oncomiracidiums de *Diplectanum aequans* en photopériode inversée et éclairement artificiel en automne 248

Fig. 164 – Eclosion des oncomiracidiums de *Furnestinia echeneis* en photopériode inversée et éclairement artificiel en automne 249

Fig. 165 – Eclosion des oncomiracidiums de *Diplectanum aequans* en photopériode inversée 250

Fig. 166 – Eclosion des oncomiracidiums de *Diplectanum aequans* en photopériode inversée et éclairement artificiel en automne 251

Fig. 167 – Eclosion des oncomiracidiums de *Diplectanum aequans* en photopériode normale et éclairement artificiel en hiver 252

Fig. 168 – Eclosion des oncomiracidiums de *Diplectanum aequans* en éclairement continu en hiver 254

Fig. 169 – Eclosion des oncomiracidiums de deux Monogènes parasites de *Sparus auratus*, *Furnestinia echeneis* et *Microcotyle chrysophrii*, en photopériode normale et éclairement naturel en automne 255

Tab. 6 – Prévalence et intensité moyenne de *Diplectanum aequans* chez *Dicentrarchus labrax* de la classe 0^+ dans deux stations de l'étang de Salses 258

Tab. 7 – Prévalence et intensité moyenne de *Diplectanum aequans* chez *Dicentrarchus labrax* dans l'étang de Canet 258

Fig. 170 – Prévalence et intensité moyenne mensuelles de *Diplectanum aequans* chez *Dicentrarchus labrax* dans les étangs de Salses et de Canet 260

Fig. 171 – Prévalence et intensité moyenne saisonnières de *Diplectanum aequans* chez *Dicentrarchus labrax* dans les étangs de Salses et de Canet 261

Tab. 8 – Estimation de la production d'oeufs et d'oncomiracidiums par la population de *Diplectanum aequans* parasite de *Dicentrarchus labrax* dans l'étang de Canet 262

Tab. 9 – Prévalence et intensité moyenne de *Furnestinia echeneis* chez *Sparus auratus* dans les étangs littoraux du Languedoc-Roussillon 262

Fig. 172 – Prévalence et intensité moyenne de *Furnestinia echeneis* chez *Sparus auratus* dans les étangs des Eaux-Blanches et de Salses-Leucate 264

Fig. 173 – Variations annuelles de la prévalence et de l'intensité moyenne de *Furnestinia echeneis* chez *Sparus auratus* dans les étangs de Salses et du Paurel 266

Fig. 174 – Variations annuelles de la prévalence et de l'intensité moyenne de *Microcotyle chrysophrii* chez *Sparus auratus* dans les étangs de Salses et du Paurel 267

Fig. 175 – Variations des prévalences de *Furnestinia echeneis* et de *Microcotyle chrysophrii* dans l'étang de Salses-Leucate 269

Fig. 176 – Variations des prévalences de *Furnestinia echeneis* et *Microcotyle chrysophrii* et de la salinité moyenne annuelle de l'étang de Salses-Leucate 269

Tab. 10 – *Pluralites* congénériques simultanées observées dans la famille des *Diplectanidae* 274-275

Fig. 177 – Distribution de *Diplectanum banyulense* et *Diplectanum labourgi* chez *Umbrina canariensis (Sciaenidae)* dans le Golfe de Gascogne 277

Fig. 178 – Evolution de la dominance de *Diplectanum banyulense* et *Diplectanum labourgi* chez *Umbrina canariensis (Sciaenidae)* dans le Golfe de Gascogne 278

Fig. 179 – Evolution du parasitisme par *Diplectanum banyulense* et *Diplectanum labourgi* chez *Umbrina canariensis (Sciaenidae)* dans le Golfe de Gascogne 279

Tab. 11 – Distribution zoologique des genres de *Diplectanidae* chez les Poissons Téléostéens 287

Tab. 12 – Distribution zoologique de la famille des *Diplectanidae* chez les Poissons Téléostéens 288

Tab. 13 – Prévalence des Monogènes et des Copépodes branchiaux chez les Poissons du genre *Dicentrarchus (Moronidae)* dans le Golfe de Gascogne 292

Tab. 14 – Intensité moyenne des parasites branchiaux chez les *Dicentrarchus (Moronidae)* du Golfe de Gascogne292

Fig. 180 – Enregistement photométrique d'une électrophorèse des protéines sériques de *Dicentrarchus labrax* et de *Dicentrarchus punctatus* 293

Fig. 181 – Enregistrement photométrique d'une électrophorèse des protéines du cristallin de *Dicentrarchus labrax* et de *Dicentrarchus punctatus* 293

Tab. 15 – Spectre parasitaire des *Lamellodiscus* chez quelques *Sparidae* et *Centracanthidae* du Golfe du Lion 295

Tab. 16 – Spectre parasitaire des *Microcotylidae* chez quelques *Sparidae* du golfe du Lion 295

Fig. 182 – Phylogénie et parasitisme par les *Lamellodiscus* dans le genre *Diplodus (Sparidae)* 296

Fig. 183 – Enregistrements photométriques d'électrophorèses des protéines du cristallin de quelques *Sparidae* du Golfe du Lion 297

Fig. 184 – Comparaison de la prévalence de *Protolamellodiscus Serranelli* chez les *Serranus (Serranidae)* de la Côte Vermeille 299

Fig. 185 – Prévalence saisonnière de *Protolamellodiscus serranelli* chez les *Serranus (Serranidae)* de la Côte Vermeille 300

Tab. 17 – Prévalences saisonnière et totale de *Protolamellodiscus serranelli* chez les *Serranus (Serranidae)* de la Côte Vermeille 301

Fig. 186 – Enregistrements photométriques d'électrophorèses de protéines du cristallin de *Serranus cabrilla (Serranidae)* 302

Fig. 187 – Délimitation des Provinces biogéographiques marines littorales 306

Fig. 188 – Délimitation de la Province Atlanto-Méditerranéenne 307

Fig. 189 – Isothermes de surface dans les mers et les océans du globe 307

Tab. 18 – Distribution biogéographique des *Diplectanidae* parasites de poissons d'eau douce 308

Tab. 19 – Distribution biogéographique des *Diplectanidae* parasites de poissons marins et d'eau saumâtre 310

Fig. 190 – Distribution géographique de la famille des *Diplectanidae* 312

Fig. 191 – Distribution géographique de la sous-famille des *Diplectaninae* 312

Fig. 192 – Distribution géographique de la sous-famille des *Lamellodiscinae* 313

Fig. 193 – Localisation géographique de la sous-famille des *Rhabdosynochinae* et distribution géographique de la sous-famille des *Murraytrematoidinae* 313

Fig. 194 – Distribution géographique du genre *Diplectanum* 316

Fig. 195 – Distribution géographique du genre *Cycloplectanum* 316

Fig. 196 – Distribution géographique des genres *Heteroplectanum, Pseudodiplectanum, Pseudolamellodiscus, Latericaecum* et *Monoplectanum* 317

Fig. 197 – Distribution géographique du genre *Lamellodiscus* 317

Fig. 198 – Distribution géographique des genres *Calydiscoides* et *Protolamellodiscus* 320

Fig. 199 – Distribution géographique des genres *Furnestinia* et *Telegramatrix* 320

Fig. 200 – Distribution géographique des genres *Murraytrematoides* et *Murraytrema* 321

Fig. 201 – Distribution géographique du genre *Lobotrema* 321

Tab. 20 – Distribution biogéographiqe des *Diplectanidae* de la Province Atlanto-Méditerranéenne 323

Tab. 21 – Spectre parasitaire d'*Umbrina cirrosa* et *Argyrosomus regius* dans le Golfe de Gascogne (Atlantique oriental) et dans la lagune de Bardawil (Méditerranée orientale) 323

Fig. 202 – Distribution des espèces du genre *Lamellodiscus* et des hôtes du genre *Acanthopagrus* sur les côtes d'Australie 326

Fig. 203 – Essai de construction d'unephylogenèse du sous-ordre des *Diplectaninea* 331

Fig. 204 – Essai de construction d'une phylogenèse de la famille des *Diplectanidae* 334

Fig. 205 – Morphocline que l'on peut établir au sein de la sous-famille des *Murraytrematoidinae* 335

Fig. 206 – Morphocline que l'on peut établir au sein de la sous-famille des *Lamellodiscinae* 337

Fig. 207 – Morphocline que l'on peut établir au sein de la sous-famille des *Diplectaninae* 339

INTRODUCTION

Les *Diplectanidae* Bychowsky, 1957 sont de petits Monogènes *Monopisthocotylea* parasites des branchies de poissons. Leur taille ne dépasse guère un millimètre de longueur chez la plupart des espèces.

Longtemps délaissés, leur étude connait, depuis une vingtaine d'années un regain d'intérêt que l'on peut mettre en relation d'une part avec l'apparition de méthodes d'observation plus fines, telles que la microscopie électronique à balayage et à transmission, d'autre part avec le développement de l'aquaculture, les *Diplectanidae* étant en effet susceptibles d'avoir une action pathogène sur les poissons d'intérêt économique.

Les côtes françaises des golfes de Gascogne et du Lion offrent, en raison du chapelet de lagunes littorales aux caractéristiques connues, un champ privilégié pour l'étude de ces espèces parasites. La présentation de ces différents milieux et les méthodes utilisées font l'objet de la première partie de ce travail.

Les éléments de la systématique moderne des *Diplectanidae* ont été posés par BYCHOWSKY (1957) qui s'est particulièrement attaché à la connaissance du développement post-larvaire des Monogènes en général, PALING (1966 a et b) a introduit une dimension écologique à l'étude de cette famille.

L'ensemble des espèces de la famille des *Diplectanidae* présentes dans les sites prospectés a été répertorié et étudié au point de vue taxinomique. L'examen de tous les types disponibles dans les différentes Collections a été très utile. Ce travail nous a finalement conduit à une révision critique de la systématique de cette famille présentée dans la deuxième partie. Cette révision critique concerne les espèces que nous avons pu examiner. Pour les autres espèces, les données de la littérature que nous avons analysées sont parfois insuffisantes.

La troisième partie est consacrée à l'étude approfondie de la morpho-anatomie. L'exploration du tégument de différentes espèces, réalisée au microscope électronique à balayage, a permis de préciser la morphologie des structures superficielles et d'en découvrir de nouvelles. Chez les oncomiracidiums ces structures superficielles étaient seulement connues par les imprégnations au nitrate d'argent.

Lorsque les conditions matérielles le permettaient, nous avons étudié divers aspects de la vie des *Diplectanidae*: la reproduction, l'installation des oncomiracidiums sur l'hôte, le développement post-larvaire, la fixation, l'action pathogène exercée sur l'hôte.

La quatrième partie concerne l'influence des principaux facteurs écologiques sur la biologie des *Diplectanidae*: rôle de la lumière dans l'éclosion des oncomiracidiums, localisation des adultes sur les branchies des hôtes, parasitisme congénérique. La connaissance de l'ensemble de la famille nous a donné la possibilité d'approfondir l'étude de la spécificité parasitaire et de la biogéographie.

La dernière partie constitue un essai de systématique évolutive de la famille des *Diplectanidae*.

Première partie

CADRE GEOGRAPHIQUE, MATERIEL ET TECHNIQUES

1.1- ESQUISSE GEOGRAPHIQUE DES SITES PROSPECTES

Les observations que nous présentons ici sont le résultat des recherches que nous avons effectuées sur les côtes de France: en Méditerranée (Golfe du Lion, étangs littoraux du Languedoc-Roussillon), en Atlantique (Golfe de Gascogne, Bassin d'Arcachon) et dans la Manche (Baie de Morlaix) (fig. 1).

Une partie des recherches a été réalisée sur place: au Laboratoire Arago à Banyuls-sur-Mer (Pyrénées-Orientales), à la Station de Biologie marine et lagunaire de Sète (Hérault), au Musée de la Mer à Biarritz (Pyrénes-Atlantiques), à l'Institut de Biologie marine à Arcachon (Gironde), à la Station Biologique de Roscoff (Finistère).

Quelques observations ont été effectuées sur des spécimens provenant de Méditerranée orientale (côte d'Israël, lagune de Bardawil), de Mer Rouge (Golfe d'Aqaba, Golfe de Suez), de l'Océan Indien (côte du Kenya, côtes de Madagascar) et de l'Océan Pacifique (Récif de la Grande Barrière).

1.1.1.- **MILIEUX MEDITERRANEENS**

1.1.1.1- GOLFE DU LION (fig. 2)

Les zones prospectées dans le Golfe du Lion correspondent aux zones de pêche des chalutiers des ports de Sète et de Port-Vendres. La zone de pêche des chalutiers de Sète s'étend de Valras au Grau-du-Roi, celle des chalutiers de Port-Vendres s'étend de Port-la-Nouvelle à Cerbère. Dans cette dernière zone, le chalutage dans la *Réserve Naturelle marine de Cerbère-Banyuls* a été assuré par les chalutiers du Laboratoire Arago.

Les "petits métiers" utilisant le filet maillant s'écartent peu de leur port d'attache. Dans la région de Sète l'étude a porté essentiellement sur le *Roc des Aresquiers* au large de Frontignan et sur la plage entre Sète et Agde où se pratique, en été, la pêche à la "traîne" (senne de plage). Sur la côte du Roussillon les poissons étudiés ont été capturés sur le *Roc de Saint-Cyprien*, dans la région du *Cap Béar* et dans la *Réserve Naturelle marine de Cerbère-Banyuls*.

1.1.1.2- ETANGS LITTORAUX DU LANGUEDOC-ROUSSILLON (fig. 2 et 3)

Cinq étangs littoraux du Languedoc-Roussillon ont été prospectés.

1.1.1.2.1- **Etang de Canet** (fig. 2)

L'étang de Canet ou de Saint-Nazaire (Pyrénées-Orientales) est situé à une dizaine de kilomètres à l'est de Perpignan. Il couvre environ 500ha et sa profondeur maxima est de l'ordre de 0,80m.

Les apports d'eau douce proviennent de deux cours d'eau permanents: l'*Agouille de la Mer* et *La Fosseille*, et d'un cours d'eau temporaire: le *Réart*..

Les communications avec la mer se font par le *Grau de la Basse*. Ces communications intermittentes ont été rendues difficiles par la construction du pont du C.D. 11 vers 1955, puis par la construction de deux digues en mer en 1974 et en 1980.

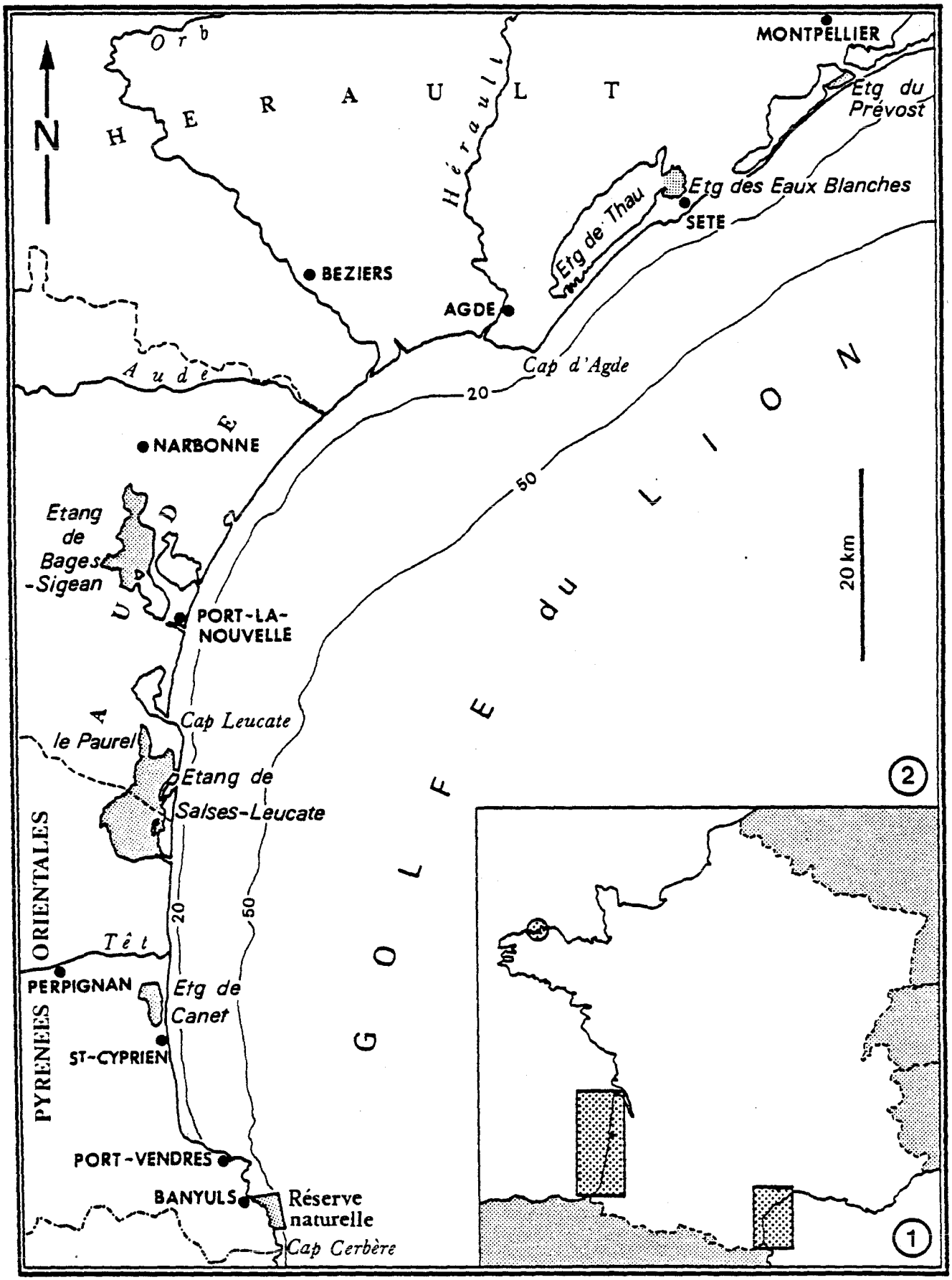


Fig. 1 - Localisation des zones prospectées sur les côtes de France.
Fig. 2 - Le Golfe du Lion et les étangs littoraux prospectés.

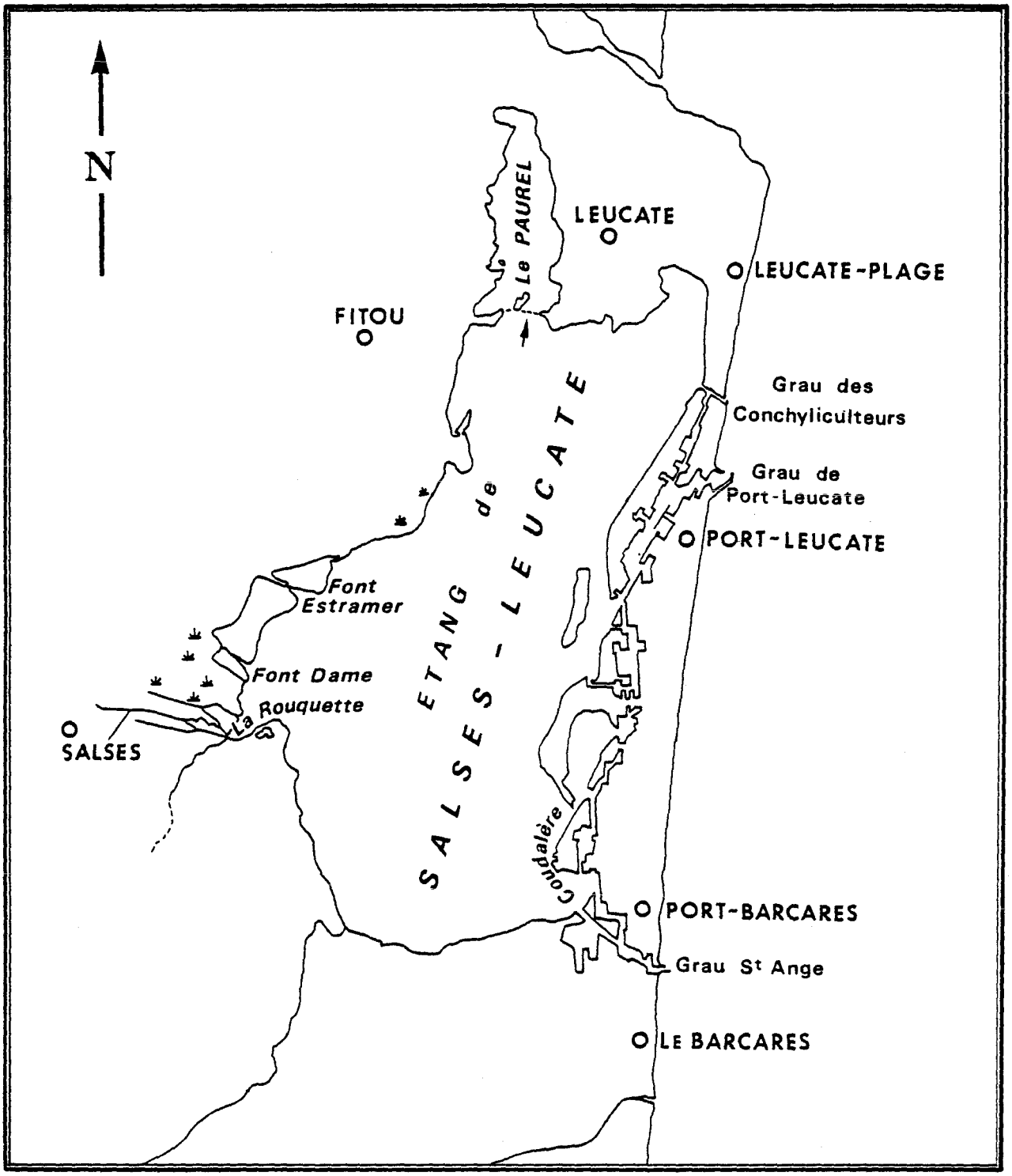


Fig. 3 - L'étang de Salses-Leucate (Aude/Pyrénées-Orientales). La flèche indique l'emplacement du barrage de filets fermant l'anse du Paurel.

1.1.1.2.2- **Etang de Salses-Leucate** (fig. 2 et 3)

L'étang de Salses-Leucate (Aude et Pyrénées-Orientales) se situe à une quinzaine de kilomètres au nord-est de Perpignan. Il s'étend de part et d'autre de la limite des départements de l'Aude et des Pyrénées-Orientales, marquée par une ligne de hauts fonds séparant deux bassins: Bassin de Leucate nord et bassin de Salses au sud. Au pied du plateau de Leucate, et prolongeant vers le nord la rive ouest de l'étang, se situe l'anse du *Paurel*, séparée du reste de l'étang par un seuil jalonné par les îlots des Sidrières. La superficie totale de cet étang est de 5.300ha; la profondeur maxima était de 3,60m avant les travaux réalisés depuis 1964 dans le cadre de l'*Aménagement touristique du Littoral Languedoc-Roussillon*; ces travaux ont eu pour conséquence une augmentation de la profondeur en un certain nombre de points.

Les apports d'eau douce permanents proviennent essentiellement des résurgences situées sur la rive ouest (5-10m^3/s) dont les plus importantes sont celles de *Font Estramer* (3,5m^3/s) et de *Font-Dame* (2,3m^3/s).

L'étang de Salses-Leucate communiquait avec la mer par deux graus intermittents: le *Grau Saint-Ange* au sud et le *Grau de Leucate* au nord. Dans le cadre de l'aménagement touristique du littoral ces deux graus ont été mis en communication permanente avec la mer, le premier en 1965 et le second vers 1967. Le creusement de Port-Leucate a créé une troisième communication directe avec la mer en 1969. Cette amélioration des communications avec la mer a entraîné une augmentation de la salinité de l'étang. Les conséquences biologiques et écologiques de cette augmentation de la salinité et de l'anthropisation de l'étang ne peuvent pas encore être évaluées.

1.1.1.2.3- **Etang de Bages** (fig. 2)

L'étang de Bages constitue la partie nord (3.400ha) du complexe lagunaire de Bages-Sigean (Aude) dont les 5.200ha s'étendent de Port-la-Nouvelle au sud, jusqu'aux abords de Narbonne au nord. La profondeur maxima est de 2,60m.

Les apports d'eau douce proviennent de *La Berre* au sud-ouest, le *canal de la Robine* à l'est et plusieurs petits ruisseaux.

Cet étang de "deuxième ligne" communique indirectement avec la mer par l'intermédiaire de l'étang de Sigean, lui-même relié à la Méditerranée par le canal de Port-la-Nouvelle équipé de vannes.

1.1.1.2.4- **Etang des Eaux-Blanches** (fig. 2)

L'étang des Eaux-Blanches couvre 600ha. Il constitue le bassin est de l'étang de Thau dont il est séparé par un détroit, délimité par la *Pointe de Balaruc* et la *Pointe du Barrou*, au milieu duquel se trouve le *Rocher de Roquerols*. La profondeur est de 5 à 6m, mais il est traversé par un chenal dragué à 9m.

Les apports d'eau douce proviennent du *canal des Etangs*, du rejet des eaux thermales de Balaruc-les-Bains et de la source d'*Enversac* qui filtre sous la route de Sète à Balaruc.

Les communications avec la mer se font par les canaux de Sète.

1.1.1.2.5- **Etang du Prévost** (fig. 2)

L'étang du Prévost (Hérault) est situé à une dizaine de kilomètres au sud de Montpellier. Il couvre 380ha. Sa configuration actuelle provient du creusement du *canal du Rhône à Sète*, de l'endiguement de l'embouchure du *Lez* et de la formation d'un isthme naturel entre l'*île de Maguelone* et le cordon littoral. La profondeur maxima est de 1m.

Cet étang est en relation avec le *canal du Rhône à Sète* et le *canal de Palavas*. Depuis 1966 un grau artificiel permanent le met directement en communications avec la mer.

1.1.2.- MILIEUX ATLANTIQUES

1.1.2.1- GOLFE DE GASCOGNE (fig. 4)

La zone étudiée dans le Golfe de Gascogne correspond à la zone de pêche des chalutiers d'Arcachon qui s'étend de Capbreton, au sud, jusqu'au phare d'Hourtin, au nord.

Du matériel provenant de la baie de Saint-Jean-de-Luz (plage de la Socoa) a été étudié au *Musée de la Mer* à Biarritz.

1.1.2.2- MILIEUX LAGUNAIRES

1.1.2.2.1- **Bassin d'Arcachon** (fig. 5)

Le Bassin d'Arcachon (Gironde) dessine un triangle de 18km de côté environ et couvre 155km^2. A marée haute, seule l'*Ile aux Oiseaux* émerge. Aux fortes marées basses, 40km^2 seulement restent sous les eaux. En vive eau les trois-quarts du Bassin sont successivement couverts et découverts et 130 à 170 millions de mètres cubes d'eau, selon l'importance des marées, entrent avec le flot ou s'écoulent avec le jusant. Les plus grands fonds n'excèdent pas 20m.

Les apports d'eau douce proviennent pour la plus grande partie de l'*Eyre* à l'est et du *Courant de Lège* au nord.

1.1.2.2.2- **Réservoirs à Poissons de Certes et du Teich** (fig. 5 et 6)

Les *Réservoirs à Poissons* sont situés à l'est du Bassin d'Arcachon, entre le Teich (Ile de Malprat) et Audenge (*Domaine de Certes*), et au nord dans la région d'Arés. Ils couvrent 800ha environ.

L'étude hydrologique et biologique de ces milieux assez particuliers a fait l'objet de plusieurs publications (AMANIEU, 1967; LABOURG, 1976).

Construits au XVIIe siècle, ces réservoirs constituaient à l'origine des marais salants dont le personnel exploitait la population de Muges qui y pénétrait et prospérait spontanément. Progressivement l'exploitation du sel a été abandonnée au profit de l'élevage des poissons.

1.1.3.- MILIEUX DE LA MANCHE

Un séjour à la Station Biologique de Roscoff nous a permis d'étudier des poissons provenant de la Baie de Morlaix.

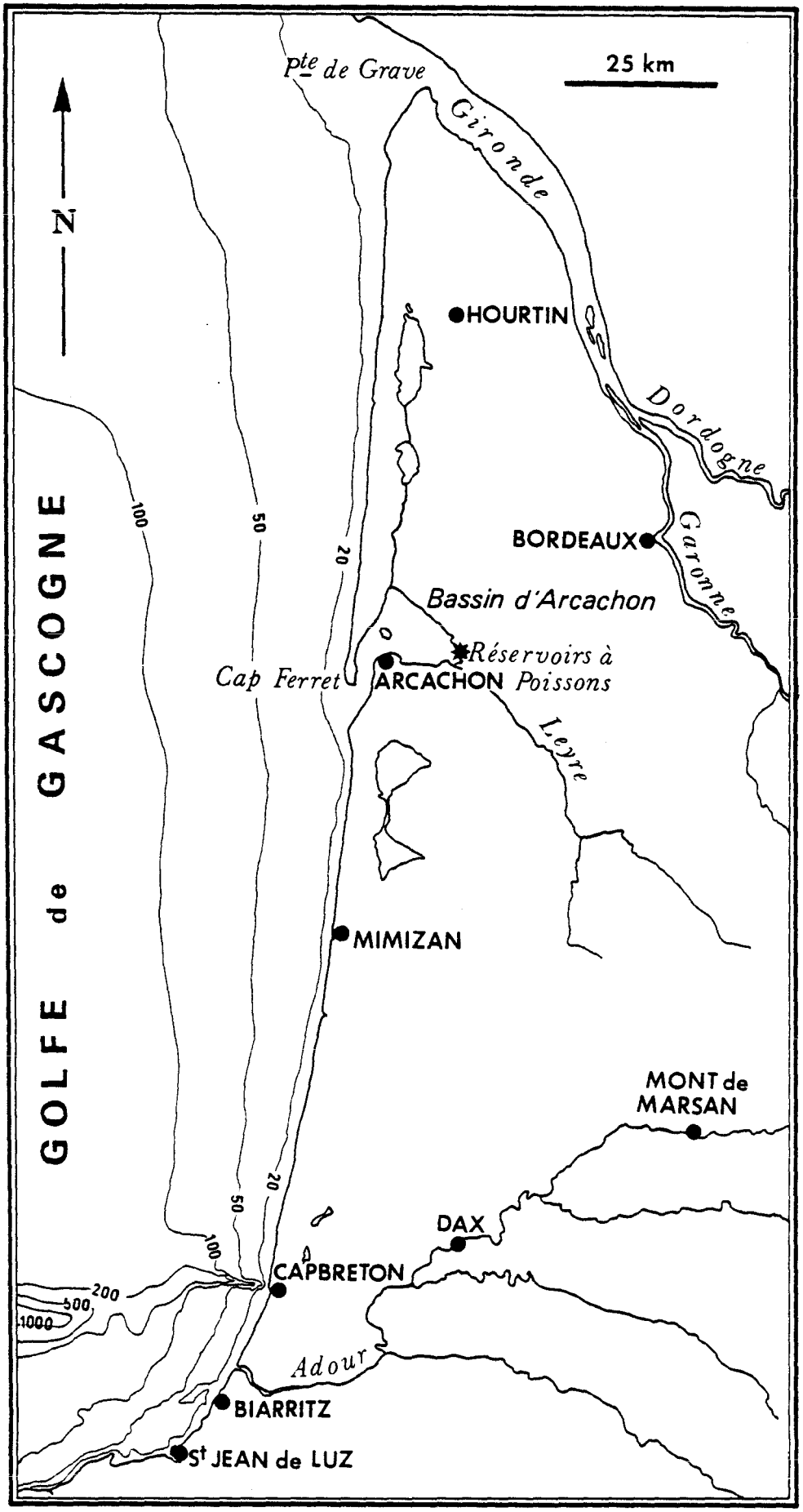


Fig. 4 - Le Golfe de Gascogne.

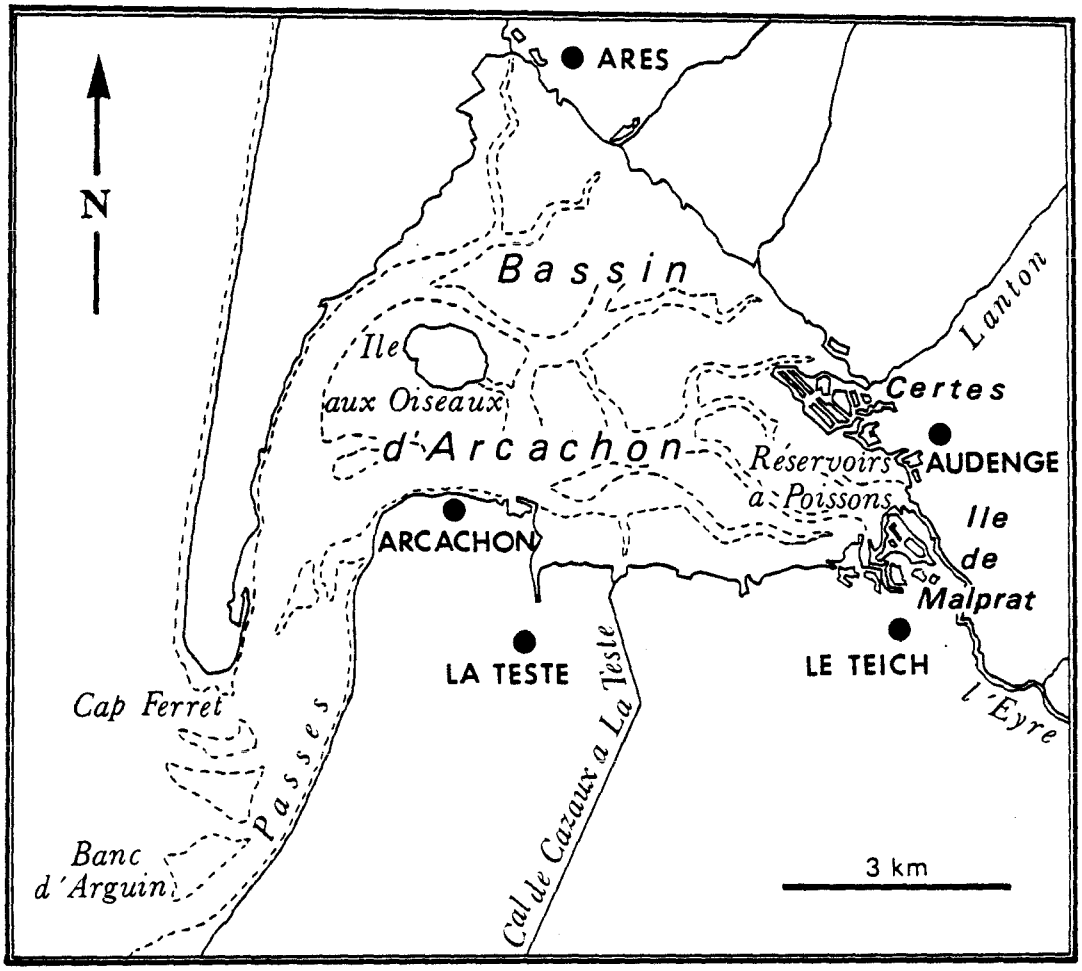


Fig. 5 - Le Bassin d'Arcachon et les *Réservoirs à Poissons* (en tirets : limite de la basse mer).

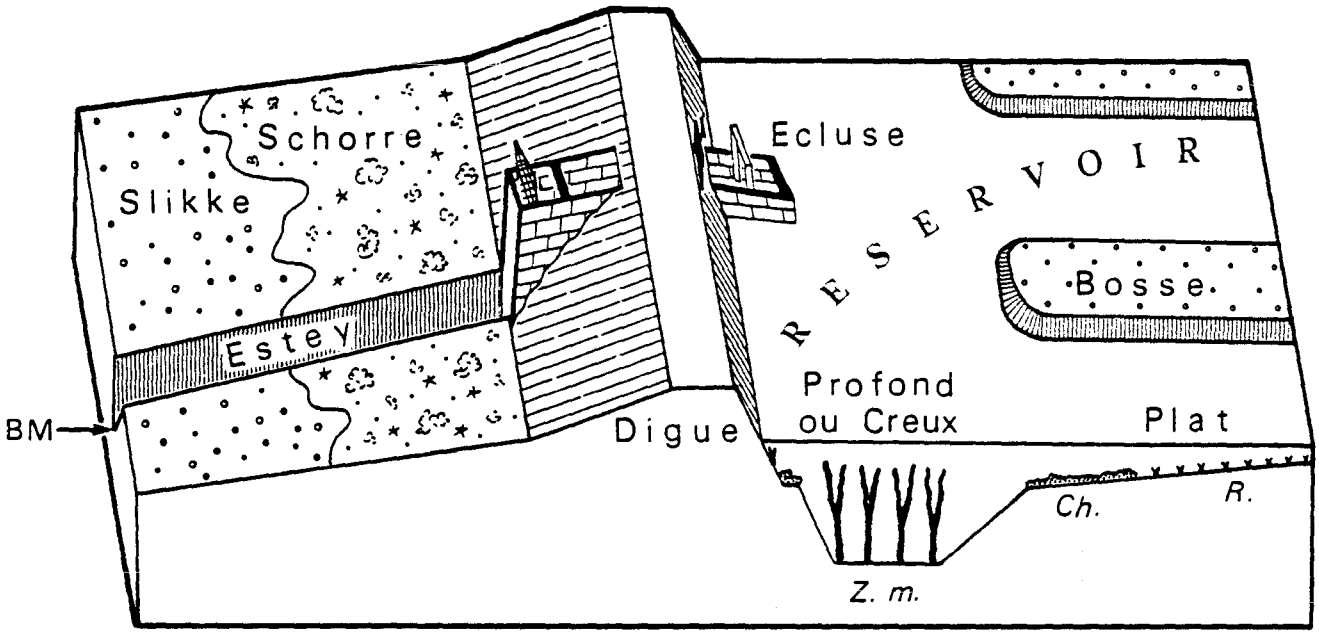


Fig. 6 - Bloc diagramme montrant la structure des *Réservoirs à Poissons*. - BM : niveau de basse mer ; *Ch : Chaetomorpha ; R : Ruppia cirrhosa ; Z.m. : Zostera marina* (d'après LABOURG, 1972, inédit).

1.2- CARACTERISTIQUES HYDROGRAPHIQUES DES STATIONS PROSPECTEES: TEMPERATURE, pH ET SALINITE

Les apports d'eau douce, l'amplitude des marées, l'insolation, les vents dominants, induisent dans les zones côtières des variations saisonnières, ou mêmes journalières, de température et de salinité. Dans les étangs littoraux, la température et la salinité, plus ou moins stables, sont, de plus, largement fonction de la profondeur, du degré d'isolement par rapport au milieu marin et de la pluviométrie.

1.2.1.- MILIEUX MARINS

1.2.1.1- GOLFE DU LION

1.2.1.1.1- Température

> *"Le Golfe du Lion constitue une des régions les plus froides du bassin méditerranéen (...)*
>
> *Le Rhône et les différents fleuves du Languedoc-Roussillon font du Golfe du Lion une importante aire de dilution.*
>
> *Ces caractéristiques météorologiques maintiennent la température superficielle de l'eau à des valeurs inférieures à celles du reste du bassin occidental. Les valeurs extrêmes sont atteintes au fond du Golfe"*(JACQUES *et al.*, 1969).

Ces auteurs décrivent un cycle annuel en quatre phases:
– une phase de réchauffement à partir de mars (de 11,5°C à 15,5° fin mai et jusqu' à 22°C mi-juillet), stable d'une année à l'autre;
– une période de maximum thermique de juillet à septembre, dont les caractéristiques diffèrent d'une année à l'autre (entre 20,5°C et 23,6°C);
– une phase de refroidissement pendant laquelle la température décroit (18,5°C en octobre et jusquà 13,5°C en décembre);
– une période de minimum thermique avec une température minimale voisine de 10°C.

L'été constitue une phase hétérogène pendant laquelle la différence de température entre le fond et la surface est supérieure à 5°C. Pendant la phase homogène hivernale la différence de température entre le fond et la surface est inférieure à 1°C. Cette différence est comprise entre 1°C et 5°C pendant les phases intermédiaires du printemps et de l'automne.

1.2.1.1.2- pH

Dans la région de Banyuls-sur-Mer le pH reste assez stable, voisin de 8 à 8,2.

1.2.1.1.3- Salinité

La salinité des eaux de surface du Golfe du Lion est sous la dépendance étroite des apports fluviaux parmi lesquels le Rhône joue un rôle primordial (BOUGIS *et al.*, 1956; FURNESTIN, 1960, THIRIOT, 1966; TOURNIER, 1967 et 1969; ALLAIN et FURNESTIN, 1969; PANOUSE *et al.*, 1975). Toutefois la situation hydrologique du Golfe du Lion varie d'une année à l'autre. Ces variations peuvent être dues aux fluctuations des apports fluviaux, mais aussi à l'extension du courant liguro-provençal (ALLAIN et FURNESTIN, 1969).

D'après les travaux cités ci-dessus, la région de Banyuls-sur-Mer est plus salée (36,7 à 38,3‰) que la région de Sète (34 à 37,4‰).

En prenant l'isohaline de 37‰ comme référence, TOURNIER (1969) montre qu'en hiver, lorsque le débit du Rhône est généralement maximum, l'eau diluée d'influence fluviale occupe parallèlement à la côte une bande importante dont la largeur diminue le long de la côte du Roussillon. Au printemps, les eaux diluées s'avancent devant la Camargue, mais reculent sur la côte du Languedoc et surtout du Roussillon. En été, les salinités inférieures à 37‰ existent sur la côte audoise où elles sont très réduites, elles sont encore importantes devant la Camargue et s'étendent jusque dans la région de Sète. En automne, on note une faible extension sur les côtes de l'Aude ainsi que dans la région de Sète et une importante régression devant la Camargue (fig. 7).

1.2.1.2- GOLFE DE GASCOGNE

1.2.1.2.1- **Température**

Les eaux du plateau continental du Golfe de Gascogne présentent un système d'ondes thermiques en oscillation. D'après les limites bathymétriques atteintes par ces ondes thermiques, BOUCHET (cité par SORRE, 1973) distingue deux types d'eaux néritiques:

– eaux néritiques côtières, de la côte à –43m, caractérisées par une instabilité annuelle;
– eaux néritiques subcôtières, entre –43m et –120m. Elles subissent l'influence de l'onde thermique du large et des ondes thermiques continentales (onde estivale et onde hivernale);
– eaux néritiques du large. Elles baignent le plateau continental depuis les fonds de –120m jusqu'au rebord du plateau.

Le cycle thermique annuel montre une oscillation entre 10°C et 20°C à –20m, entre 11,5°C et 14°C à –40m, entre 11,7°C et 14°C à –80m. Les maxima apparaissent à des dates de plus en plus tardives lorsque la profondeur augmente. A –120m la température est pratiquement stable (11,8 - 11,9°C). La température de surface varie de 11°C à 12°C ou 12,5°C en hiver et de 17°C à 20°C en été. Les périodes de réchauffement et de refroidissement sont rapides. Les températures les plus basses se rencontrent en mars.

1.2.1.2.2- **pH**

Le pH du Golfe de Gascogne est voisin de 8,2.

1.2.1.2.3- **Salinité**

La salinité du Golfe de Gascogne, plus faible et plus stable que celle du Golfe du Lion, est légèrement supérieure à 35‰: elle varie de 35,3 à 35,5‰ en hiver et de 35,4 à 35,7‰ en été (fig. 8).

1.2.1.3- MANCHE

AUDOUIN *et al.* (1976) étudient la température et la salinité au large de Roscoff: île de Batz, baie de Sieck, baie de Morlaix.

1.2.1.3.1- **Température**

La température moyenne varie de 9°C pour le minimum en février-mars à 15°C pour le maximum en août-septembre. La température moyenne de l'année diffère très peu d'une station à l'autre: 12,16°C au fond au large à l'île de Batz et 12,3°C en surface au Pot de Fer.

1.2.1.3.2- **pH**

FISCHER (1928, cité par AMANIEU, 1966) note que le pH se situe à peu près invariablement aux environs de 8,1 dans la région de Saint-Malo.

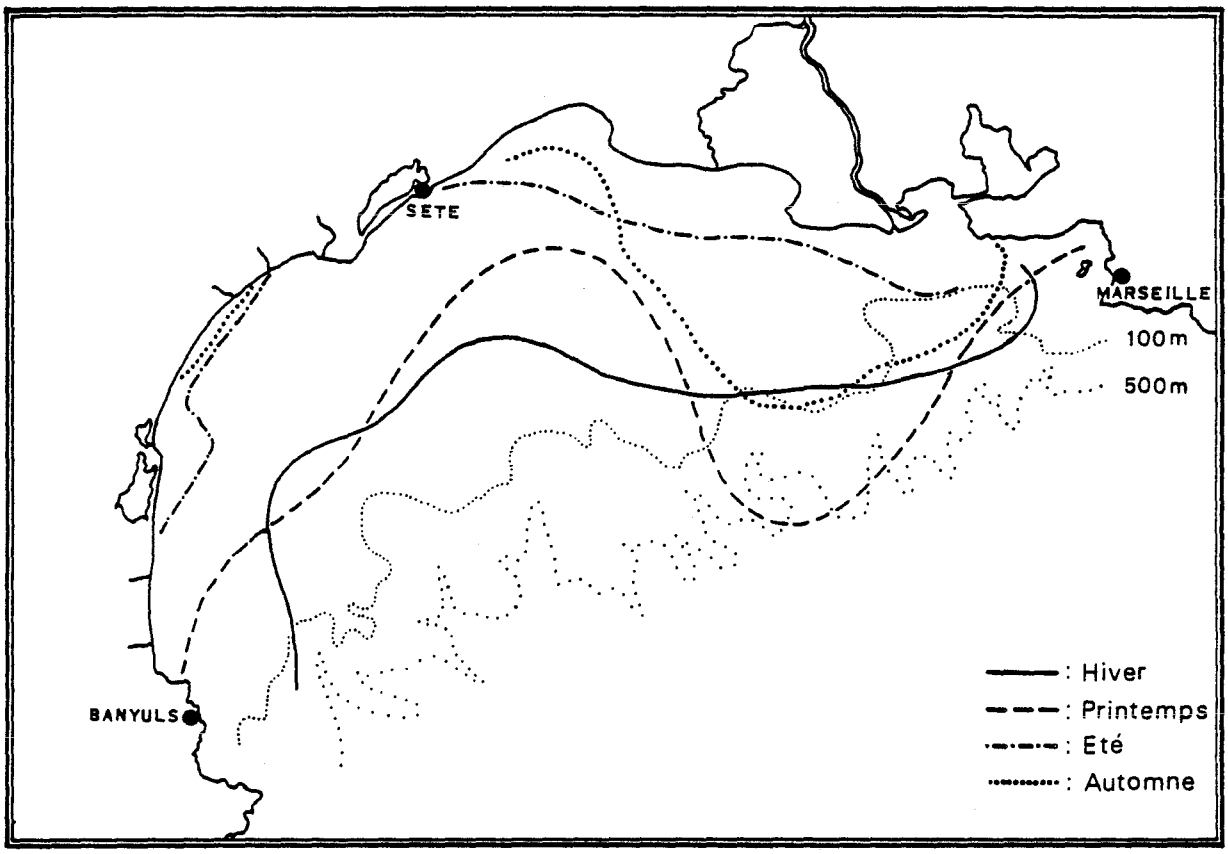


Fig. 7 - Situation moyenne de l'isohaline 37 ‰ en surface dans le Golfe du Lion d'après les travaux de l'*Ichthys* en 1966-1967 (d'après TOURNIER, 1969).

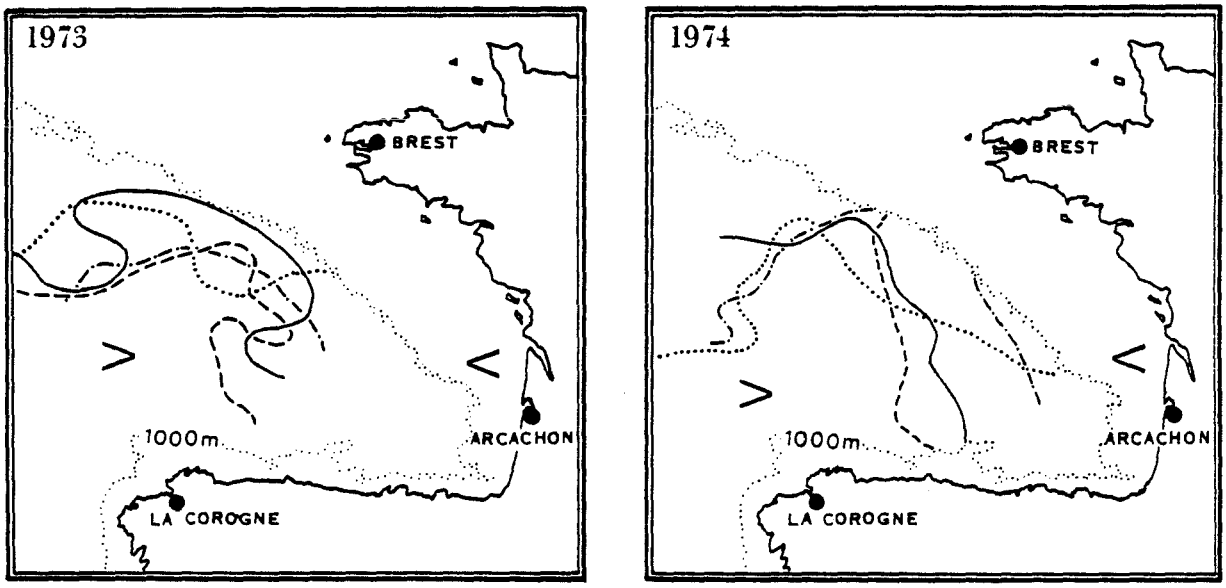


Fig. 8 - Situation moyenne de l'isohaline 35,8 ‰ en surface dans le Golfe de Gascogne d'après les données des campagnes *Phygas* de 1973 et 1974 (d'après LE TAREAU, 1977). (Même légende que pour la figure 7).

1.2.1.3.3- **Salinité**

La salinité moyenne minimale est de 34,75‰ en mars-avril et la moyenne maximale est de 35,3‰ en septembre. La moyenne annuelle est de 35‰ mais elle est plus forte au fond et au large de l'île de Batz: 35,14‰.

1.2.2.- **MILIEUX SAUMATRES**

1.2.2.1- ETANGS MEDITERRANEENS

Les étangs littoraux de la côte du Golfe du Lion sont soumis à des conditions climatologiques de type méditerranéen: insolation importante, pluies fortes et irrégulières, vents forts dominants de secteur N-W.

1.2.2.1.1- **Température**

Les températures des différents étangs sont voisines, les minima vont de 2,5 à 5°C et les maxima de 23 à 30°C; leurs variations sont parallèles. La profondeur des étangs intervient dans les différences observées d'un étang à l'autre. Les plus grands écarts s'observent en été (de 3,3 à 5,3°C) et en hiver (de 3 à 3,9°C). Les températures les plus élevées se rencontrent de juin à septembre; après une chute rapide en automne (de septembre à novembre), la température remonte au printemps, à partir de mars.

1.2.2.1.2- **pH**

Les valeurs moyennes du pH varient de 7,4 à 9,8, tandis que les valeurs extrêmes vont de 7,3 (exceptionnellement 6,3 dans l'étang de Canet en février 1978) à 10,3; l'anse du Paurel se caractérise par un pH très alcalin: moyenne: 10,2 et maximum: 11,4.

1.2.2.1.3- **Salinité**

Certains étangs peuvent être considérés comme "salés" et d'autres comme "doux" (fig. 9-11).

A l'exception de l'étang de Canet et surtout de l'étang de Bages, les étangs étudiés présentent une salinité qui atteint ou dépasse celle de la Méditerranée au moins dans certaines zones.

Certains étangs sont stables et la différence des valeurs extrêmes de la salinitié est inférieure à 15‰: c'est le cas pour l'étang des Eaux Blanches ("salé": 27-37,5‰) et l'étang de Bages ("doux": 9-23,5‰). D'autres sont très variables et la différence des valeurs extrêmes de la salinité dépasse 25‰: c'est le cas pour l'étang de Canet (2-36‰), l'étang de Salses-Leucate (16-44‰) et l'étang du Prévost (13-40‰). Le bassin de Salses (16-38,5‰) et l'anse du Paurel (22,5-44‰) occupent une position intermédiaire mais proche d'une grandevariabilité; le bassin de Salses est moins salé à cause des résurgences, tandis que l'anse du Paurel est plus salée à cause de son isolement, de sa faible profondeur et de la faiblesse des apports d'eau douce, ce qui favorise une intense évaporation.

D'après la classification habituellement retenue (KIENER, 1978) (fig. 11), les étangs étudiés sont:
– étang de Canet: *oligo-euhalin*,
– bassin de Salses: *méso-euhalin*,
– anse du Paurel: *poly-hyperhalin*,
– étang de Salses-Leucate: *méso-hyperhalin*,
– étang des Eaux Blanches: *poly-euhalin*,
– étang du Prévost: *méso-euhalin*.

1.2.2.1.4- **Sels nutritifs** (fig. 12-14)

La quantité de sels nutritifs dissouts dans l'eau peut varier beaucoup d'un étang à l'autre ainsi qu'au cours de l'année.

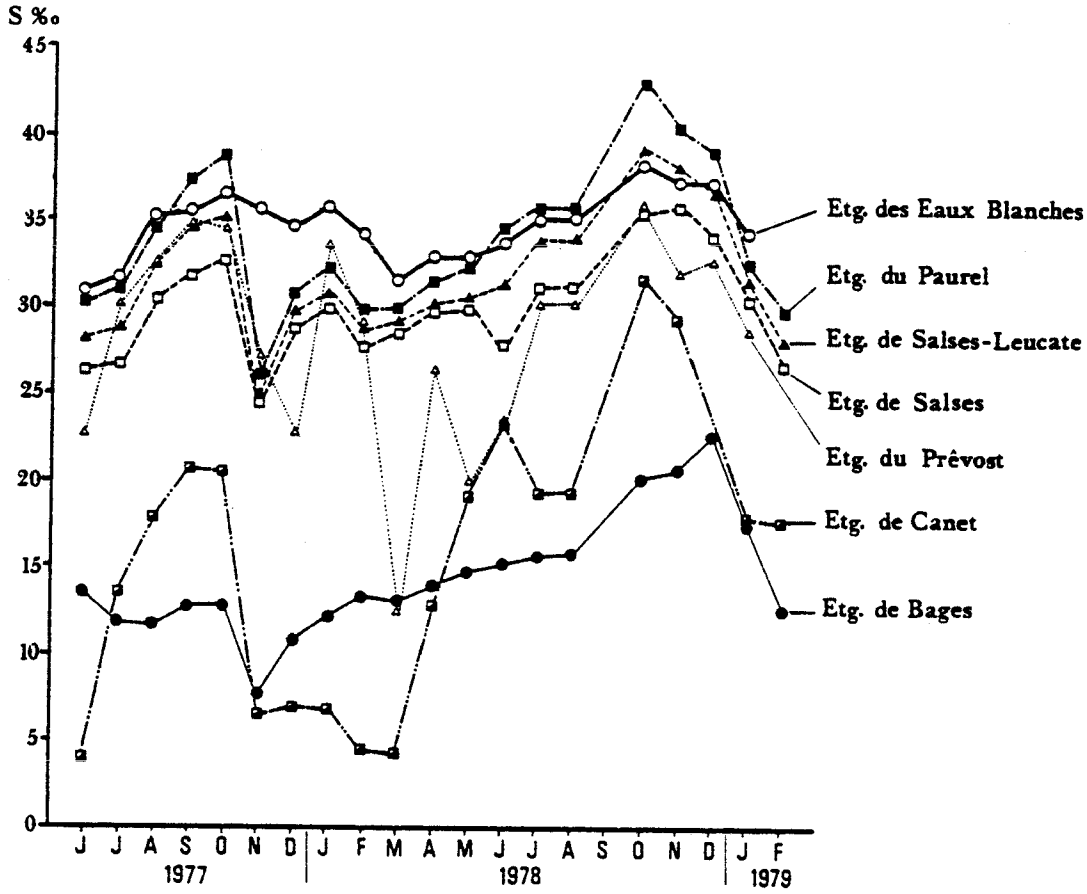


Fig. 9 - Salinités des étangs littoraux du Languedoc-Roussillon prospectés.

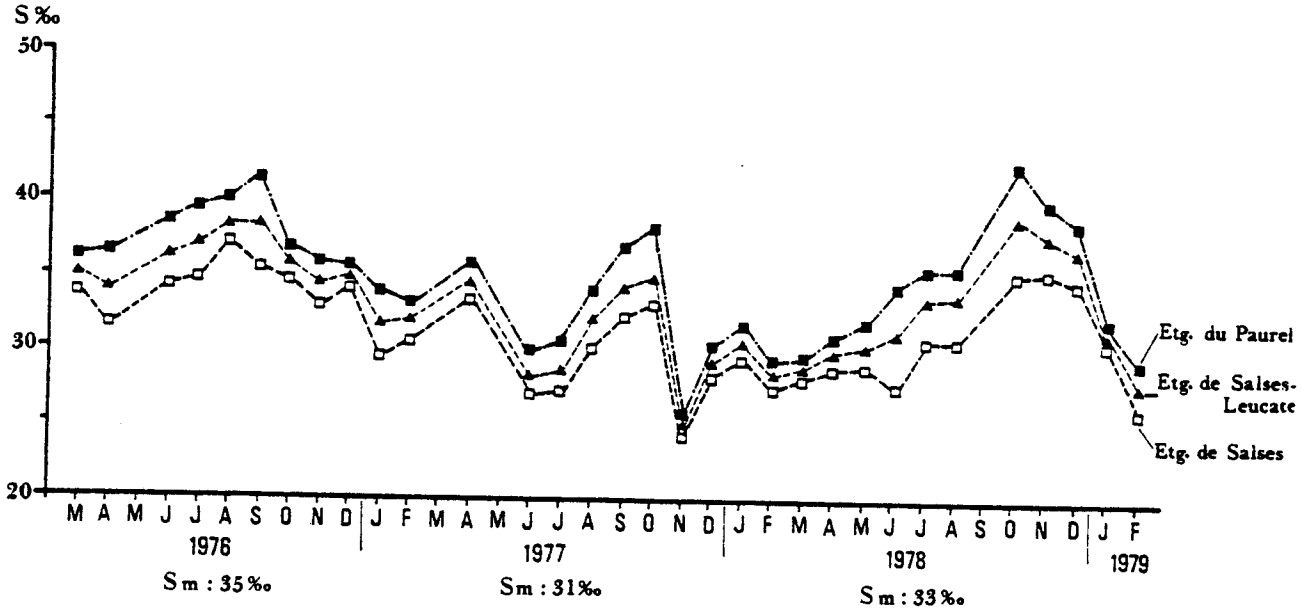


Fig. 10 - Salinités de l'étang de Salses-Leucate de 1976 à 1979.

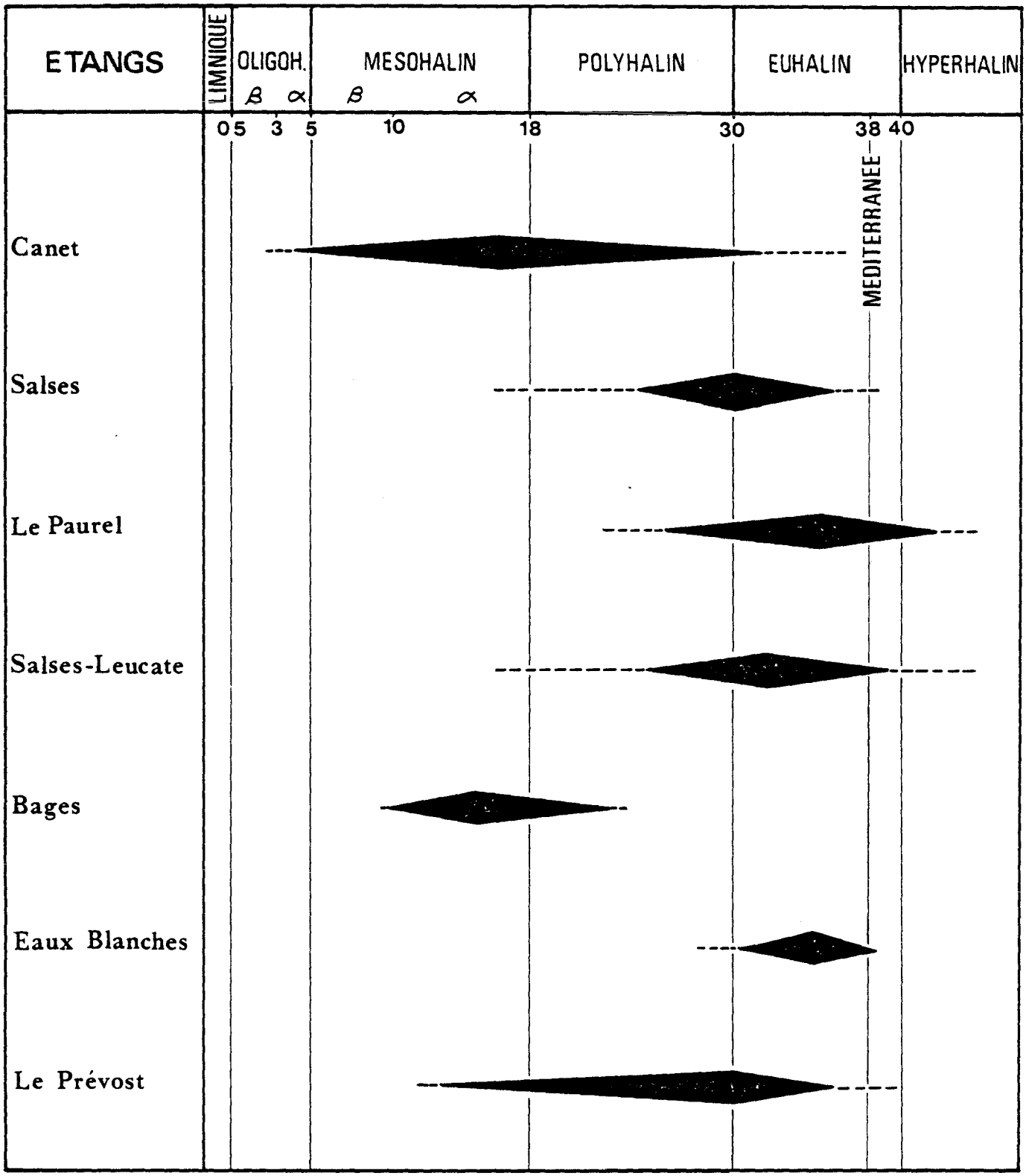


Fig. 11 - Limites des salinités des étangs littoraux du Languedoc-Roussillon prospectés de 1977 à 1979.

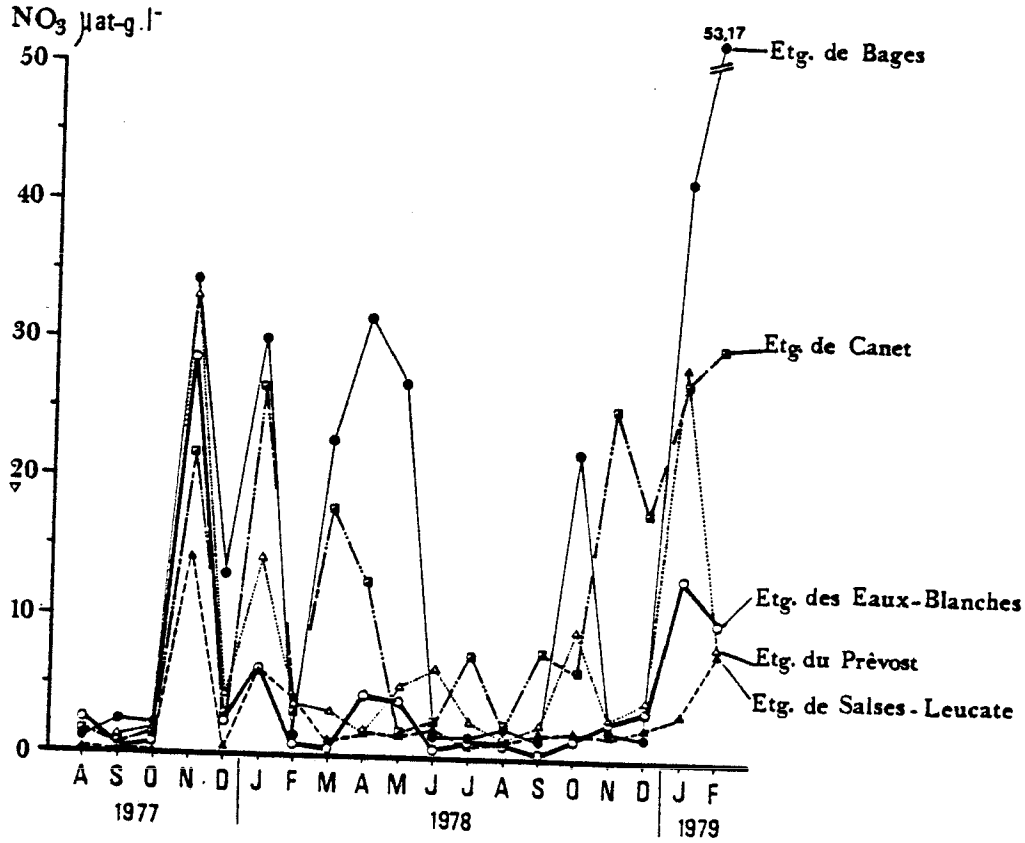


Fig. 12 - Variations mensuelles des teneurs en nitrates minéraux des eaux de surface des étangs littoraux du Languedoc-Roussillon prospectés.

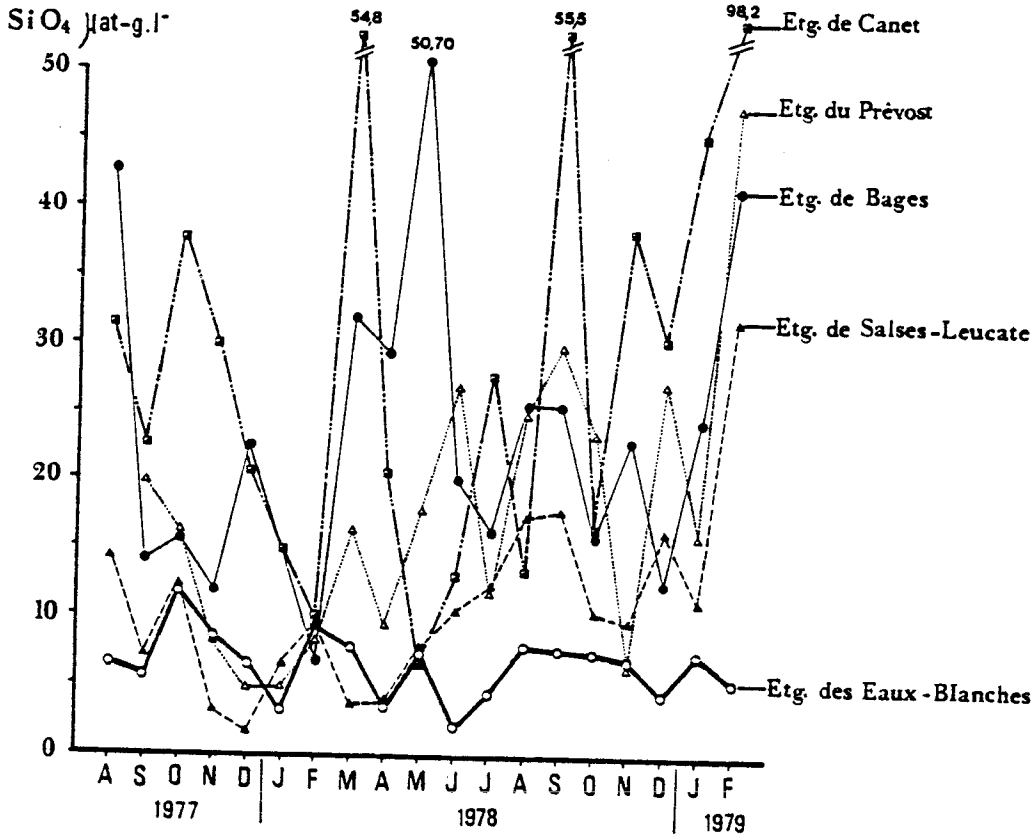


Fig. 13 - Variations mensuelles des teneurs en silicates minéraux des eaux de surface des étangs littoraux du Languedoc-Roussillon prospectés.

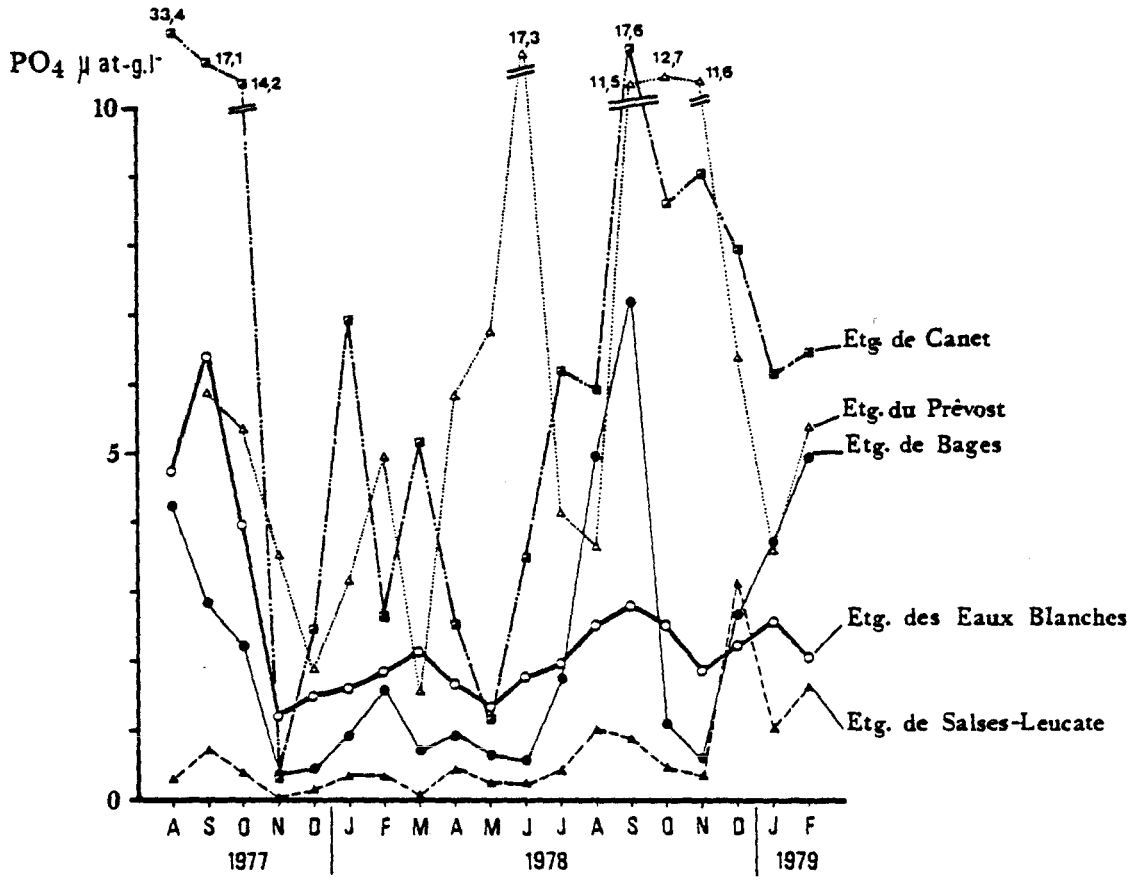


Fig. 14 - Variations mensuelles des teneurs en phosphates minéraux des eaux de surface des étangs littoraux du Languedoc-Roussillon prospectés.

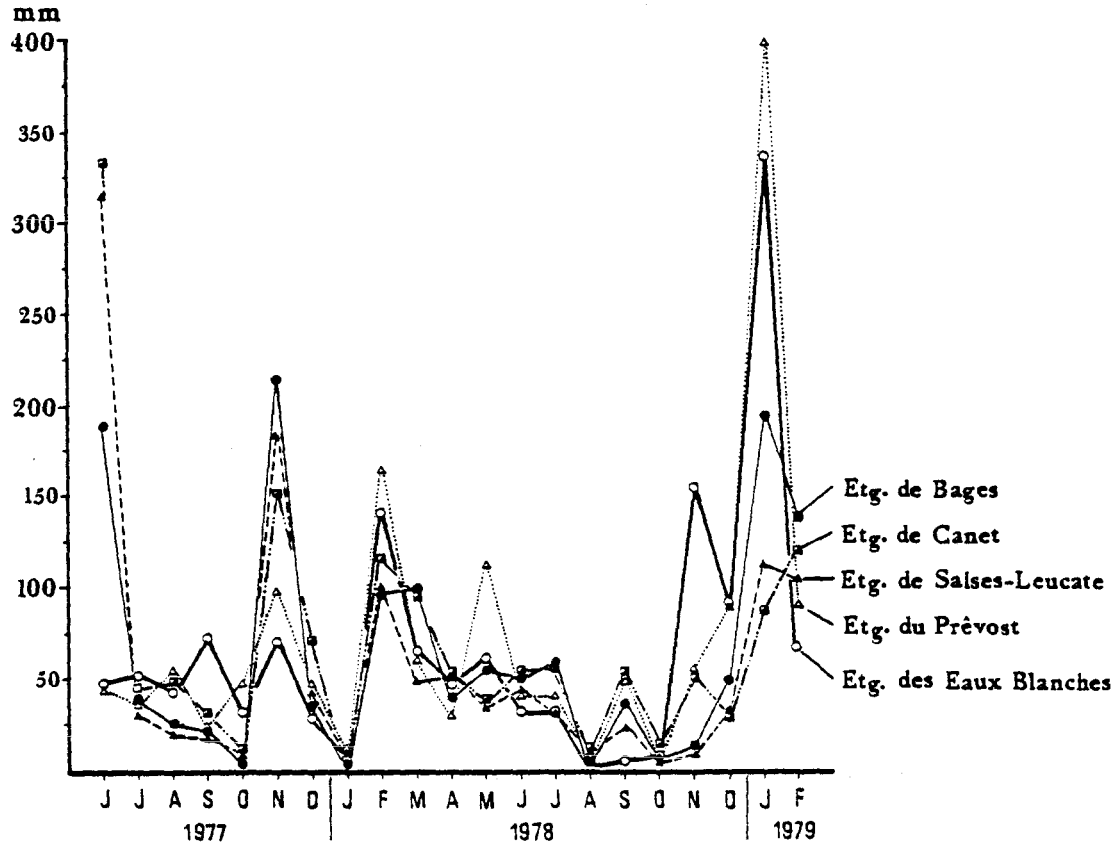


Fig. 15 - Pluviométrie relevée par les stations météorologiques les plus proches des étangs littoraux du Languedoc-Roussillon prospectés.

Les nitrates (fig. 12) sembleraient être plus abondants en hiver (où l'on enregistre les valeurs maximales pour chaque étang: de 14,4 à 53,1µ at-g.l⁻) qu'en été (où l'on enregistre les valeurs minimales: de 0,3 à 1,2µ at-g.l⁻) comme l'ont également signalé TOURNIER *et al.* (1982). Les variations observées sont généralement parallèles dans les différents étangs prospectés. Les étangs de Salses-Leucate et des Eaux Blanches sont les plus pauvres en nitrates.

Les silicates (fig. 13) sont relativement plus abondants; les valeurs maximales vont de 11,8 à 54,8µ at-g.l⁻ et les valeurs minimales vont de 1,7 à 6,9µ at-g.l⁻ selon les étangs. Les variations sont très irrégulières d'un étang à l'autre ainsi qu'au cours d'une année. Les étangs de Salses-Leucate et des Eaux Blanches sont également les plus pauvres en silicates.

Les phosphates (fig. 14) sont présents en faible quantité; les valeurs maximales vont de 3,1 à 33,4µ at-g.l⁻ et les valeurs minimales vont de 0,02 à 1,6µ at-g.l⁻. L'étang de Salses- Leucate est le plus pauvre; les phosphates n'atteignent généralement pas 2µ at-g.l⁻ (exceptionnellement 3,1µ at-g.l⁻ en décembre 1978). Les valeurs les plus élevées ont été trouvées dans l'étang de Canet et dans l'étang du Prévost. Assez stables dans les étangs de Salses-Leucate et des Eaux Blanches, les phosphates présentent des variations relativement parallèles dans les autres étangs et paraissent plus abondants en été. Dans l'étang de Bages-Sigean et dans l'étang de Thau, une partie des phosphates serait libérée par les sédiments (FIALA, 1972-1973; TOURNIER *et al.*, 1982).

Comme l'ont déjà noté JACQUES *et al.* (1975), la faible teneur en sels nutritifs de l'étang de Salses-Leucate et de l'étang des Eaux Blanches est due à l'influence marine très marquée dans ces deux étangs, largement ouverts sur la mer.

D'après FIALA (1972-1973) la présence de nitrates dans l'étang de Bages-Sigean est liée aux précicipations. C'est ce que l'on peut constater en novembre 1977 et janvier 1979; toutefois l'abondance relative des précipitations en février 1978 correspond, au contraire, à une baisse des nitrates. Pour les mêmes périodes les phosphates paraissent inversement liés aux précipitations. Aucune relation n'apparaît entre les teneurs en silicates et les précipitations (fig. 15).

1.2.2.2- MILIEUX ATLANTIQUES

1.2.2.2.1- ***Bassin d'Arcachon***

1.2.2.2.1.1- **Température**

D'après AMANIEU (1966) le régime thermique des eaux du Bassin d'Arcachon est conditionné par les influences atmosphériques. A ce cycle saisonnier se surajoute un cycle biquotidien lié aux entrées d'eau de la nappe superficielle du Golfe de Gascogne lors de chaque marée.

Les fluctuations saisonnières sont importantes (maximum en juillet-août: 21-22°C; minimum en décembre et février: 7-8°C). Les fluctuations liées aux marées sont plus faibles et restent inférieures à 3°C. En hiver, l'élévation de température coïncide avec la haute-mer (eau du Golfe de Gascogne plus chaude), en été elle coïncide avec la basse-mer (eau du Golfe de Gascogne plus froide). Au printemps et en automne les eaux du Golfe de Gascogne et celles du Bassin d'Arcachon passent par un point d'équilibre. Le point d'équilibre du printemps correspond avec la pénétration de la faune pélagique dans le Bassin d'Arcachon.

1.2.2.2.1.2- **pH**

A l'Ile aux Oiseaux le pH varie de 6,5 à 8,9 (AMANIEU, 1966).

1.2.2.2.1.3- **Salinité**

AMANIEU (1966) cite les observations effectuées par LUBET (1959) en janvier 1957 qui a trouvé 34,96‰ au *Coffre de Tés*. Cet auteur cite également les observations de DEBYSSER (1961) qui a publié une carte des salinités pendant la haute-mer de décembre 1954: salinité élevée à l'entrée des passes (33-34‰); maintien des influences océaniques le long de la côte ouest du *Cap Ferret* à la *Villa Algérienne*; chute de la salinité à l'est au voisinage de l'embouchure de l'*Eyre* (25-30‰), dans les *chenaux d'Audenge* et du *Teich* (20-25‰), au voisinage de l'*Ile de Malprat* (20-25‰) et au nord dans le *chenal de Lège* où se manifeste l'influence du *Canal des Etangs*.

AMANIEU (1966) ajoute que l'image d'une variation continue est inexacte. En chaque point les variations de la salinité sont fonction des influences océaniques, donc de l'amplitude des marées, des circonstances atmosphériques du débit des rivières, des particularités topographiques locales, de l'orientation des courants; toutefois, plus on s'éloigne des passes, plus les variations de salinité en un point donné sont importantes.

1.2.2.2.2- ***Réservoirs à Poissons***

Les facteurs hydrologiques des *Réservoirs à Poissons* du Bassin d'Arcachon ont été étudiés par AMANIEU (1967).

1.2.2.2.2.1- **Température**

Dans les *réservoirs à Poissons du Teich* la température annuelle varie de 2 à 25°C ou de 5 à 25°C selon les stations. Dans les *Réservoirs à Poissons de Certes* la température annuelle varie de 3,5 à 28°C dans les *plats* et de 4,5 à 24°C dans les *creux*.

1.2.2.2.2.2- **pH**

Le pH des *Réservoirs du Teich* varie de 7,1 à 8,2. Dans les *Réservoirs de Certes* il varie de 7,3 à 8,1 dans les *plats* et de 8,1 à 9,1 dans les *creux*.

1.2.2.2.2.3- **Salinité**

La salinité des *Réservoirs du Teich* varie de 3,5 à 16,5‰ ou de 12 à 23‰ selon les stations. Dans les *Réservoirs de Certes* la salinité varie de 12 à 29‰ dans les *plats* et de 15 à 25‰ dans les *creux*.

Les *Réservoirs du Teich* sont de type *oligo-mésohalin* ou *méso-polyhalin* selon les stations. Les *Réservoirs de Certes* sont de type *méso-polyhalin*.

1.3 - ESPECES ETUDIEES, METHODES ET TECHNIQUES DE PRELEVEMENT ET D'ETUDE

Les *Diplectanidae* Bychowsky, 1957 sont des parasites branchiaux de Téléostéens appartenant, pour la plupart, à l'ordre des Perciformes.

1.3.1.- ESPECES ETUDIEES

1.3.1.1- POISSONS-HOTES

L'importance des liens qui unissent un parasite et son hôte a été soulignée par BAER (1957): "La publication de ces comptes-rendus marquera une étape importante en parasitologie, car les différents rapports font ressortir clairement à quel point l'hôte et le parasite forment ensemble une entité biologique et que sans le premier, le second n'existerait plus". L'étude d'un parasite devrait commencer par celle de l'hôte dont la détermination rigoureuse et précise est indispensable, en particulier pour la connaissance de la Spécificité parasitaire et de la Biogéographie. CUVIER (cité par MARS, 1966: 215) avait déjà relevé cette nécessité: "La détermination précise des espèces et de leurs caractères distinctifs est la première base sur laquelle toutes les recherches de l'histoire naturelle doivent être fondées. Les observations les plus curieuses, les vues les plus nouvelles perdent presque tout leur mérite quand elles sont dépourvues de cet appui". LAWLER (1981: 3-4) insiste également sur ce point: "Except for Bychowsky (1957), previous workers on Monogenea have largely tended to be uncritical in their compilations, making new revisions concerning the parasites but completely neglecting the host identities and systematics, so that host names that have been out of date for over 100 years in many instances or are completely meaningless appear in many works. I strongly urge that parasitologists pay more attention to the hosts on which their parasites are found, because the host is the habitat of the parasite and a description of the parasite. If the correct hots identity is not determined and given, how can one verify earlier findings?".

La détermination des hôtes a été effectuée à l'aide d'ouvrages généraux (BAUCHOT et PRAS, 1980; BOUGIS, 1959 a et b; DIEUZEIDE *et al.*, 1954), ou de publications spécialisées (DARDIGNAC, 1961: DE LA PAZ, 1975; DIEUZEIDE, 1929; PICHOT et POLLARD, 1970). La nomenclature adoptée pour les espèces des côtes de France est celle du *Catalogue des Poissons de l'Atlantique nord-est et de la Méditerranée* (HUREAU et MONOD, 1973), sauf pour *Diplodus puntazzo* (Cetti, 1777) pour lequel a été utilisée la dénomination retenue par BAUCHOT et PRAS (1980). Pour les espèces des autres mers ou océans du globe, c'est la nomenclature des fiches de la F.A.O. qui a été utilisée (FISCHER, 1973 et 1978; FISCHER *et al.*, 1981: FISCHER et BIANCHI, 1984; FISCHER et WHITEHEAD, 1974) complétée par les études spécialisées, également utilisées pour des questions de systématique, de phylogénie et de biogéographie (CHAO, 1978: DE SYLVA, 1973: JOHNSON, 1980 et 1983; POLL, 1971; SMITH-VANIZ, 1984; VARI, 1978). Dans la partie consacrée à la Systématique de la famille des *Diplectanidae* nous avons indiqué les hôtes par le nom actuellement utilisé suivi du nom employé par l'auteur du travail parasitologique concerné. NELSON (1984) donne des indications sur la composition numérique des familles de poissons auxquelles nous nous sommes référé dans l'étude de la Spécificité parasitaire et de la Biogéographie. Nous avons donc retenu la classification proposée par cet auteur, en tenant compte de quelques modifications récentes concernant les *Moronidae* et les *Serranidae* (JOHNSON, 1983).

Toutes les espèces de *Percichthyidae* (2 espèces), *Serranidae* (6 espèces), *Sciaenidae* (4 espèces), *Sparidae* (16 espèces), *Centracanthidae* (*Emmelichthyidae*) (2 espèces), de *Sphyraenidae* (1 espèce) et de *Pomacentridae* (1 espèce), ainsi que 4 espèces de *Soleidae* et une espèce de *Pleuronectidae* rencontrées sur les côtes de France ont été examinées pour la recherche des parasites, en particulier des *Diplectanidae* Bychowsky, 1957.

Deux espèces ont pu être examinées en grand nombre: *Sparus auratus* Linnaeus, 1758 (plus de 1.800 individus) et *Dicentrarchus labrax* (Linnaeus, 1758) (plus de 1.100 individus). Pour les autres espèces-hôtes, il a été possible d'étudier quelques individus: *Epinephelus guaza* (Linnaeus, 1758) (6 individus), *Diplodus cervinus* (Lowe, 1841) (6 individus), *Umbrina cirrosa* (Linnaeus, 1758) (9 individus), quelques dizaines d'individus: *Umbrina canariensis* Valenciennes, 1843 (65 individus), *Serranus hepatus* (Linnaeus, 1758) (88 individus) ou quelques centaines d'individus: *Microchirus variegatus* (Donovan, 1801) (201 individus), *Serranus cabrilla* (Linnaeus, 1758) (381 individus) par exemple.

L'absence de *Diplectanidae* Bychowsky, 1957 chez certaines espèces, taxinomiquement proches de celles qui hébergent habituellement ces Monogènes, peut être attribuée au trop petit nombre d'individus examinés: *Polyprion americanus* (Schneider, 1801) (3 individus), *Anthias anthias* (Linnaeus, 1758) (6 individus), *Dentex dentex* (Linnaeus, 1758) (9 individus), *Boops boops* (Linnaeus, 1758) (21 individus), *Sphyraena sphyraena* (Linnaeus, 1758) (11 individus), *Chromis chromis* (Linnaeus, 1758) (2 individus), *Dicologoglossa cuneata* ((de la Pylaie) Moreau, 1881) (13 individus), *Platichthys flesus flesus* (Linnaeus, 1758) (3 individus).

1.3.1.2- PARASITES

Dans les sites prospectés, toutes les espèces de *Diplectanidae* Bychowsky, 1957 rencontrées ont été déterminées et, dans la mesure du possible, étudiées. La rareté de certaines espèces parasites, ou la difficulté d'obtenir les hôtes, constituent, cependant, un obstacle à l'étude détaillée d'un grand nombre de parasites. Pour cette raison, les observations approfondies que nous avons pu effectuer concernent essentiellement deux espèces: *Diplectanum aequans* (Wagener, 1857) Diesing, 1858 parasite de *Dicentrarchus labrax* (Linnaeus, 1758) et *Furnestinia echeneis* (Wagener, 1857) Euzet et Audouin, 1959 parasite de *Sparus auratus* Linnaeus, 1758.

Les espèces provenant de Méditerranée orientale, de la Mer Rouge, de l'Océan Indien et de l'Océan Pacifique ont été étudiées sur des spécimens fixés.

L'étude taxinomique de l'ensemble de la famille a nécessité l'examen des types déposés dans diverses Collections nationales (France, Grande-Bretagne, Mexique, U.S.A., U.R.S.S.). Certains types n'ont pu être étudiés; il s'agit en particulier des espèces décrites des côtes de l'Inde et du Japon.

Les Monogènes de la famille des *Microcotylidae* Taschenberg, 1879 et les Copépodes parasites de *Dicentrarchus labrax* (Linnaeus, 1758), *Dicentrarchus punctatus* (Bloch, 1792) et *Sparus auratus* Linnaeus, 1758 ont également été étudiés:

– *Microcotyle labracis* Van Beneden et Hesse, 1863 (Monogenea, Polyopisthocotylea) et *Lernanthropus kroyeri* Van Beneden, 1851 (Copepoda, Caligidea) chez les *Dicentrarchus* Gill, 1860;
– *Microcotyle chrysophrii* Van Beneden et Hesse, 1863 (Monogenea, Polyopisthocotylea), *Gyrodactylus* sp. (Monogenea, Monopisthocotylea) et *Ergasilus lizae* Kroyer, 1863 (Copepoda, Cyclopoidea) chez *Sparus auratus* Linnaeus, 1758.

1.3.2.- TECHNIQUES DE PRELEVEMENT DES ESPECES ETUDIEES

1.3.2.1- PROVENANCE DES HOTES

Les poissons disséqués ont été obtenus soit auprès des pêcheurs professionnels soit à la suite de pêches spéciales, quand la capture des hôtes nécessitait l'emploi d'un matériel plus particulier.

Divers engins de pêche ont été employés: chalut classique (Golfe du Lion, Golfe de Gascogne), chalut semi-pélagique (Golfe de Gascogne), filet maillant ou trémail (Golfe du Lion, Golfe de Gascogne, Manche), filet-nasse ou capetchade (étangs littoraux du Languedoc-Roussillon), senne de plage (Sète, Saint-Jean-de-Luz), girellier et palangrotte (*Réserve Naturelle Marine de Cerbère-Banyuls*), occasionnellement canne à pêche ou fusil sous-marin. Le matériel fourni par la chasse sous-marine provient essentiellement des Concours régionaux organisés par la *Fédération française d'Etudes et Sports sous-marins*. Les alevins sauvages ont été capturés à l'aide d'une petite senne de plage.

Des alevins nés par reproduction artificielle nous ont été aimablement fournis par l'écloserie *Les Poissons du Soleil* à Balaruc (Hérault). Des poissons de même origine, mais déjà développés, ont été obtenus auprès de la Société *Méditerranéenne Pisciculture* à Salses (Pyrénées-Orientales).

1.3.2.2- RECHERCHE DES PARASITES

La recherche des parasites vivants doit être effectuée le plus rapidement possible. Quelques heures après la mort du poisson les branchies se couvrent de mucus, ce qui entraîne la mort des parasites et rend leur découverte plus difficile.

Chaque branchie prélevée sur le poisson est attentivement examinée à la loupe binoculaire, filament par filament. En vue de l'étude de la répartition sur les branchies, la position exacte de chaque parasite, après son identification, est reportée sur une fiche correspondant à chaque hôte (fig. 16).

Une fois détachés de la branchie, les vers sont gardés dans une coupelle ou bien montés entre lame et lamelle pour une étude immédiate, ou encore fixée pour une étude ultérieure.

1.3.3.- TECHNIQUES D'ELEVAGE

1.3.3.1- MAINTIEN DES POISSONS EN CAPTIVITE

Les poissons capturés vivants sont gardés dans les bacs de 80 litres équipés d'une pompte *Eheim* et d'un diffuseur d'air branché sur un circuit d'air comprimé.

Des morceaux de tubes en PVC de 20cm de long et de 55 à 85mm de diamètre constituent des abris où les poissons prennent très rapidement l'habitude de se réfugier.

Un éclairage de tubes fluorescents *Sylvania Gros-Lux*, type "lumière du jour", placé au-dessus des bacs et branché sur une horloge électrique, permet de distribuer un éclairage de 700 lux sous une photopériode réglée selon la saison.

La nourriture de ces poissons est constituée de *Nereis* sp., vendus comme appâts pour la pêche, ou, le plus souvent, de moules du commerce.

1.3.3.2- MAINTIEN DES PARASITES SEPARES DE L'HOTE

Les *Diplectanidae* peuvent être gardés vivants pendant un à deux jours dans les boîtes de Pétri d'une contenance de 10ml, remplies d'eau du milieu d'origine filtrée sur membrane *Millipore* de 0,2µm et additionnée de Streptomycine (20mg/l). Ce milieu est renouvelé une ou deux fois par jour.

Les œufs pondus par les parasites sont conservés dans les mêmes conditions en vue d'obtenir leur éclosion. Dans ce cas la Streptomycine est indispensable pour éviter la formation autour des œufs, d'un "cocon" de bactéries susceptible de provoquer l'asphyxie des embryons ou d'empêcher la sortie des oncomiracidiums.

L'étude du rythme d'éclosion a été réalisée sur des œufs maintenus dans les conditions précédentes et observés toutes les deux heures. Les oncomiracidiums éclos étaient dénombrés et prélevés lors de chaque examen. En photopériode normale les boîtes de Pétri sont placées à la température ambiante (18-20°C) devant une fenêtre où elles reçoivent un éclairage de 1 à $2.10^3 \mu w/cm^2$ (2.000 à 5.000 lux) en milieu de journée par temps ensoleillé. En photopériode inversée elles sont placées dans une enceinte thermostatée réglée à 18°C et équipée d'une rampe lumineuse de tubes fluorescents type "lumière du jour" fournissant un éclairement $0,6.10^3 \mu w/cm^2$ (environ 2.300 lux). Les expériences réalisées en éclairement continu ont été effectuées à la température ambiante sous une rampe lumineuse d'ampoules à incandescence type "lumière du jour" fournissant un éclairage de $0,15.10^3 \mu w/cm^2$ (1.800 lux).

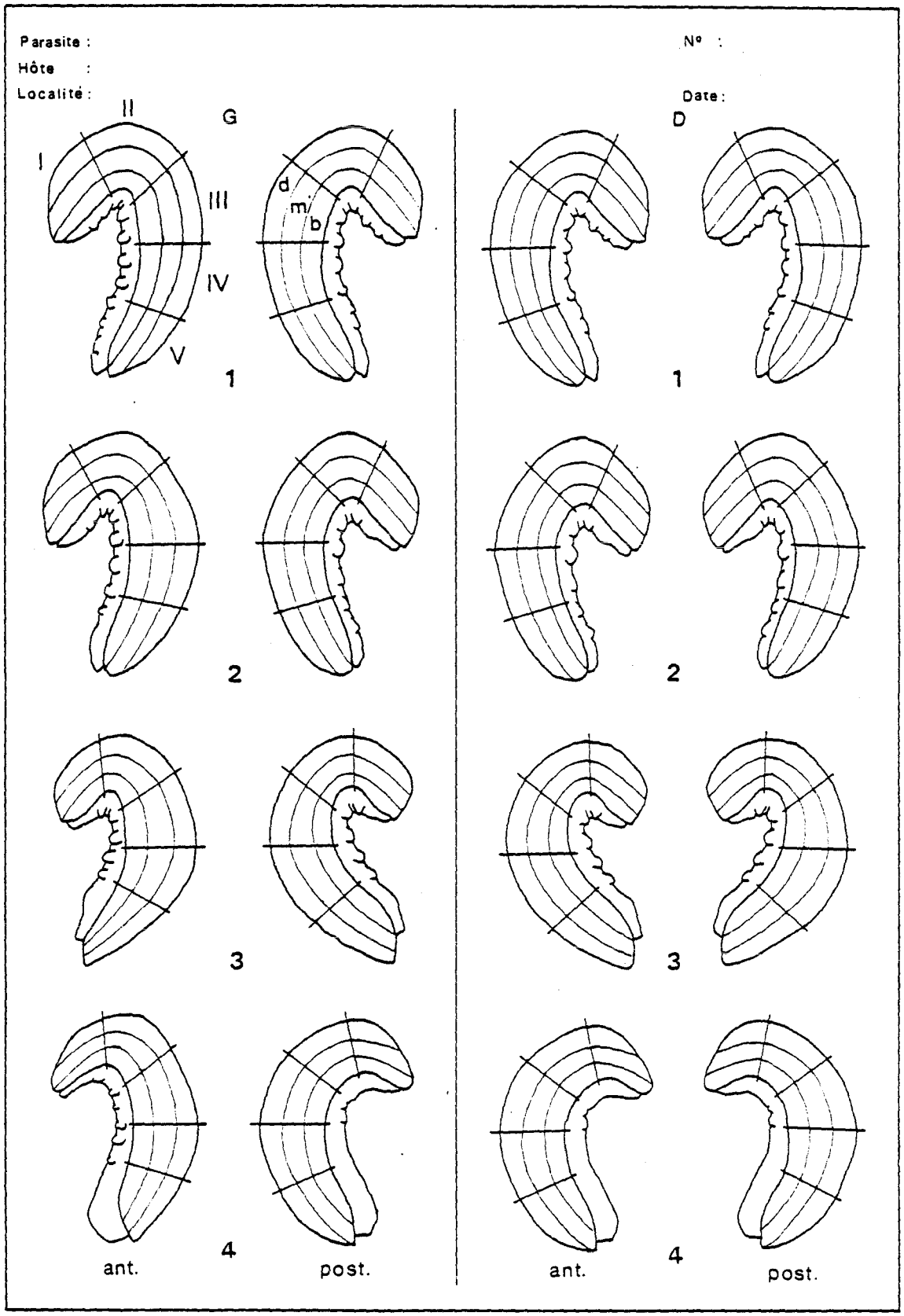


Fig. 16 - Modèle de fiche utilisée pour l'étude de la répartition des parasites branchiaux. - ant. : hémibranchies antérieures ; b : zone basale ; D : arcs branchiaux droits ; d : zone distale ; G : arcs branchiaux gauches ; m : zone médiane ; post. : hémibranchies postérieures ; I, II, III, IV : arcs branchiaux ; 1, 2, 3, 4, 5 : secteurs.

1.3.4.- TECHNIQUES MISCROSCOPIQUES

1.3.4.1- MICROSCOPIE PHOTONIQUE

1.3.4.1.1- Observations *in toto*

Toutes les espèces de *Diplectanidae* récoltées sur leurs hôtes ont été étudiées *in vivo* dans une goutte du milieu d'origine. Dans certains cas une goutte de sulfate de nickel à 1% a été ajoutée, après montage entre lame et lamelle, pour les immobiliser.

Un dispositif à contraste de phase est souvent nécessaire à l'étude *in vivo* du système osmorégulateur, ainsi qu'à l'observation des ébauches des hamuli chez les oncomiracidiums.

1.3.4.1.2- Histologie: fixations, coupes, colorations

La taille relativement grande des espèces des genres *Diplectanum* Diesing, 1858, *Cycloplectanum* Oliver, 1968 et *Furnestinia* Euzet et Audouin, 1959, permet de les manipuler assez facilement afin de les fixer au Bouin Hollande après un léger aplatissement entre lame et lamelle. Les individus de plus petite taille sont placés entre lame et lamelle, cette dernière étant maintenue sur la lame par un fil à coudre. L'ensemble est plongé dans un tube de Borel rempli d'alcool à 95°. Cette technique évite toute perte de spécimens et permet d'obtenir des individus fixés en état de légère compression.

Les coupes histologiques ont été effectuées à 7µm après double inclusion gélose-paraffine selon la technique de CHATTON (1923 et 1927).

Les espèces fixées au Bouin Hollande et à l'alcool sont colorées, éventuellement après lavage, au Carmin boracique de Grenacher. La surcoloration est compensée par une régression à l'alcool-chlorhydrique. Les coupes histologiques sont colorées au Glychémalum-éosine ou à l'Azan de Heidenhain.

1.3.4.1.3- Mensurations

Les différentes mensurations relevées sont représentées sur la figure 17:

A – Mesures du corps
- Lt = longueur totale
- lt = largeur du corps
- lh = largeur du hapteur

B– Mesures de l'armature du hapteur
- DS = diamètre des organes adhésifs accessoires (squamodisques et lamellodisques)
- Lc = longueur des crochetons marginaux
- Ll = longueur des barres transversales/latérales
- Lm = longueur de la barre transversale médiane

C et D – Mesure des hamuli ventraux (C) et dorsaux (D)
- a et a' = longueur des hamuli
- b et b' = longueur à la pointe
- c et c' = ouverture de la lame
- d = ouverture de la garde
- f = longueur du manche
- g = longueur de la garde

E, F et G - Mesure des pièces copulatrices mâles
- x = longueur des pièces copulatrices mâles

1.3.4.2- MICROSCOPIE ELECTRONIQUE A BALAYAGE

Les Vers vivants sont conservés pendant quelques heures (jusqu'à 20 ou 24 heures au maximum) dans de l'eau du milieu d'origine, filtrée et additionnée de Streptomycine, en vue de recueillir les pontes. Cette opération joue certainement le rôle de lavage que recommande HALTON (1979) et contribue à l'élimination d'une grande partie du mucus.

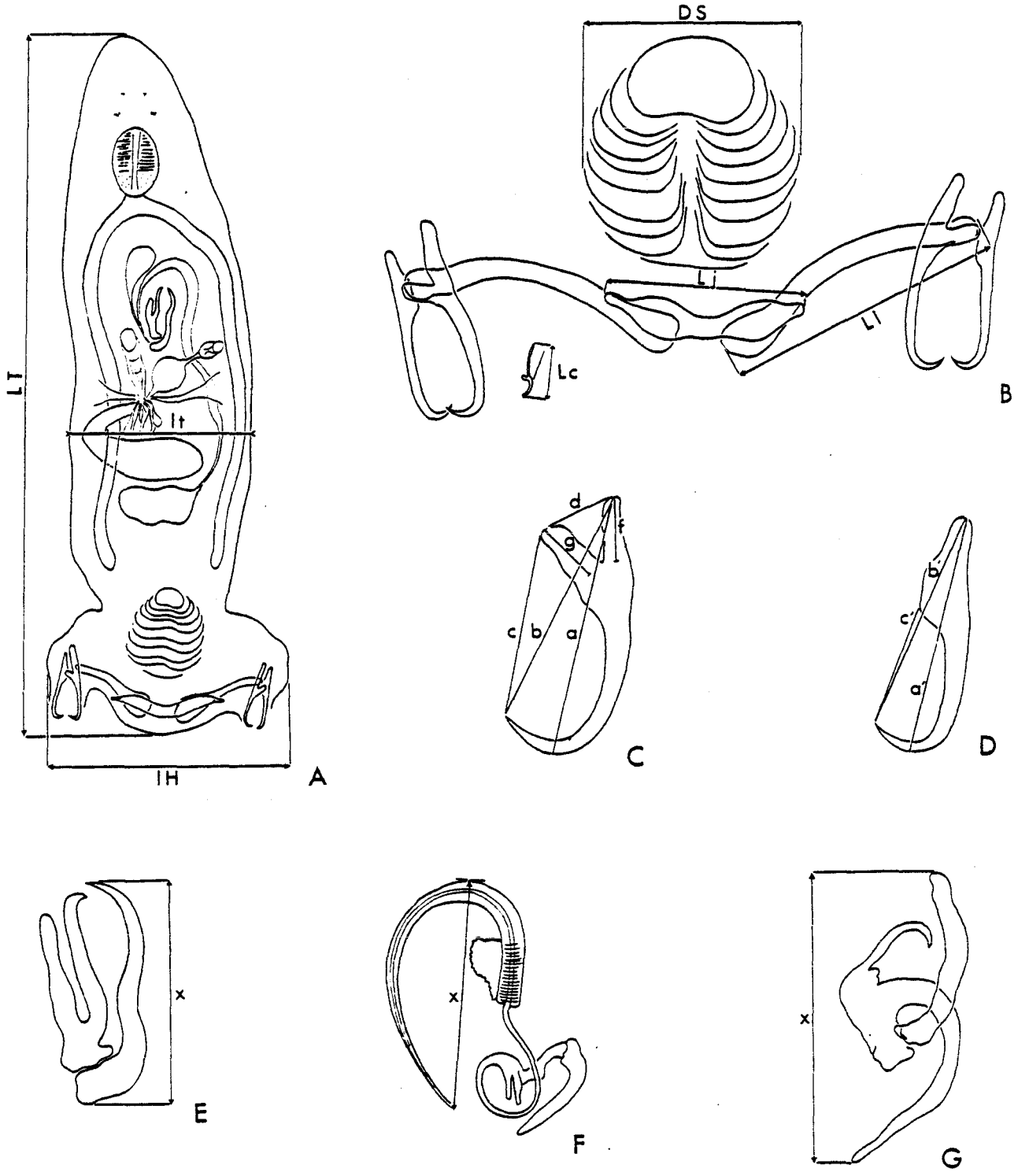


Fig. 17 - Mensurations relevées sur les espèces de *Diplectanidae* Bychowsky, 1957 étudiées. - a, b, c, d, f, g : mensurations des hamuli ventraux ; a', b', c' : mensurations des hamuli dorsaux ; DS : diamètre ou largeur des squamodisques et des lamellodisques ; Lc : longueur des crochetons marginaux ; Lj : longueur des barres transversales latérales dorsales ; Ll : longueur des barres transversales latérales dorsales ; LT : longueur totale du corps ; IH : largeur du hapteur ; It : largeur totale du corps au niveau de l'ovaire ; X : longueur de l'appareil copulateur mâle.

La fixation est réalisée à la glutaraldéhyde à 4% pendant 2 heures à la température de 4°C comme toutes les opérations suivantes. Pour éviter leur contraction, les Vers sont vigoureusement agités dès qu'ils sont placés dans le fixateur. Après lavage au tampon cacodylate (deux bains de 1 heure chacun) on procède à une post-fixation (1h au moins) à l'acide osmique dans le tampon cacodylate (pH: 7,2) à la concentration de 1%.

Après rinçage au tampon cacodylate et lavage à l'eau distillée (1/2h), la déshydratation est réalisée progressivement (alcools 30°, 50°, 70°, 95°, 100°) à basse température; elle est poursuivie dans l'alcool absolu à la température du laboratoire et on peut la continuer dans le mélange alcool-acétone (3/4-1/4; 1/2-1/2; 1/4-3/4) puis l'acétone pure.

Après la fixation ou après le lavage, les échantillons sont placés dans des "papillottes" afin de faciliter leur manipulation. Ces "papillottes" sont confectionnées en enroulant un rectangle de papier Joseph de 50x70mm autour d'un tube de 5mm de diamètre. On ferme ces "papillottes" à une extrêmité en vrillant le papier que l'on a fait dépasser du tube. Après avoir retiré le tube on place les spécimens dans le bain correspondant à l'intérieur de la "papillotte". On ferme définitivement ces "papillottes" en repliant et en écrasant l'extrêmité restée ouverte à l'aide d'une pince.

La dessication par lyophylisation a été remplacée par l'utilisation d'un appareil à point critique *Balzers* qui permet d'obtenir de meilleurs résultats.

Les spécimens sont alors montés à l'aide de ruban adhésif double-face sur des plaquettes d'aluminium et métallisés dans un appareil *Polaron E 5000* par dépôt d'une couche d'or-palladium de 400 Å. Ces plaquettes sont alors fixées avec de la colle conductrice au carbone sur les supports du microscope.

L'observation est effectuée sous une tension de 10 à 13kV avec les microscopes électroniques à balayage *Jéol JSM U3* ou *Jéol JSM 35*.

1.3.5.- PARAMETRES PHYSIQUES ET CHIMIQUES RELEVES DANS LES STATIONS PROSPECTEES

Quelques paramètres physiques et chimiques ont été mesurés mensuellement dans les étangs littoraux du Languedoc-Roussillon.

1.3.5.1- PARAMETRES PHYSIQUES

1.3.5.1.1- **Température**

Les températures de l'eau en surface et de l'air ont été relevées avec un thermomètre au demi-degré étalonné dans la glace fondante.

1.3.5.1.2- **pH**

Le pH a été mesuré sur place avec un pH-mètre *Poly Métron type 55B*.

1.3.5.1.3- **Précipitations**

La hauteur des précipitations a été obtenue d'après les relevés des Services de la Météorologie Nationale de Perpignan-Rivesaltes, Carcassonne-Salvezat et Montpellier-Fréjorgues pour les stations météorologiques les plus proches des étangs prospectés.

1.3.5.2- PARAMETRES CHIMIQUES

1.3.5.2.1- **Salinité**

Les échantillons destinés à la mesure de la salinité ont été conservés dans une bouteille hermétiquement fermée et sans air. Les mesures ont été faites au salinomètre à induction *Beckman type RS 70*.

1.3.5.2.2- **Sels nutritifs**

Pour la mesure des sels nutritifs, les prélèvements d'eau ont été stockés dans une glacière portative et filtrés le plus rapidement possible (1h au maximum après le prélèvement) dans un système de filtration *Sartorius SM 165-10* sur membrane en fibre de verre *Whatmann GF/C* à l'aide d'un compresseur *KNF type AL17*. Le filtrat a été immédiatement congelé par la carboglace puis conservé dans un congélateur à –20°C jusqu'au moment de l'analyse.

Les nitrates et les silicates ont été mesurés à l'aide d'un *autoanalyseur Technicon I* d'après la méthode de PAVLOU (1972); les phosphates ont été mesurés à l'aide d'un *autoanalyseur Technicon II* d'après la méthode de TREGUER et LE CORRE (1974).

Deuxième Partie

SYSTEMATIQUE DE LA FAMILLE DES DIPLECTANIDAE

"(...) la description d'espèces nouvelles constitue un travail fondamental qui mérite la plus haute considération. (...) Bien des erreurs, parfois fort regrettables, auraient été évitées, si la détermination précise des espèces étudiées n'avait pas été considérée comme un travail trop élémentaire pour qu'il mérite qu'on s'y attache".

Ch. BOCQUET (1970: 547)

2.1- INTRODUCTION ET HISTORIQUE DE LA FAMILLE DES *DIPLECTANIDAE*

C'est en 1857 que WAGENER décrit les premières espèces de Diplectanidés et les place dans le genre *Dactylogyrus* Diesing, 1850.

L'année suivante, DIESING (1858) crée le genre *Diplectanum* pour le parasite de *Dicentrarchus labrax* et celui de *Julis* sp. décrits par WAGENER (1857).

Par la suite, MONTICELLI (1903) isole ce genre dans la nouvelle sous-famille des *Diplectaninae* dont l'importance s'accroîtra progressivement, en espèces d'abord, en genres plus tard.

JOHNSTON et TIEGS (1922) créent la sous-famille des *Lepidotreminae* avec les nouveaux genres *Lepidotrema, Acleotrema, Lepidotes, Empleurodiscus, Lamellodiscus* et le sous-genre *Flabellodiscus*.

Indépendamment l'un de l'autre, BYCHOWSKY (1937) et PRICE (1937) placent, sans hésitation, la sous-famille des *Lepidotreminae* Johnston et Tiegs, 1922 en synonymie avec la sous-famille des *Diplectaninae* Monticelli, 1903.

BYCHOWSKY (1957) crée la famille: *Diplectanidae* Bychowsky, 1957 (syn.: *Dactylogyridae* Bychowsky, 1933, *partim*) qu'il divise en deux sous-familles:

– *Diplectaninae* Monticelli, 1903 (syn.: *Lepidotreminae* Johnston et Tiegs, 1922),
– *Rhamnocercinae* Moncaco, Wood et Mizelle, 1954.

Cette dernière sous-famille comprend le seul genre *Rhamnocercus* Monaco, Wood et Mizelle, 1954. Le genre *Rhabdosynochus* Mizelle et Blatz, 1941, dont une nouvelle étude parait nécessaire, est transféré dans la sous-famille des *Ancyrocephalinae*, Bychowsky, 1937. BYCHOWSKY place la nouvelle famille des *Diplectanidae* dans le sous-ordre des *Dactylogyrinea* Bychowsky, 1937 (syn.: *Gyrodactyloidea* Johnston et Tiegs, 1922, *partim*) et dans l'ordre des *Dactylogyridea* Bychowsky, 1937 (syn.: *Monopisthocotylea* Odhner, 1912, *partim*).

HARGIS (1959) rejette le système de classification établi par BYCHOWSKY (1957) et, dans sa nouvelle proposition, maintient les genres *Rhamnocercus* Mocano, Wood et Mizelle, 1954 et *Rhabdosynochus* Mizelle et Blatz, 1941 dans la sous-famille des *Diplectaninae* Monticelli, 1903 (il écrit "super-family", mais il y a manifestement un *lapsus scriptae*).

Pour BAER et EUZET (1961: 311) les Diplectanidés constituent une sous-famille: *Diplectaninae* Monticelli, 1903 (syn.: *Rhamnocercinae* Monaco, Wood et Mizelle, 1954) qu'ils placent dans la famille des *Dactylogyridae* Bychowsky et dans l'ordre des *Capsaloidea* Price.

YAMAGUTI (1963: 94-104) conserve la famille des *Diplectanidae* Bychowsky, 1957 sans subdivisions et y inclut les genres *Rhabdosynochus* Mizelle et Blatz, 1941 et *Rhamnocercus* Monaco, Wood et Mizelle, 1954. Il place les *Diplectanidae* dans la nouvelle super-famille des *Dactylogyroidea* Yamaguti, 1963.

OLIVER (1968) réhabilite la sous-famille des *Diplectaninae* Monticelli, 1903 et crée ensuite (1969) la sous-famille des *Lamellodiscinae* Oliver, 1969, admise par BYCHOWSKY et NAGIBINA (1976 et 1977) et par KARYAKARTE et DAS (1978).

BYCHOWSKY et NAGIBINA (1977) démontrent que les genres *Murraytrema* Price, 1937, *Allomurraytrema* (Yamaguti, 1958) (sic) et *Lobotrema* Tripathi, 1959 sont des *Diplectanidae* Bychowsky, 1957 dont ils retiennent, comme caractère primordial, la disposition des hamuli et des barres transversales du hapteur.

OLIVER (1982) propose la création de la sous-famille des *Murraytrematoidinae* Oliver, 1982 pour regrouper les *Diplectanidae* dépourvus d'organes adhésifs accessoires et divise la famille des *Diplectanidae* Bychowsky, 1957 en quatre sous-familles reconnues par DOSSOU (1985).

Depuis une vingtaine d'années, de nombreuses espèces et plusieurs genres ont été décrits, en particulier sur les côtes de France (EUZET et OLIVER, 1965 a et b, 1966, 1967; OLIVER, 1968, 1969, 1973, 1974b, 1980 a et b, 1984a, 1986; LAMBERT et MAILLARD, 1974), en Méditerranée orientale (OLIVER et PAPERNA, 1984), sur les côtes d'Australie (YOUNG, 1969; ROUBAL, 1981; OLIVER, 1984a; BYRNES, 1987), aux Iles Hawaii (YAMAGUTI, 1965 et 1968; OLIVER, 1983), dans l'Océan Indien (RAKOTOFIRINGA et MAILLARD, 1979; RAKOTOFIRINGA *et al.*, 1987) et même en eau douce (KRITSKY et THATCHER, 1984).

2.2-DESCRIPTION DE L'ESPECE-TYPE : *DIPLECTAN UM AEQUANS* (WAGENER, 1857) DIESING, 1858

L'espèce-type *Diplectanum aequans* (Wagener, 1857) Diesing, 1858 permet de reconnaître les traits essentiels de l'organisation que l'on retrouve chez les espèces appartenant à la famille des *Diplectanidae* Bychowsky, 1957.

2.2.1.- MORPHOLOGIE (fig. 18, 21 et 29)

Diplectanum aequans mesure de 0,65 à 1,70m de long sur 0,26 à 0,50mm de large. Il est presque entièrement couvert d'écailles caduques dont la pointe est dirigée vers l'avant.

De chaque côté de l'extrémité antérieure se trouvent trois organes glandulaires céphaliques (O.g.c.). La bouche (B) s'ouvre sur la ligne médio-ventrale. A ce niveau, dorsalement, se trouvent deux paires de taches oculaires dépourvues de cristallin (T.o.). Celles de la paire antérieure sont plus petites et plus rapprochées que celles de la paire postérieure. Sur coupe transversale, on constate que ces taches oculaires sont profondément enfoncées dans le corps.

L'orifice génital mâle et l'utérus s'ouvrent légèrement à droite de la ligne médio-ventrale, un peu en avant du milieu du corps; l'ouverture du vagin est située près du bord gauche du corps au niveau de l'ovaire.

Dans la partie postérieure une légère constriction sépare le hapteur (H). Ce dernier, plus étroit que le corps proprement dit, mesure 0,11 à 0,30mm de large. Il est muni de 2 squamodiques (un dorsal et un ventral) (Sq), 3 barres transversales (B.t.) en connexion, 2 paires d'hamuli (chacune constituée par un hamulus dorsal et un hamulus ventral) disposées à l'extrémité externe de la barre latérale située du même côté et de 14 crochetons latéraux.

TRIPATHI (1957) précise que *Diplectanum aequans* possède 3 barres transversales dans le hapteur et non 2 comme l'indiquaient tous les auteurs depuis le travail de MACLAREN (1904). SPROSTON (1946) et BEN DAWES (1947 et 1956) signalent déjà que la présence de 3 barres transversales est caractéristique du genre *Diplectanum* Diesing, 1858. Toutefois ces deux auteurs reproduisent les figures de MACLAREN et BEN DAWES précise dans ses deux ouvrages que *Diplectanum aequans* n'a que 2 barres transversales. PALING (1966) confirme la présence de 3 barres transversales chez cette espèce.

Les squamodisques (fig. 29), en forme de cupule, mesurent 180µm de diamètre. Ils sont constitués de petites pièces sclérifiées. Ces pièces, en forme d'osselets, sont imbriquées les unes dans les autres et forment de 18 à 31 rangées concentriques. Sur le vivant, elles sont disposées en quinconce et les premières rangées dessinent un U. Le nombre des pièces et la longueur des rangées augmentent progressivement tandis que la forme en U s'ouvre de plus en plus et que les dernières rangées sont à peine incurvées. Vers la dizième rangée ces pièces portent une épine triangulaire et sur les dernières rangées leur forme n'est pas définie. Sur chaque squamodisque se fixent des fibres musculaires paraissant provenir de la paroi du corps.

Les hamuli ventraux ont un manche long et renflé en son milieu. La garde, courte, forme un angle aigu avec le manche. La lame, fortement courbée, se termine par une pointe acérée. Ils mesurent:
a: 52-64µm; b: 47-62µm; c: 25-29µm; d: 24-31µm; f: 24-39µm; g: 9-13µm.

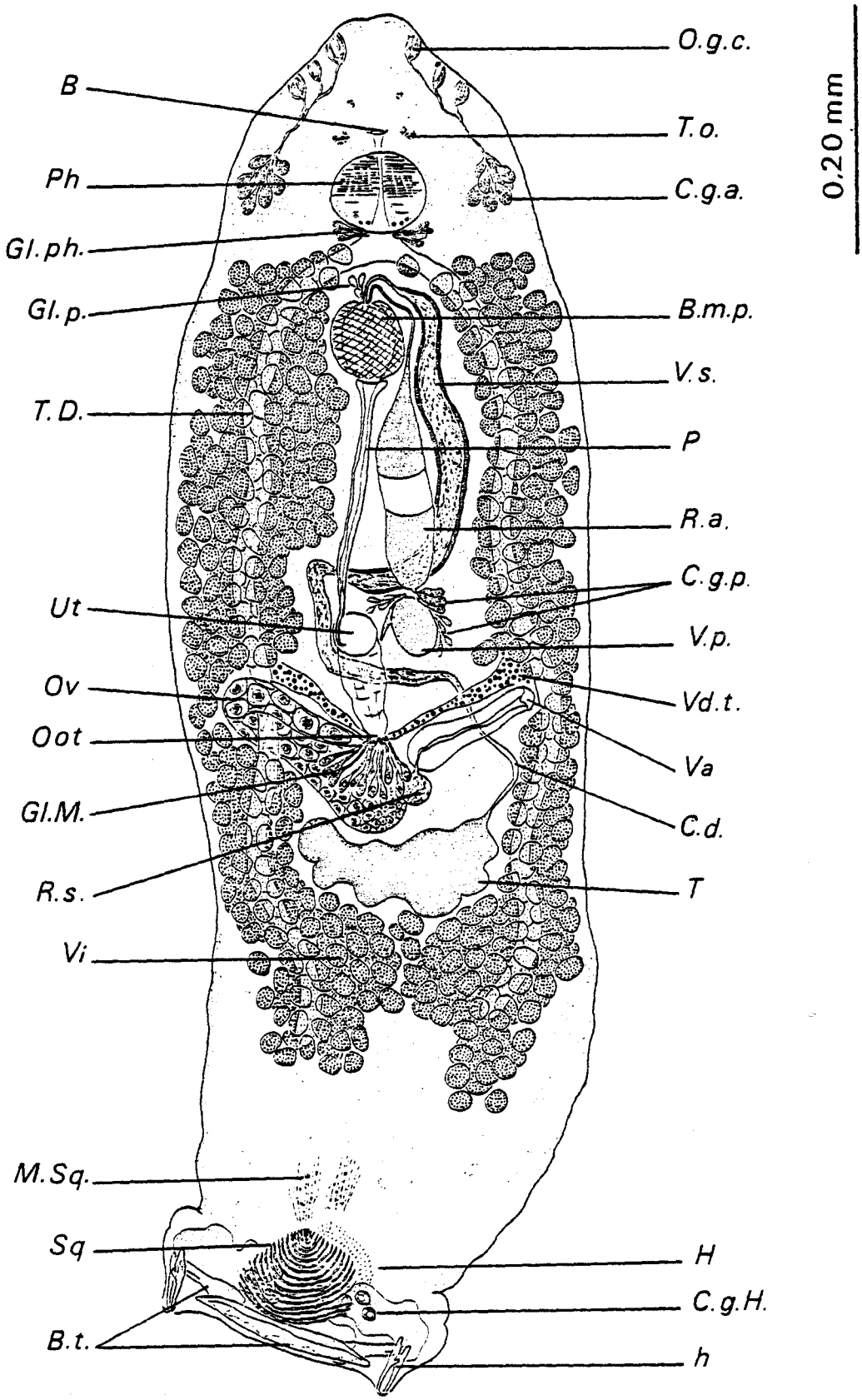


Fig. 18 - *Diplectanum aequans* (Wagener, 1857) Diesing, 1858. Animal in toto vue ventrale. B : bouche ; B.m.P. : bulbe musculaire du pénis ; B.t. : barres transversales du hapteur ; C.d. : canal déférent ; C.g.a. : cellules glandulaires antérieures ; C.g.H. : cellules glandulaires du hapteur ; C.g.p. : cellules glandulaires "prostatiques" ; Gl.M. : glande de Mehlis ; Gl.P. : glandes du pénis ; Gl. ph. : glandes pharyngiennes ; h : hamulus ; H : hapteur ; M. Sq. : muscles des squamodisques ; O.g.c. : organes glandulaires céphaliques ; Oot : ootype ; Ov : ovaire ; P : pénis ; Ph : pharynx ; R.a. : réservoir "prostatique" antérieur : R.s. : réceptacle séminal ; Sq : squamodisque ; T : testicule ; T.D. : tube digestif ; T.o. : taches oculaires ; Ut : utérus ; Va : vagin ; Vd. t. : vitelloducte transverse ; Vi : vitellogènes ; V.p. : vésicule postérieure; V.s. : vésicule séminale.

Les hamuli dorsaux portent sur le manche un renflement proéminent qui peut représenter la garde soudée à ce dernier. La lame est bien courbée. Ils mesurent:
a': 41-53µm; b': 41-56µm; c': 22-26µm.

Les hamuli de chaque paire sont réunis entre eux et aux barres transversales par plusieurs petits muscles.

Les deux barres transversales latérales, situées dorsalement, s'élargissent progressivement vers leur extrémité axiale. Elles mesurent de 53 à 79µm de long. La barre transversale médiane, située ventralement mesure de 155 à 187µm de long. Elle est effilée aux deux extrémités, légèrement rétrécie en son milieu et présente une gorge longitudinale.

Les quatorze crochetons marginaux, de 12µm de long, sont disposés symétriquement, sept de chaque côté, à l'extrémité de petits mamelons mobiles.

2.2.2.- ANATOMIE (fig. 18 et 21)

2.2.2.1- **Système glandulaire** (fig. 18)

De chaque côté du corps, au niveau du pharynx, il y a un amas de cellules glandulaires (C.g.c.). La sécrétion de ces cellules est conduite par de fins canaux jusqu'aux organes céphaliques où elle prend l'aspect de fins bâtonnets parallèles.

Dans le hapteur, au niveau des squamodisques, se trouvent trois amas de sécrétion granuleuse, colorable par le carmin, que MACLAREN (1904) a déjà représentés. L'un de ces amas se trouve au niveau de la barre médiane. Les deux autres, situés en avant des barres transversales, contiennent trois gros noyaux (20-22µm de diamètre) à nucléole volumineux (7-10µm de diamètre) qui pourraient être les noyaux des cellules sécrétrices (C.g.H.).

2.2.2.2.- **Appareil digestif** (fig. 18)

A la bouche (B) fait suite un court prépharynx qui conduit au pharynx en barillet (Ph), assez volumineux (78µm de long sur 70µm de large). Ce pharynx présente une zone musculo-glandulaire antérieure et une zone glandulaire postérieure. Les cellules glandulaires ("salivaires") (Gl.ph.) aboutissent à la partie postérieure du pharynx. Le pharynx est évaginale; d'après leurs figures (pl. XIII, fig. 11, 15 et 19) VAN BENEDEN et HESSE (1863) semblent l'avoir déjà observé. L'œsophage est pratiquement inexistant. L'intestin est formé de deux branches digestives parallèles (T.D.), terminées en cul de sac et s'étendent de chaque côté du corps, au milieu des glandes vitellogènes.

2.2.2.3- **Système génital** (fig. 18 et 21)

2.2.2.3.1- ***Appareil mâle***

Le testicule (T) unique est situé dans le tiers postérieur du corps. Cet organe est à contour lisse ou plus ou moins lobé selon l'état physiologique. Ces deux aspects correspondent à ce qui a été respectivement noté par PALING (1966a) et par MACLAREN (1904).

Du bord antérieur gauche du testicule part le canal déférent (C.d.). Celui-ci se dirige vers l'avant et sur la gauche. Au niveau des glandes de Mehlis (G.M.) il revient vers la droite, croise dorsalement le vagin (Ca), puis s'élargit et remonte parallèlement à l'axe du corps. Il passe encore une fois à gauche entre les deux réservoirs "prostatiques (R.a. et R.p.). Au-delà il remonte directement vers l'avant. Cette dernière partie ascendante du canal déférent forme une importante vésicule séminale (V.s.) à paroi musculaire épaisse (10 à 12µm) dont la surface externe est finement plissée. La lumière de la vésicule séminale (18 à 25µm de large) est toujours remplie de spermatozoïdes. A la partie antérieure la vésicule séminale se prolonge par un fin canal qui se recourbe vers l'arrière pour pénétrer dans le bulbe muculaire du pénis (B.m.p.).

Le bulbe musculaire du pénis, grossièrement sphérique (57-85µm de long sur 43-67µm de large) a une paroi musculaire très épaisse, formée de fibres obliques entrecroisées.

Au pôle inférieur du bulbe musculaire se trouve un long pénis tubulaire (P), sclérifié, de 150 à 290µm de long, constitué de deux tubes emboîtés. Elargi en entonnoir à son extrémité proximale, le pénis, presque rectiligne, s'amincit vers son extrémité distale. Cette partie effilée et arquée porte, sur la face interne de la courbure, une dentelure décrite par OLIVER (1968). Cette observation a été confirmée au microscope électronique à balayage par MAILLARD *et al.* (1982). Selon l'angle d'observation, l'extrémité du pénis apparaît en forme de cuiller (fig. 21). La cavité du bulbe musculaire du pénis paraît communiquer avec le tube interne; ce dernier se termine à la base de la pointe arquée.

Sur quelques préparations on peut voir trois ou quatre petites vésicules glandulaires déboucher dans le bulbe musculaire du pénis au même niveau que le canal déférent assimilables aux glandes du pénis de *Diplectanum flutviatile* (Johnston et Tiegs, 1922) (Gl.p.).

Entre le pénis et la vésicule séminale, se trouve le "réservoir prostatique antérieur" (R.a.) des anciens auteurs. Ce réservoir, fusiforme, à paroi musculaire assez épaisse (8 à 12 µm), mesure de 160 à 200µm de long sur 53 à 67 µm de large. D'après PALING (1966a) les cellules sécrétrices du spermatophore, dispersées parmi les glandes vitellogènes déverseraient leur sécrétion dans le réservoir antérieur. A la base du réservoir antérieur nous avons observé de 4 à 6 petites vésicules, remplies d'une substance granuleuse, qui y déversent leur contenu. Le réservoir antérieur présente trois zones: deux zones terminales (situées chacune à l'une des extrémités du réservoir) colorées en rouge par le carmin (la zone antérieure étant la plus foncée) et une zone médiane, étroite, qui conserve sa couleur jaune naturelle. Chez les individus examinés (sur le vivant ou après montage) le disque central est nettement marqué, mais sa forme, son importance et sa position, sont variables. Ce disque, généralement concave en avant et convexe en arrière, peut devenir biconcave, biplan, ou même nettement conique en arrière. Il mesure 15 à 25µm d'épaisseur, mais il peut s'amincir jusqu'à 5µm à peine. Habituellement situé au milieu du réservoir, on peut aussi l'observer plus en avant ou plus en arrière. De l'extrémité distale du réservoir antérieur part un fin canal qui aboutit au bulbe musculaire du pénis, juste à côté du canal déférent.

Immédiatement en arrière de ce réservoir se trouve la vésicule postérieure (V.p.), ou "réservoir prostatique postérieur" des anciens auteurs, en forme de cornue et à cavité unique. Autour de celui-ci se trouvent de petites cellules glandulaires (C.g.p.) qui y déversent leur sécrétion. PALING (1966a) n'indique pas avec certitude le rôle de cette sécrétion.

2.2.2.3.2- ***Appareil femelle***

L'ovaire (Ov), allongé, pré-testiculaire, entoure la branche digestive droite. L'extrémité distale de cet organe est dirigée obliquement vers l'arrière.

L'épaisse paroi musculaire du vagin (Va) entoure une cavité étroite et très légèrement sclérifiée. La moitié inférieure du vagin, à paroi plus mince, communique par un fin canal vaginal avec un petit réceptacle séminal CR.s.). Des cellules glandulaires, de petite taille, sont situées contre la paroi externe du vagin.

Dans l'ootype (Oot) débouchent l'oviducte, le canal du réceptacle séminal, les canaux des glandes de Mehlis, situées en arrière du réceptacle séminal, et le vitelloducte impair. La sécrétion des glandes de Mehlis s'accumule à l'extrémité des canalicules qui se dilatent et deviennent très colorables.

De l'ootype part l'utérus (Ut) ventral qui se dirige vers l'avant. On n'observe jamais d'œufs dans l'utérus.

Les glandes vitellogènes (Vi) forment deux bandes latérales entourant les branches digestives, depuis le pharynx jusqu'au hapteur. Les vitelloductes transverses (V.d.t.) difficilement visibles, se détachent un peu en avant de l'ovaire.

2.3– POSITION SYSTEMATIQUE DE LA FAMILLE DES *DIPLECTANIDAE*

Les Monogènes de la famille des *Diplectanidae* Bychowsky, 1957 appartiennent à la sous-classe des *Monopisthocotylea* Odhner, 1912 que DOSSOU (1985: 40-42) définit de la manière suivante:

MONOPISTHOCOTYLEA Odhner, 1912.- Hapteur simple, hamuli présents ou absents, barres transversales présentes ou absentes, 14 ou 16 crochetons, pièces sclérifiées supplémentaires présentes ou absentes.- Organes glandulaires céphaliques présents ou absents. Lobes céphaliques présents ou absents. Ventouses buccales ou extrabuccales présentes ou absentes. Taches oculaires présentes ou absentes.- Intestin sacciforme ou bifurqué à branches simples ou ramifiées, unies ou non à la partie postérieure.- Pas de canal génito-intestinal.- Un ou plusieurs testicules. Organe copulateur sclérifié ou non, avec ou sans pièce accessoire. Glandes prostatiques présentes ou absentes. Ovaire prétesticulaire, intercaecal ou entourant la branche digestive droite. Ouverture vaginale unique ou parfois dédoublée, médiane, submédiane ou latérale. Vagin sclérifié ou non. Réceptacle séminal présent.- Ovipares ou vivipares.- Parasites de Poissons, rarement d'Amphibiens.

La famille des *Diplectanidae* Bychowsky, 1957 se place dans l'ordre des *Dactylogyridea* Bychowsky, 1937:

DACTYLOGYRIDEA Bychowsky, 1937.- *Monopisthocotylea* Odhner, 1912.- Organes glandulaires céphaliques présents. Lobes céphaliques présents ou absents.- Intestin bifurqué à branches simples ou ramifiées, unies ou non à la partie postérieure.- Un testicule post-ovarien. Organe copulateur sclérifié avec ou sans pièce accessoire. Un ou deux réservoirs prostatiques.- Ouverture vaginale unique, médiane, submédiane ou latérale. Ovaire massif.- Ovipares.- Parasites de Poissons, rarement d'Amphibiens.

Dans l'ordre des *Dactylogyridea* Bychowsky, 1937, la disposition de l'ovaire permet à DOSSOU (1985: 42) de séparer deux groupes que nous proposons de considérer comme deux sous-ordres:

– le sous-ordre des *DACTYLOGYRINEA* Bychowsky, 1937 regroupant les familles dont l'ovaire massif est inter-caecal;
– le sous-ordre des *DIPLECTANINEA* nov. sub-ord. regroupant les familles dont l'ovaire, en forme de cornue, entoure la caecum digestif droit.

La morphologie de l'intestin, soit en anneau, soit formé de deux caecums non réunis, permet également de distinguer deux groupes dans ce nouveau sous-ordre. Les descriptions ou, plus souvent, les dessins de plusieurs auteurs confirment que chez les *Monopisthocotylea* la morphologie de l'intestin des adultes est déjà établie chez les oncomiracidiums (BYCHOWSKY, 1957; LLEWELLYN, 1963; KEARN, 1963b et 1974c;YOUNG, 1969; OLIVER, *cf. infra*). VALA *et al.* (1982) signalent que le genre *Haliotrema* Johnston et Tiegs, 1922 contient des espèces avec un intestin formé de deux caecums indépendants et d'autres avec un intestin en anneau. C'est en utilisant ce critère anatomique que EUZET et SURIANO (1977) créent le genre *Ligophorus* Euzet et Suriano, 1977 et le séparent du genre *Ancyrocephalus* Creplin, 1839. Nous poposons de considérer les deux groupes de *Diplectaninea* comme deux super-familles:

– *Diplectanoidea* Bychowsky, 1957, regroupant les familles dont l'intestin est formé de deux caecums séparés. Le nombre et la disposition des barres transversales et des hamuli permettent de différencier les familles constituant ce taxon.
Famille-type: *Diplectanidae* Bychowsky, 1957
– *Heterotesioidea* Euzet et Dossou, 1979 regroupant les familles dont l'intestin est en anneau.
Famille-type: *Heterotesiidae* Euzet et Dossou, 1979.

Il est maintenant nécessaire de revoir la classification du sous-ordre des *Dactylogyrinea* Bychowsky, 1937 en tenant compte de ce nouveau critère.

La position systématique de la famille des *Diplectanidae* Bychowsky, 1957 peut être résumée de la manière suivante:

Classe: *Monogenea* (Carus, 1863) Bychowsky, 1937
Sous-classe: *Monopisthocotylea* Odhner, 1912
Ordre: *Dactylogyridea* Bychowsky, 1937
Sous-ordre: *Diplectaninea* nov. sub.-ord.
Super-famille: *Diplectanoidea* Bychowsky, 1957
Famille: *Diplectanidae* Bychowsky, 1957
    syn. *Dactylogyridae* Bychowsky, 1933 *partim*
Sous-familles: *Diplectaninae* Monticelli, 1903
    syn. *Lepidotreminae* Johnston et Tiegs, 1922
Lamellodiscinae Oliver, 1969
Rhabdosynochinae nov. sub-fam.
Murraytrenatoidinae Oliver, 1982
    syn. *Ancyrocephalinae* Bychowsky, 1937 *partim*

2.4.- DEFINITION ET DIVISION DE LA FAMILLE DES *DIPLECTANIDAE*

Lorsqu'elle a été créée par BYCHOWSKY (1957) la famille des *Diplectanidae* comptait 8 genres et 35 espèces. Pour YAMAGUTI (1963: 94-104) elle comprend 12 genres et 50 espèces. Le nombre important d'espèces nouvelles décrites depuis 25 ans rendait nécessaire une mise au point de la systématique et de la taxinomie de cette famille. Ce travail nous conduit à reconnaître 168 espèces et 17 genres répartis dans 4 sous-familles.

2.4.1.- FAMILLE DES *DIPLECTANIDAE* BYCHOWSKY, 1957

Syn.: *Gyrodactylidae* Cobbold, 1864, *partim* (1)
Dactylogyridae Bychowsky, 1933, *partim*

Diagnose: *Dactylogyridea-Diplectaninea-Diplectanoidea*.- Corps couvert (entièrement ou partiellement) ou non d'écailles tégumentaires.- Hapteur avec trois barres transversales (une médiane ventrale, deux latérales dorsales) en connexion, exceptionnellement deux barres transversales (latérales dorsales) seules; deux paires de hamuli (constituées par un hamulus ventral et un hamulus dorsal) disposées à l'extrémité externe de la barre transversale latérale dorsale située du même côté (les hamuli dorsaux étant articulés sur l'extrémité externe de la barre dorsale située du même côté; les hamuli ventraux étant reliés par des fibres musculaires à l'extrémité externe de la barre dorsale située du même côté); 14 crochetons marginaux (exceptionnellement 12 chez les adultes du genre *Latericaecum* Young, 1969); organes adhésifs accessoires (squamodisques, lamellodisques ou placodisques) présents ou absents.- Organes et glandes céphaliques présents. Cellules ou masses glandulaires présentes ou absentes au voisinage des barres transversales du hapteur; bourses glandulaires présentes ou absentes dans le pédoncule haptorial.- Taches oculaires (deux paires) présentes ou absentes, parfois réduites à l'état de grains pigmentaires dispersés.- Intestin formé de deux caecums non réunis à la partie postérieure.- Appareil osmorégulateur avec ou sans anse sur le collecteur antérieur.- Testicule unique, post-ovarien; canal déférent entourant ou non le caecum digestif gauche et se dilatant en vésicule séminale dans sa partie terminale. Appareil copulateur mâle constitué par un cirre spinulé ou non, un pénis avec ou sans pièce(s) accessoire(s), ou un appareil complexe; bulbe du pénis présent ou absent.- Ovaire prétesticulaire, compact, entourant le caecum digestif droit. Vagin présent (sclérifié ou non) ou exceptionnellement absent chez *Murraytrematoides pricei* (Caballero, Bravo-Hollis et Grocott, 1955); ouverture du vagin située dans la moitié gauche corps (latérale ou sublatérale) exceptionnellement dans la moitié droite. Vitellogènes enveloppant les caecums digestifs. Œufs tétraédiques ou ovoïdes avec filament polaire.- Oncomiracidium avec quatre ou cinq paires de protonéphridies.- Parasites de Téléostéens marins, d'eau saumâtre ou d'eau douce.

La présence de 12 crochetons a été signalée par YOUNG (1969) chez les adultes de *Latericaecum pearsoni* Young, 1969 alors que les oncomiracidiums de cette espèce en possèdent 14. Le nombre, apparemment aberrant, de 12 crochetons proviendrait de la perte de 2 crochetons par les adultes. La famille des *Diplectanidae* Bychowsky, 1957 est bien caractérisée par un hapteur armé de 14 crochetons.

Chez quelques espèces du genre *Diplectanum* Diesing, 1858, les auteurs ne mentionnent pas que l'ovaire entoure le caecum digestif droit. Si cette disposition était confirmée, elle serait digne d'intérêt.

Les organes adhésifs accessoires sont homologues et dérivent d'écailles tégumentaires hypertrophiées ou modifiées. Leur structure permet de distinguer:

---

(1) Van Beneden et Hesse (1863) nomment cette famille en français, "Gyrodactylidés", c'est à dire un nom vernaculaire. Sproston(1946: 193-194), puis Baer et Euzet (1961: 331) retiennent la dénomination utilisée par Cobbold (1864).

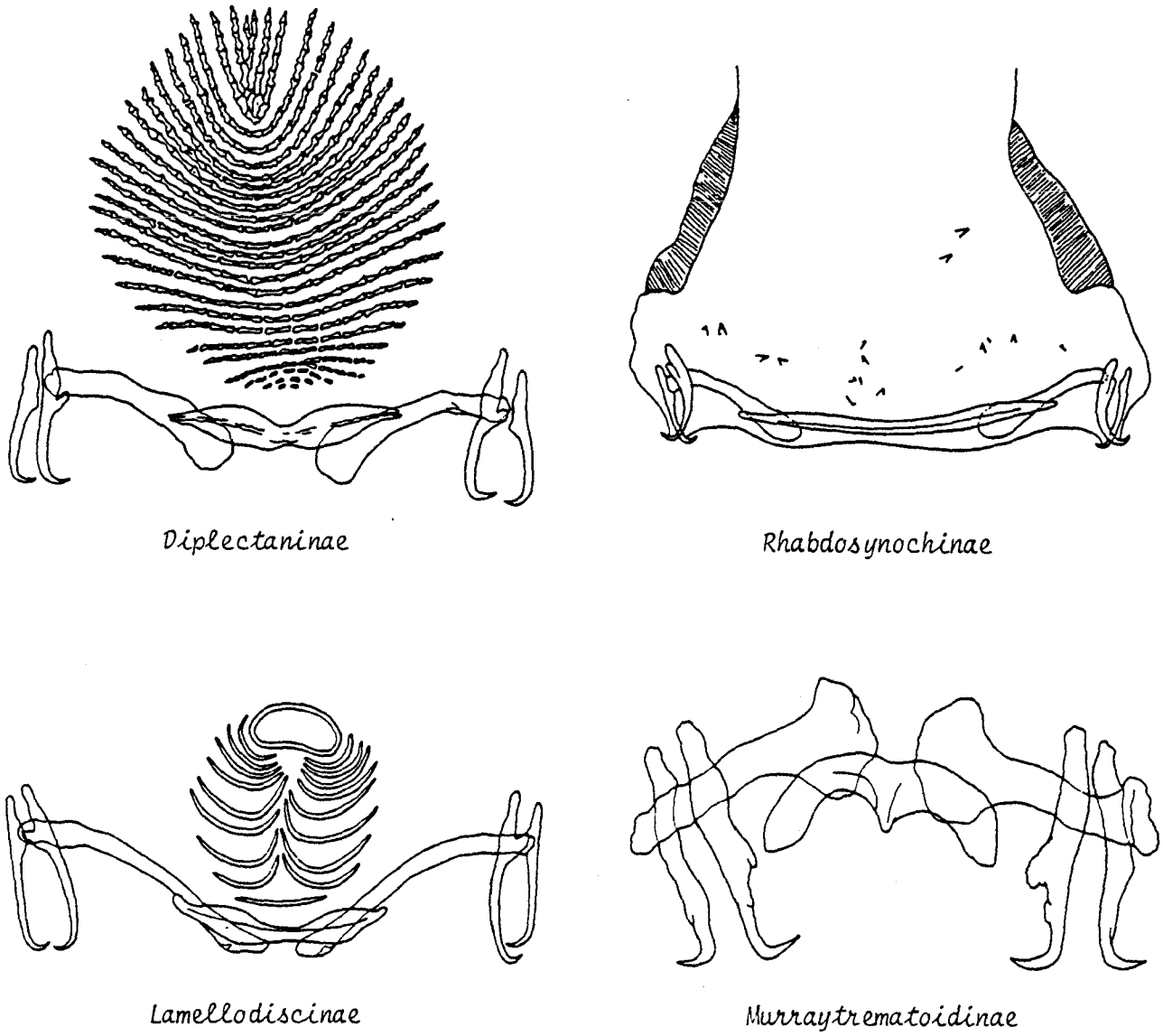


Fig. 19 - Armature du hapteur chez les sous-familles de *Diplectanidae* Bychowsky, 1957.

– squamodisques: constitués de rangées de pièces, en forme d'osselets, plus ou moins imbriquées les unes dans les autres et dérivant d'écailles tégumentaires;
– lamellodisques: constitués de lamelles que nous considérons comme provenant de la fusion de pièces dérivant, elles aussi, d'écailles tégumentaires;
– placodisques: constitués de plaques provenant de la soudure d'épines représentant des écailles tégumentaires hypertrophiées.

La présence ou l'absence, ainsi que le type, des organes adhésifs accessoires permettent de séparer quatre sous-familles (fig. 19):

– organes adhésifs accessoires présents:
• 1 ou 2 squamodisques: *Diplectaninae* Monticelli, 1903
• 1 ou 2 lamellodisques: *Lamellodiscinae* Oliver, 1969
• 2 placodiques: *Rhabdosynochinae* nov. sub.-fam.

– organes adhésifs accessoires absents: *Murraytrematoidinae* Oliver, 1982

2.4.2.- SOUS-FAMILLE DES *DIPLECTANINAE* MONTICELLI, 1903 (fig. 19-20)

Syn.: *Lepidotreminae* Johnston et Tiegs, 1922
Diagnose: *Diplectanidae* Bychowsky, 1957.- Hapteur avec trois barres transversales (une médiane ventrale et deux latérales dorsales) en connexion; deux paires d'hamuli (constituées chacune par un hamulus dorsal et un hamulus ventral) disposées à l'extrémité externe de la barre transversale latérale dorsale située du même côté; un (ventral) ou deux (un dorsal et un ventral) squamodisques.- Bourses glandulaires du pédoncule haptorial et cellules ou masses glandulaires du hapteur présentes ou absentes.- Système osmorégulateur avec une anse sur le collecteur antérieur.- Canal déférent n'entourant par le caecum digestif gauche. Appareil copulateur mâle constitué par un cirre, spinulé ou non, un pénis sclérifié avec ou sans pièce accessoire, ou un appareil complexe. Vagin présent, sclérifié ou non, situé dans la moitié gauche du corps (latéral, sub-latéral, ou sub-médian), exceptionnellement à droite de la ligne médiane chez *Diplectanum minousi*.- Œufs tétraédriques ou ovoïdes avec un filament polaire.- Oncomiracidium avec cinq paires de protonéphridies. Parasites de Téléostéens marins, d'eau saumâtre ou d'eau douce.

8 genres. Genre-type: *Diplectanum* Diesing, 1858.

Clé de détermination des genres de la sous-famille des *Diplectaninae* Monticelli, 1903 (fig. 20):

1 - un squamodisque: ——— *Monoplectanum*
– deux squamodisques: ——— 2
2 - Squamodisques constitués de rangées de pièces en forme d'épines ou d'écailles alignées et non imbriquées: ——— *Latericaecum*
– squamodisques constitués de rangées de pièces en forme d'osselets et imbriquées: ——— 3
3 - squamodisques avec de grosses épines réunies en éventail: ——— *Lepidotrema*
– squamodisques sans grosses épines réunies en éventail: ——— 4
4 - toutes les rangées des squamodisques discontinues, constituées par deux portions disjointes pouvant être "reliées" par des pièces simplifiées; barre ventrale mince et recourbée en crosse aux deux extrémités; organes glandulaires céphaliques disposés de chaque côté en une rangée serrée: ——— *Pseudolamellodiscus*
– premières rangées, au moins, continues dessinant un U ou un V; barre ventrale généralement massive, jamais recourbée en crosse aux extrémités; 3 ou 4 paires d'organes glandulaires céphaliques: ——— 5
5 - premières rangées des squamodisques fermées et dessinant un cercle ou un ovale: ——— *Cyclopectanum*
– premières rangées des squamodisques ouvertes vers l'avant: ——— 6
6 - barres transversales noueuses, hamuli ventraux styliformes, hamuli dorsaux avec un profond sillon transversal à la base du manche: ——— *Pseudodiplectanum*
– barres transversales lisses; hamuli ventraux avec manche, garde et lame individualisés: ——— 7
7 - premières rangées des squamodisques dessinant un U: ——— *Diplectanum*
– premières rangées des squamodisques dessinant un V: ——— *Heteroplectanum*

2.4.2.1- GENRE *DIPLECTANUM* DIESING, 1858 (fig. 18, 20-29)

Syn.: *Dactylogyrus* Wagener, 1857, *partim, nec* Diesing, 1850
Acleotrema Johnston et Tiegs, 1922
Lepidotes Johnston et Tiegs, 1922
Squamodiscus Yamaguti, 1934
Neodiplectanum Mizelle et Blatz, 1941
Pseudorhabdosynochus Yamaguti, 1958
Lamellodiscoides Yamaguti, 1963
Pseudolamellodiscoides Gupta et Krishna, 1979

Diagnose: *Diplectaninae* Monticelli, 1903.- Hapteur avec trois barres transversales (deux latérales dorsales et une médiane ventrale) en connexion; deux paires d'hamuli (constituées chacune par un hamulus dorsal et un hamulus ventral) disposées à l'extrémité externe de la barre transversale latérale dorsale située du même côté; deux squamodisques (un dorsal et un ventral) constituées de pièces en forme d'osselets et imbriquées, disposées en rangées concentriques ouvertes vers l'avant et celles de la moitié antérieure dessinant un U; 14 crochetons marginaux.- Trois ou quatre paires d'organes glandulaires céphaliques; cellules ou masses glandulaires du hapteur et/ou bourses glandulaires du pédoncule haptorial souvent présentes.- Taches oculaires (deux paires) ou grains pigmentaires présents.- Système osmorégulateur avec anse céphalique sur le collecteur antérieur.- Cirre non spinulé ou pénis sclérifié avec ou sans pièce accessoire. -Vagin présent, sclérifié ou non; ouverture du vagin située dans la moitié gauche du corps (latérale, sub-latérale ou sub-médiane), exceptionnellement à droite de la ligne médiane chez *Diplectanum minousi*. Œufs tétraédriques ou ovoïdes

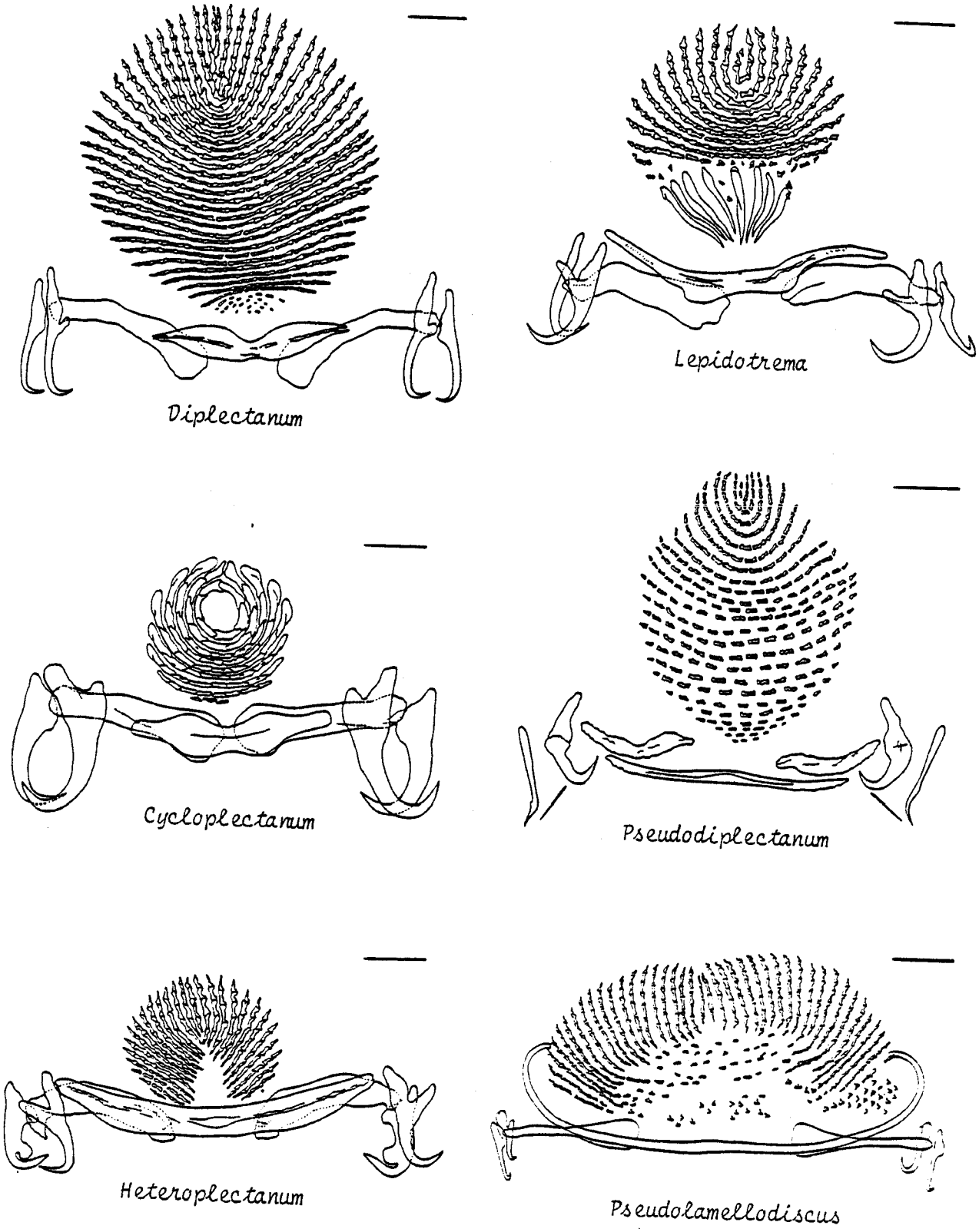


Fig. 20 - Armature du hapteur des genres de la sous-famille des *Diplectaninae* Monticelli, 1903.

avec filament polaire.- Oncomiracidium avec cinq paires de protonéphridies.- Parasites de Téléostéens marins, d'eau saumâtre ou d'eau douce.- 60 espèces.

MACCALUM (1915 et 1916) décrit sous le nom de *Diplectanum* (2), envisagé comme sous-genre de *Tetraonchus* (2), cinq espèces nouvelles: *Diplectanum lactophrys* MacCallum, 1915, *Diplectanum teuthis* MacCallum 1915, *Diplectanum longiphallus* MacCallum 1915, *Diplectanum balistes* MacCallum 1915 et *Diplectanum plurovitellun* MacCallum, 1916. Ces espèces ont été transférées dans les genres *Ancyrocephalus* Creplin, 1829, *Diplectanotrema* Johnston et Tiegs, 1922 ou *Tetrancistrum* Goto et Kikuchi, 1917 par JOHNSTON et TIEGS (1922) et PRICE (1937).

JOHNSTON et TIEGS (1922), puis FURHMANN (1928) et SPREHN (1933) considèrent le genre *Diplectanum* Diesing, 1858 comme un synonyme du genre *Ancyrocephalus* Creplin, 1839.

PRICE (1937) réhabilite le genre *Diplectanum* Diesing, 1858 et considère les genres *Acleotrema* Johnston et Tiegs, 1922, *Lepidotes* Johnston et Tiegs, 1922 et *Squamodiscus* Yamaguti, 1934 comme ses synonymes.

Dans l'étude des parasites des poissons des îles Hawaii, YAMAGUTI (1968) décrit un parasite de *Kyphosus cinerascens* (Forsskål, 1775) qu'il rapporte au genre *Acleotrema* Johnston et Tiegs, 1922. OLIVER (1983) transfère cette espèce dans le genre *Diplectanum* Diesing, 1858 car les squamodisques ne présentent pas de différence avec ceux des autres parasites du même hôte que YAMAGUTI (1968) attribue également au genre *Diplectanum* Diesing, 1858.

OLIVER (1969) montre que le genre *Lamellodiscoides* Yamaguti, 1963 est synonyme du genre *Diplectanum* Diesing, 1858. Nous verrons dans ce travail que les genres *Pseudorhabdosynochus* Yamaguti, 1958, *Neodiplectanum* Mizelle et Blatz, 1941 et *Pseudolamellodiscoides* Gupta et Krishna, 1979 sont également des synonymes du genre *Diplectanum* Diesing, 1858.

1– Espèce-type: *Diplectanum aequans* (Wagener, 1857) Diesing 1858 par "priorité de position" *in* DIESING (1858) d'après STILES et HASSAL (1903) et "désignation subséquente" (PRICE, 1937) (fig. 18, 21 et 29).

Syn.: *Dactylogyrus aequans* Wagener, 1857
Specimens: Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Collection helminthologique, n°246 H-TC 164 et 164bis; United States National Museum of Natural History, Helminthological Collection, n°76356.

Hôtes et localités: *Dicentrarchus labrax* (Linnaeus, 1758) (*Moronidae*): Méditerranée (WAGENER, 1857), Golfe du Lion (OLIVER, 1968 et 1970; LAMBERT et MAILLARD, 1970; LAMBERT, 1977b), Golfe de Gènes: Gènes (PARONA et PERUGIA, 1890), Naples (MACLAREN, 1904); Adriatique: Trieste (PARONA et PERUGIA, 1895; STOSSICH, 1818); Méditerranée orientale: côte d'Israël (PAPERNA et KOHN, 1964), lagune de Bardawil (PAPERNA et LAHAV, 1975; OLIVER et PAPERNA, 1984), côte de Tunisie: Iles Kerkenah (EUZET, 1984); Océan Atlantique: Golfe de Gascogne et Bassin d'Arcachon (OLIVER, 1974a, 1976 et 1977), côte de Bretagne (VAN BENEDEN et HESSE, 1863; PAPERNA et BAUDIN-LAURENCIN, 1979); Manche: Baie de Morlaix (OLIVER, localité nouvelle); Plymouth (LLEWELLYN, 1957; LLEWELLYN *et al.*, 1984; TRIPATHI, 1957; PALING, 1966a et b; KEARN, 1968; SHAW, 1980 et 1981); Mer du Nord: Ecosse (SCOTT, 1905 et 1906) (3).

Dicentrarchus punctatus (Bloch, 1792) (*Moronidae*): Méditerranée orientale: côte d'Israël (PAPERNA et KOHN, 1964), lagune de Bardawil (PAPERNA et LAHAV, 1975; OLIVER et PAPERNA, 1984); Atlantique: Golfe de Gascogne (OLIVER, 1974a, 1976, 1977 et 1982).

La présence de *Diplectanum aequans* chez un *Bagrus* sp. (*Bagridae*, Siluriforme) acheté au marché de Suez et signalée par PAPERNA et KOHN (1964) d'après la Collection du Professeur WITENBERG, doit être considéré comme une erreur de détermination (PAPERNA, 1966 *in litteris*, cité par OLIVER, 1968).

---

(2)- MacCallum (1916) attribue ces deux taxa à Van Beneden et Hesse (1863).

(3)- Pour toutes les espèces seules les citations d'observations originales ont été retenues; c'est pourquoi ne figurent pas ici celles que donnent Chauhan (1954), Dawes (1947 et 1956), Furhmann (1928), Palombi (1949), Parona (1894 et 1912), Parona et Perugia (1890), Sprehn (1933), Sproston (1946), Yamaguti (1963).

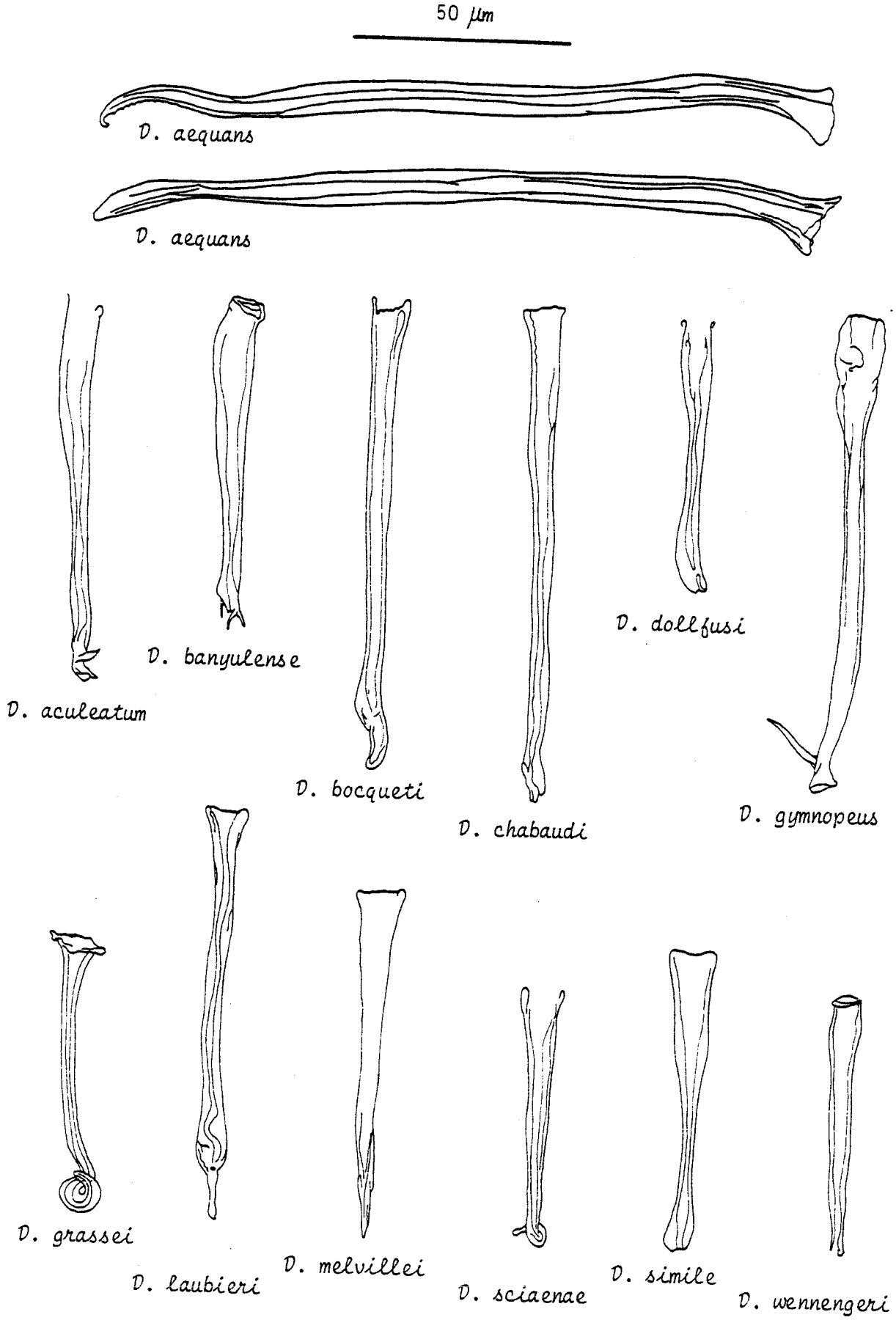


Fig. 21 - Pénis des espèces du genre *Diplectanum* Diesing, 1858 du type morphologique à pénis tubulaire long.

SONSINO (1890 et 1891) signale également *Diplectanum aequans* chez *Umbrina cirrosa* (Linnaeus, 1758) (*Sciaenidae*) à Trieste. Les *Diplectanidae* observés sur ce poisson (OLIVER, 1968 et 1980) et l'étude de la spécificité parasitaire (*cf. infra* 4.3) indiquent qu'il ne s'agit pas de ce parasite. Il n'est plus possible de savoir de quelle espèce il s'agit car les préparations ont disparu.

ORECCHIA et PAGGI (1978) mentionnent la présence de *Diplectanum aequans* chez *Dicentrarchus labrax* (sur les côtes d'Italie?) mais ne précisent pas la localité.

2– *Diplectanum aculeatum* Parona et Perugia, 1889 (fig. 21)

Syn.: *Diplectanum sciaenae* Oliver, 1974 *partim, nec* Van Beneden et Hesse, 1863.
Diplectanum sciaenae Orecchia et Paggi, 1974, *nec* Van Beneden et Hesse, 1863.
Spécimens: Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Collection helminthologique, n°247 H-Tc 165 et 165bis, 236 PE-Tj 48; United States National Museum of Natural History, Helminthological Collection, n°77467; Institut de Zoologie de Léningrad, n° NN 6425-6430.

Hôtes et localités: *Sciaena umbra* Linnaeus, 1758 = *Corvina nigra* Cuvier, 1830 (*Sciaenidae*): Méditerrannée: Golfe du Lion (OLIVER, 1968 et 1970), Mer Catalane: Rosas (PALING, 1966b), Golfe de Gênes: Gênes (PARONA et PERUGIA, 1889); Mer Noire: Karadaga (BYCHOWSKY, 1957); Mer Adriatique (GUSSEV, 1982, *in litteris*), Yougoslavie: Baie de Kotor (RADUJKOVIC, 1986).

Umbrina cirrosa (Linnaeus, 1758) (*Sciaenidae*): Méditerranée: Golfe du Lion (OLIVER, 1968), Méditerranée orientale: lagune de Bardawil (PAPERNA et LAHAV, 1975; OLIVER et PAPERNA, 1984); Atlantique: Golfe de Gascogne (OLIVER, 1974b et 1980a).

ORECCHIA et PAGGI (1978) signalent chez *Umbrina cirrosa* sur les côtes occidentales d'Italie sans indication de localité, un parasite nommé "*Diplectanum sciaenae* Van Benden et Hesse, 1863". Il s'agit très certainement de *Diplectanum aculeatum*. La morphologie, assez semblable, du pénis et de l'armature du hapteur peut entraîner la confusion entre ces deux espèces comme cela nous est arrivé (OLIVER, 1974b). Par la suite (OLIVER, 1980; OLIVER et PAPERNA, 1984) nous avons toujours trouvé *Diplectanum aculeatum* chez *Umbrina cirrosa* et *Diplectanum sciaenae* chez *Argyrosomus regius*.

3– *Diplectanum banyulense* Oliver, 1968 (fig. 21)

Holotype et Paratypes: Muséum national d'Histoire Naturelle de Paris, Collection helminthologique, n°243 H-Tc 161, 179 P-Ti 194 et 195.
Spécimen: United States National Museum of Natural History Helminthological Collection, n°76357.

Hôte et localités: *Umbrina canariensis* Valenciennes, 1843 (*Sciaenidae*): Méditerranée: Golfe du Lyon: Banyuls-sur-Mer (Pyrénées-Orientales) (OLIVER, 1968); Océan Atlantique: Golfe de Gascogne (OLIVER, 1974a et b , 1980a et 1982), côte sud-ouest d'Afrique (ALESHKINA, 1984); Sénégal: Dakar (JUSTINE, 1985: 12).

4– *Dilpectanum bauchotae* Oliver et Paperna, 1984 (fig. 22)

Syntypes: Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Collection helminthologique, n°105 Tc-Tj et 106 Tc-Tj 90.

Hôte et localité: *Sphyraena flavicauda* Rüppel, 1835 (*Sphyraenidae*) Mer Rouge: Golfe d'Aqaba, Golfe de Suez (OLIVER et PAPERNA, 1984).

5– *Diplectanum belengeri* (Chauhan, 1945) Chauhan, 1954

Syn.: *Lamellodiscus belengeri* Chauhan, 1945
Lamellodiscoides belengeri (Chauhan, 1945) Yamaguti, 1963

Hôtes et localités: *Johnius belangerii* (Cuvier, 1830) = *Sciaena belengeri* Day, 1876; *Johnius carutta* Bloch, 1793 = *Sciaena carutta* Day, 1876 (*Sciaenidae*); *Congresox talabonoides* Bloch, 1793 = *Muraenesox talabonoides* (Bleeker, 1853) (*Muraenesocidae*): Mer d'Arabie: côte de Malabar: Bombay (CHAUHAN, 1945).

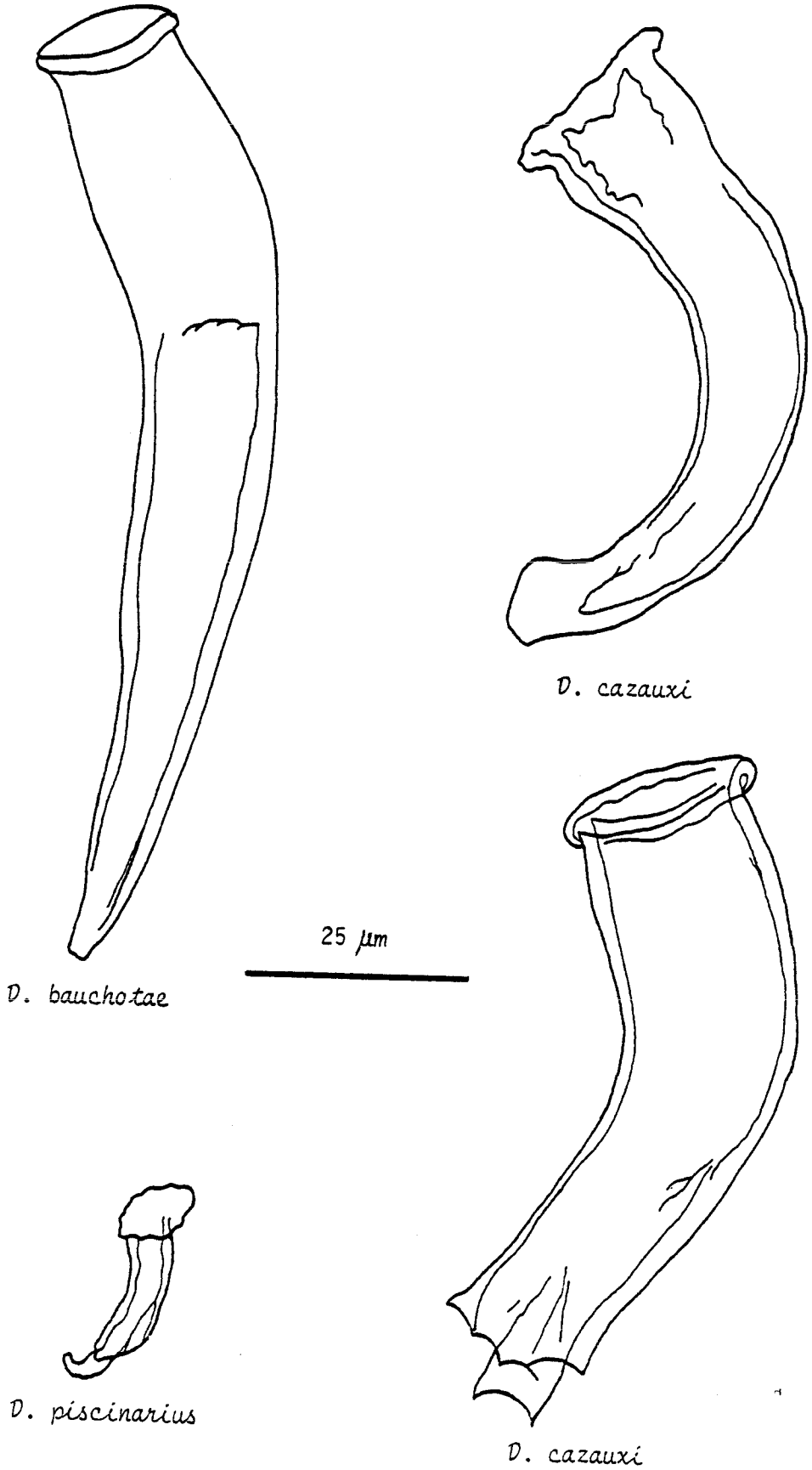


Fig. 22 - Pénis des espèces du genre *Diplectanum* Diesing, 1858 du type morphologique à pénis arqué.

6– *Diplectanum bilobatum* Hargis, 1955

Holotype: United States National Museum of Natural History, Helminthological Collection, n°49.344.

Hôtes et localités: *Cynoscion nebulosus* (Cuvier, 1830) (*Sciaenidae*): Océan Atlantique: Golfe du Mexique: Grande Isle: Jefferson Parish, Alligator Harbour (HARGIS, 1955).

Serranus sp.(*Serranidae*) Méditerranée orientale (marché de Suez) (PAPERNA et KOHN, 1964).

Le parasite de *Serranus* sp. n'ayant pu être revu, la différence d'hôte et de localisation géographique laisse penser qu'il s'agit de deux espèces différentes.

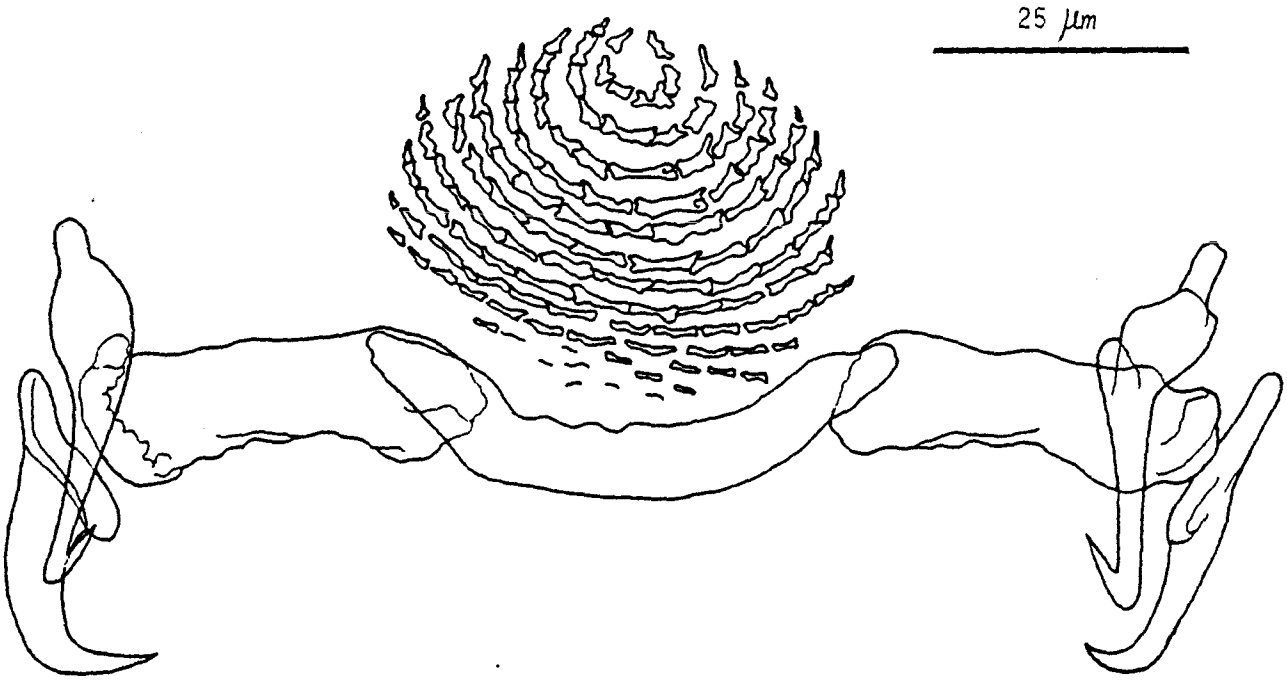


Fig. 23 - Armature du hapteur de *Diplectanum blairense* Gupta et Khanna, 1974.

7– *Diplectanum blairense* Gupta et Khanna, 1974 (fig. 23 et 24)

Spécimens: British Museum, Natural History, Parasitic Worms Section, n°1983.4.25.1-9.

Hôte et localités: *Sillago sihama* (Forsskål, 1775) (*Sillaginidae*): Mer d'Andaman: îles Andaman et Nicobar (GUPTA et KHANNA, 1974), île de Penang (GIBSON, 1985, *in litteris*).

Malgré les insuffisances de la description originale nous considérons que les spécimens de la Parasitic Worms Section au British Museum correspondent à *Diplectanum blairense* Gupta et Khanna, 1974 à cause de l'hôte et de la localité, de la morphologie de la barre transversale du hapteur, de la similitude des mensurations qui sont habituellement relevées. L'ovaire entoure bien le caecum digestif droit.

Les dimensions des pièces de l'armature du hapteur et du pénis paraissent différencier cette espèce de *Diplectanum sillagonum* Tripathi, 1957, également parasite de *Sillago sihama* sur les côtes de l'Inde.

8– *Diplectanum bocqueti* Oliver, 1980 (fig. 21)

Holotype et Paratype: Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Collection helminthologique, n°233 RE-Tj 42 et 43.

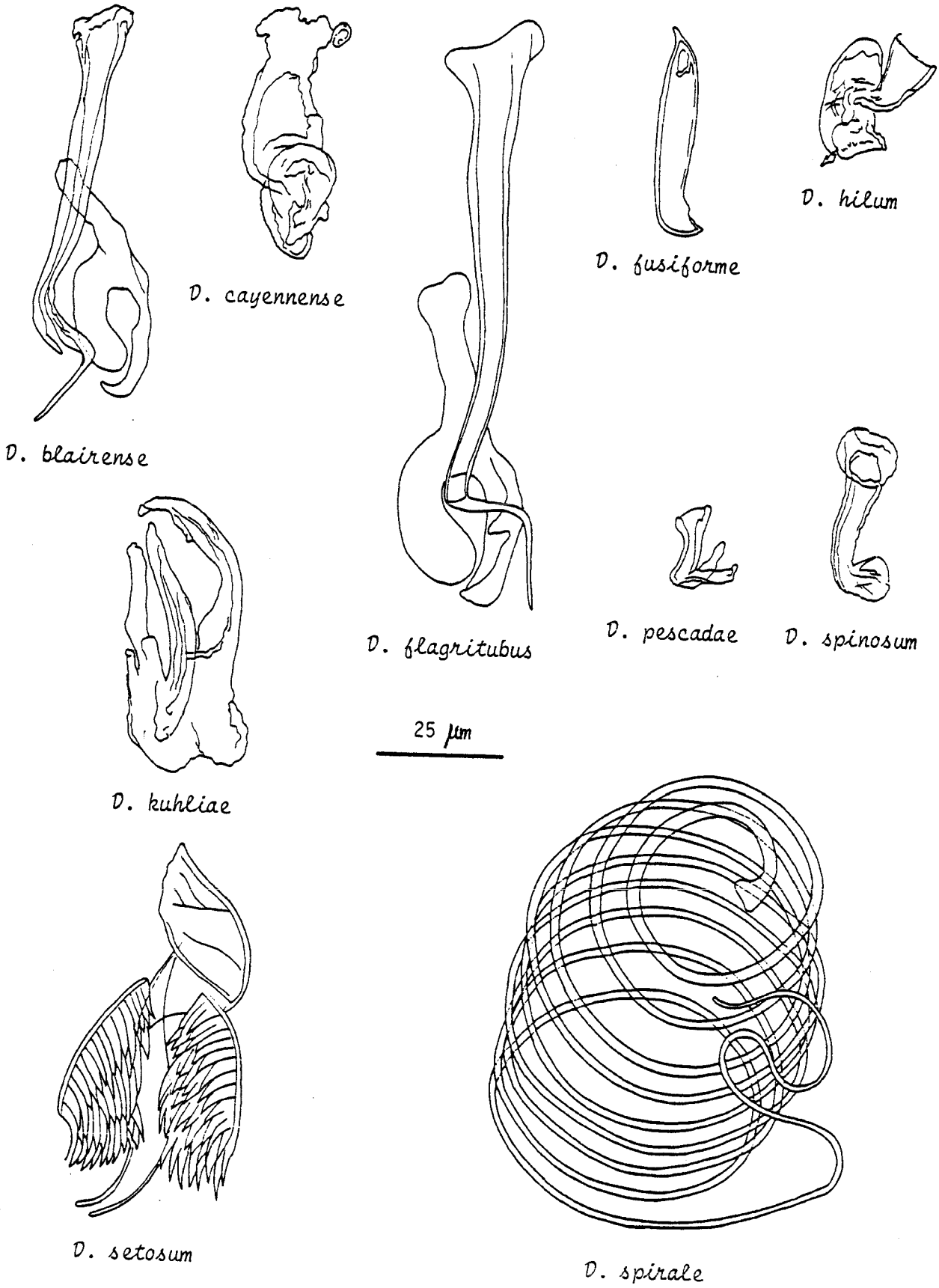


Fig. 24 - Pénis des espèces du genre *Diplectanum* Diesing, 1858 du type morphologique à pénis polymorphe. (*D. flagritubus, D. setosum* et *D. spirale* d'après NAGIBINA, 1976).

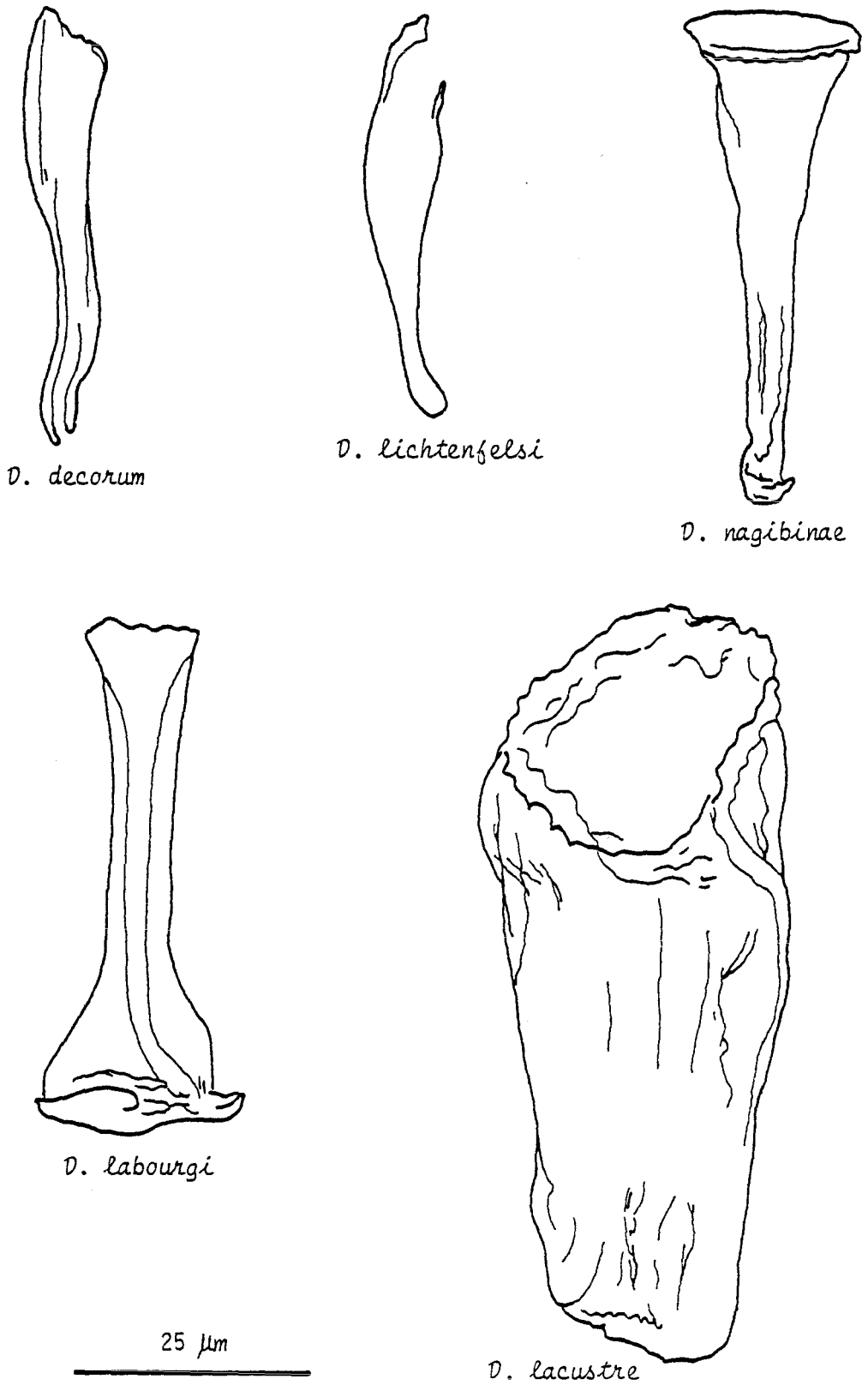


Fig. 25 - Pénis des espèces du genre *Diplectanum* Diesing, 1858 du type morphologique à pénis tubulaire court et/ou trapu.

Hôte et localité: *Argyrosomus regius* (Asso, 1801) (*Sciaenidae*): Océan Atlantique: Golfe de Gascogne (OLIVER, 1980a et 1982); Méditerranée orientale: lagune de Bardawil (OLIVER et PAPERNA, 1984).

9– *Diplectanum cayennense* Euzet et Durette-Desset, 1974 (fig. 24 et 29)

Holotype et Paratypes: Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Collection helminthologique, n°165 Tc-Ti 180 et 181.

Hôte et localité: *Plagioscion auratus* (Castelnau, 1855) (*Sciaenidae*); Océan Atlantique: Guyane: Cayenne (EUZET et DURETTE-DESSET, 1974).

10– *Diplectanum cazauxi* Oliver et Paperna, 1984 (fig. 22)

Syntypes: Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Collection helminthologique, n°105 Tc-Tj 89, 106 Tc-Tj 90 et 107 Tc-Tj 91.

Hôte et localités: *Sphyraena flavicauda* Rüppel, 1835 (*Sphyraenidae*) Mer Rouge: Golfe d'Aqaba, Golfe de Suez; Océan Indien: Kenya: côte de Malindi (OLIVER et PAPERNA, 1984).

11– *Diplectanum chabaudi* Oliver, 1980 (fig. 21 et 29)

Holotype et Paratype: Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Collection helminthologique, n°235 PE-Tj 46 et 47.

Spécimen: United States National Museum of Natural History, Helminthological Collection, n°77468.

Hôte et localités: *Umbrina cirrosa* (Linnaeus, 1758) (*Sciaenidae*): Océan Atlantique: Golfe de Gascogne (OLIVER, 1980a); Méditerranée orientale: lagune de Bardawil (OLIVER et PAPERNA, 1984); Mer Adriatique: Yougoslavie: Baie de Kotor (RADUJKOVIC, 1986).

12– *Diplectanum collinsi* (Mueller, 1936) Price, 1937

Syn.: *Lepidotes collinsi* Mueller, 1936

Hôte et localité: *Morone saxatilis* (Walbaum, 1792) = *Roccus lineatus* Bloch, 1797 (*Moronidae*): Amérique du Nord: Floride: Peace River (MUELLER, 1936).

13– *Diplectanum decorum* Kritsky et Thatcher, 1984 (fig. 25)

Holotype: Instituto Nacional de Pesquisas da Amazonia, n° PA-245-1

Paratypes: Instituto Nacional de Pesquisas da Amazonia, n° PA-245-2 et 3; University of Nebraska State Museum; n°21635; United States National Museum, Helminthological Collection, n°77917.

Hôte et localité: *Plagioscion squamosissimus* (Heckel, 1840) (*Sciaenidae*): Brésil: Amazonie: lac Janauaca (KRITSKY et THATCHER, 1984).

14– *Diplectanum dollfusi* Oliver, 1980 (fig. 21)

Holotype et Paratype: Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Collection helminthologique, n°234 PE-Tj 44 et 45.

Spécimen: United States National Museum of Natural History, Helminthological Collection, n°77466.

Hôte et localité: *Argyrosomus regius* (Asso, 1801) (*Sciaenidae*): Océan Atlantique: Golfe de Gascogne (OLIVER, 1980a et 1982); Méditerranée orientale: lagune de Bardawil (OLIVER et PAPERNA, 1984).

15– *Diplectanum epinepheli* Yamaguti, 1938

Syn. *Cycloplectanum americanum* Oliver, 1968 *partim, nec* (Price, 1937)
Cycloplectanum epinepheli (Yamaguti, 1938) Beverley-Burton et Suriano, 1981
Pseudorhabdosynochus epinepheli (Yamaguti, 1938) Kritsky et Beverley-Burton, 1986

Holotype et Paratypes: Meguro Parasitological Museum, n°22259

Hôte et localité: *Epinephelus akaara* Temminck et Schelegel, 1843 (*Serranidae*): Mer Intérieure du Japon (YAMAGUTI, 1938).

La figure originale publiée par YAMAGUTI (1938) montre que les premières rangées des squamodisques sont ouvertes vers l'avant et dessinent un U, ce qui constitue un caractère typique du genre *Diplectanum* Diesing, 1858. D'après le même document, l'ovaire dessine une boucle mais n'entoure pas le caecum digestif droit. KRITSKY et BEVERLEY-BURTON (1986) n'apportent aucune précision sur ce point.

16– *Diplectanum flagritubus* Nagibina, 1976 (fig. 24)

Holotype et Paratypes: Institut de Zoologie de l'Académie des Sciences d'U.R.S.S., Collection du Laboratoire de Parasitologie, n° Mon 5158-5172.

Hôte et localité: *Sillago sihama* (Forsskål, 1755) (*Sillaginidae*): Mer de Chine méridionale: île Hainan (NAGIBINA, 1976).

Diplectanum flagritubus Nagibina, 1976 rappelle tout-à-fait *Diplectanum blairense* Gupta et Khanna, 1974, également parasite de *Sillago sihama*, par la morphologie du pénis et de la pièce accessoire qui sont cependant de plus grande taille: 114-160µm pour le pénis et 70-90µm pour la pièce accessoire chez *Diplectanum flagritubus* Nagibina, 1976 contre 96-116µm pour le pénis et 54-60µm pour la pièce accessoire chez *Diplectanum blairense* Gupta et Khanna, 1974. Nous considérons que ces deux espèces diffèrent aussi par la taille des squamodisques (35-40µm de diamètre chez *Diplectanum flagritubus* Nagibina, 1976 et 45-47µm chez *Diplectanum blairense* Gupta et Khanna, 1974), par la morphologie des barres transversales et surtout par le vagin: sublatéral et à peu près circulaire chez *Diplectanum flagritubus* Nagibina, 1976, alors qu'il est latéral et en forme d'entonnoir chez *Diplectanum blairense* Gupta et Khanna, 1974.

17– *Diplectanum fluviatile* (Johnston et Tiegs, 1922) Price, 1937

Syn.: *Lepidotes fluviatile* Johnston et Tiegs, 1922

Hôte et localités: *Plectroplites ambiguus* (Richardson, 1845) (*Percichtyidae*): Australie: Queensland: Thompson River (JOHNSTON et TIEGS, 1922), Macintyre River: Goondiwindi (YOUNG, 1969); Victoria: Murray River (MURRAY, 1931).

18– *Diplectanum fusiforme* Oliver et Paperna, 1984 (fig. 24 et 29)

Syntypes: Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Collection helminthologique, n°108 Tc-Tj 92 et 109 Tc-Tj 93.

Hôte et localité: *Lutjanus kasmira* (Forsskål, 1775) (*Lutjanidae*): Océan Indien: côte du Kenya: Diani Beach (OLIVER et PAPERNA, 1984).

19– *Diplectanum girellae* (Johnston et Tiegs, 1922) Price, 1937

Syn.: *Acleotrema girellae* Johnston et Tiegs, 1922
Acleotrema gibsoni Young, 1969, *nec* Johnston et Tiegs, 1922, *nomen nudum*

Hôte et localités: *Girella tricuspidata* (Quoy et Gaimard, 1824) (*Kyphosidae*): Océan Pacifique: Australie: Queensland: Caloundra (JOHNSTON et TIEGS, 1922), Queensland (YOUNG, 1972).

Pour YAMAGUTI (1968) cette espèce recouvre en fait deux espèces considérées par JOHNSTON et TIEGS (1922) l'une comme les "jeunes" et l'autre comme les "adultes". Il est donc nécessaire de réétudier les parasites de *Girella tricuspidata* pour clarifier le statut de ces parasites.

YOUNG (1972) répète les indications que JOHNSTON et TIEGS (1922) donnent pour l'espèce que ces auteurs ont nommée *Acleotrema girellae*, synonyme de *Diplectanum girellae*. Faut-il supposer que

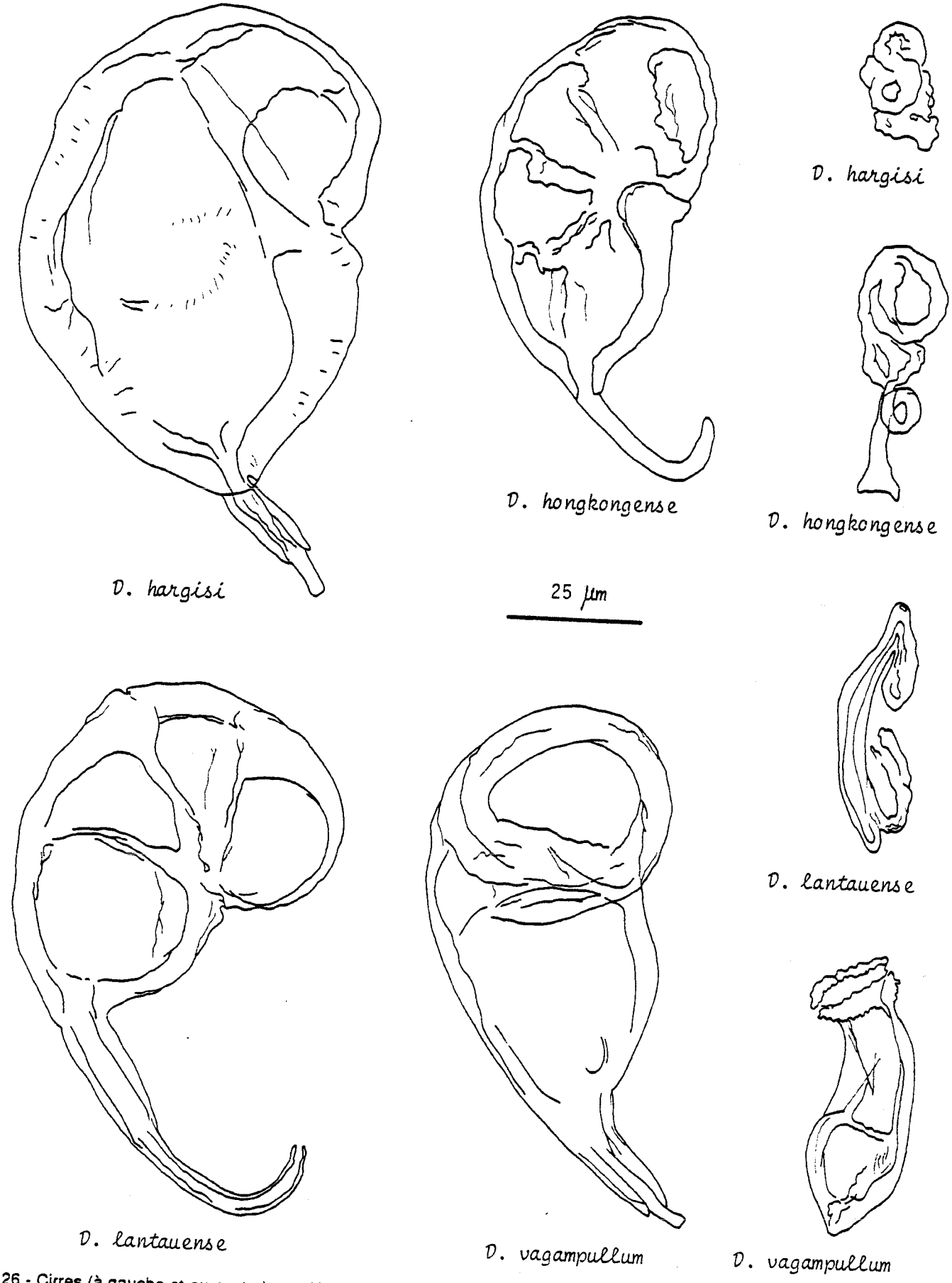


Fig. 26 - Cirres (à gauche et au centre) et sclérifications du vagin (à droite) des espèces du genre *Diplectanum* Diesing, 1858 du type morphologique à cirre avec bulbe sclérifié tétraloculé.

Agirellae a été transformé (deux fois) en *Agibsoni* dans le travail de YOUNG (1972) à la suite d'un lapsus typographique?

20– *Diplectanum grassei* Oliver, 1974 (fig. 21)

Holotype et Paratype: Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Collection helminthologique, n°58 PC-Tj 17 et 18.

Hôte et localité: *Umbrina cirrosa* (Linnaeus, 1858) (*Sciaenidae*): Océan Atlantique: Golfe de Gascogne (OLIVER, 1974b et 1980a); Méditerranée orientale: lagune de Bardawil (OLIVER et PAPERNA, 1984).

ORECCHIA et PAGGI (1978) signalent la présence de *Diplectanum grassei* chez *Umbrina cirrosa*, d'origine inconnue, achetées sur le marché de Rome (ORECCHIA, 1987, *in litteris*).

21– *Diplectanum gymnopeus* Kritsky et Thatcher, 1984 (fig. 21)

Holotype: Instituto Nacional de Pesquisas da Amazonia, n° PA-243-1

Paratypes: University of Nebraska State Museum, n°21640; United States National Museum, Helminthological Collection, n°77921.

Hôte et localité: *Plagioscion squamosissimus* (Heckel, 1840) (*Sciaenidae*): Brésil: Amazonie: lac Janauaca (KRITSKY et THATCHER, 1984).

22– *Diplectanum hargisi* Oliver et Paperna, 1984 (fig. 26)

Syn.: *Diplectanum epinepheli* Paperna et Lahav, 1975, *nec* Yamaguti, 1938

Holotype: Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Collection helminthologique, n°104 TC-Tj 88.

Hôte et localité: *Epinephelus aeneus* (E. Geoffroy Saint-Hilaire, 1817) (*Serranidae*): Méditerranée orientale: lagune de Bardawil (PAPERNA et LAHAV, 1975; OLIVER et PAPERNA, 1984).

23– *Diplectanum hilum* Kritsky et Thatcher, 1984 (fig. 24)

Holotype: Instituto Nacional de Pesquisas da Amazonia, n° PA-246-1

Paratypes: Instituto Nacional de Pesquisas da Amazonia, n° PA-246-2 à 4; University of Nebraska State Museum, n°21636; United States National Museum, Helminthological Collection, n°77916.

Hôte et localité: *Plagioscion* sp. (*Sciaenidae*): Brésil: Amazonie: lac Janauaca (KRITSKY et THATCHER, 1984).

24– *Diplectanum hongkongense* (Beverley-Burton et Suriano, 1981) Oliver, 1986 (fig. 26 et 27)

Syn.: *Pseudorhabdosynochus epinepheli* Yamaguti, 1958
Cycloplectanum americanum Oliver, 1968 *partim, nec* (Price, 1937)
Cycloplectanum hongkongense Beverley-Burton et Suriano, 1981
Cycloplectanum yamagutii Beverly-Burton et Suriano, 1981
Pseudorhabdosynochus epinepheli Kritsky et Beverley-Burton, 1986 *partim*

Holotype et Paratype: Meguro Parasitological Museum, n°22375

Spécimens: United States National Museum of Natural History, Helminthological Collection, n°76.720-76.726-76.727.

Hôtes et localités: *Epinephelus akaara* Temminck et Schlegel, 1843 (*Serranidae*): Mer Intérieure du Japon (YAMAGUTI, 1958); *Epinephelus awoara* (Temminck et Schlegel, 1843); *Epinephelus brunneus* (Bloch, 1793) (*Serranidae*): Mer de Chine méridionale: Hong-Kong (BEVERLEY-BURTON et SURIANO, 1981).

L'examen des spécimens de l'United States National Museum of Natural History et les figures originales publiées par BEVERLEY-BURTON et SURIANO (1981) permettent de constater que les

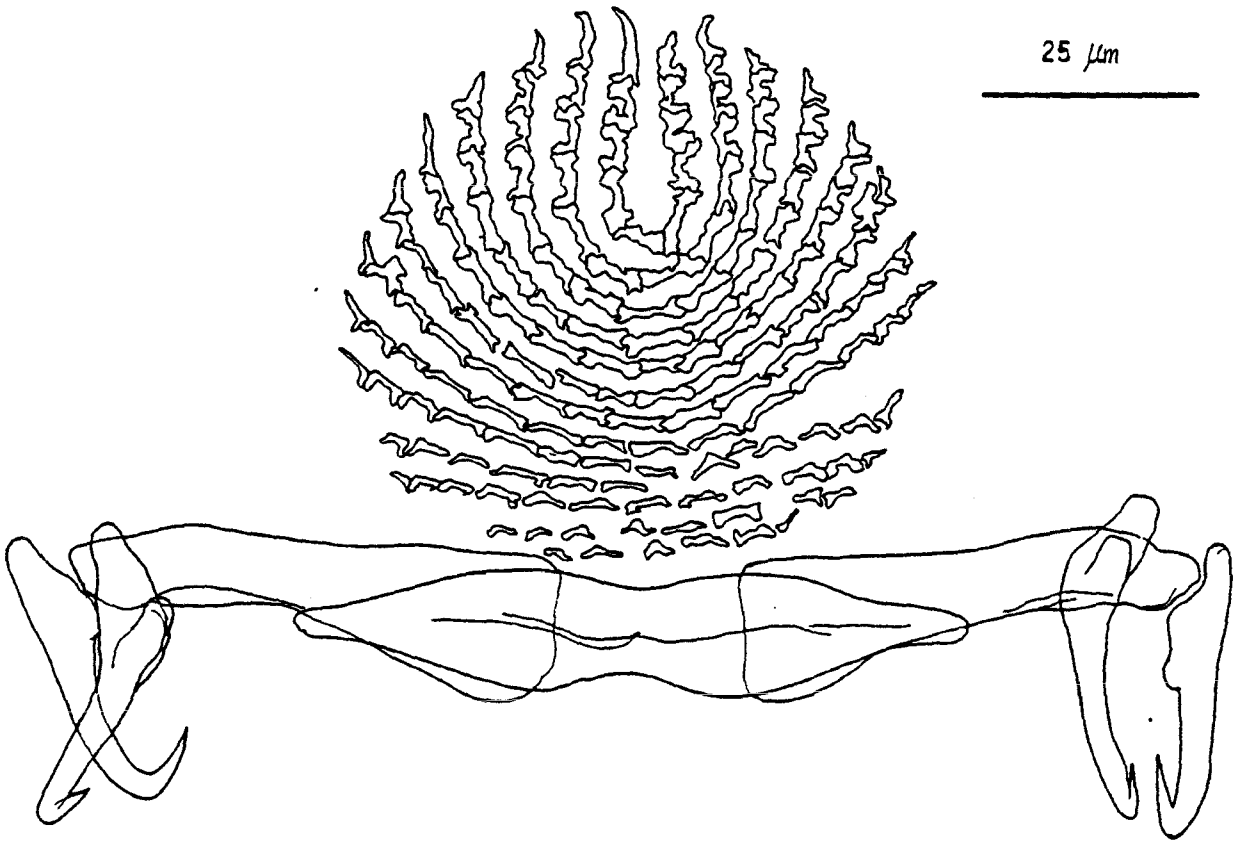


Fig. 27 - Armature du hapteur de *Diplectanum hongkongense* (Beverlevey-Burton et Suriano, 1981) Oliver, 1986.

premières rangées des squamodisques sont ouvertes vers l'avant en forme de U, caractère typique du genre *Diplectanum* Diesing, 1858.

Pour KRITSKY et BEVERLEY-BURTON (1986), *Diplectanum epinepheli* Yamaguti, 1938, *Pseudorhabdosynochus epinepheli* Yamaguti, 1958 et *Cycloplectanum hongkongense* Beverley-Burton et Suriano, 1981 (=*Diplectanum hongkongense* (Beverley-Burton et Suriano, 1981) Oliver, 1986) représentent une seule et même espèce: *Pseudorhabdosynochus epinepheli* (Yamaguti, 1938) Kritsky et Beverly-Burton, 1986. Ces auteurs ne fournissent aucun argument objectif en ce qui concerne *Diplectanum epinepheli* Yamaguti, 1938 que nous continuons à considérer comme une espèce valide.

Dans la description du genre *Pseudorhabdosynochus* Yamaguti, 1958, l'auteur signale: "two large unpaired, rod-shaped, parallel, transverse bars apparently fused with each other at the midle and a pair of dorsal spatulate bars". La première structure doit être interprétée comme une barre médiane ventrale unique dont la gorge longitudinale a été prise pour une soudure; souvent, dans les préparations *ex temporane*, cette gorge, toujours présente, se remplit d'air et donne l'impression d'une séparation. Les figures 6 et 8 que publient KRITSKY et BEVERLEY-BURTON (1986) confirment cette interprétation et la présence de trois barres transversales. Ces auteurs constatent également que l'ovaire entoure effectivement le caecum digestif droit. YAMAGUTI (1963: 103) précise: "squamodiscs on dorsal and ventral side of haptoral peduncle, each reduced to a membranous plaque with several curved transverse ridges". L'absence de pièces sur les squamodisques, dont on ne peut plus connaître la disposition, ne permet pas une attribution générique précise de ces spécimens et le genre *Pseudorhabdosynochus* Yamaguti, 1958 ne correspond pas à un taxon aisément identifiable. KRITSKY et BEVERLEY-BURTON (1986) en font un genre composite comprenant des *Diplectanum* Diesing, 1858 et des *Cycloplectanum* Oliver, 1968.

Les figures des pièces du hapteur et surtout celle des sclérifications du vagin (holotype et paratype) de *Pseudorhabdosynochus epinepheli* Yamaguti, 1958 que donnent KRITSKY et BEVERLEY-BURTON (1986) correspondent effectivement à ce que nous avons observé sur les paratypes de *Diplectanum hongkongense* (Beverley-Burton et Suriano, 1981) Oliver, 1986 et nous acceptons la synonymie

entre ces deux espèces. Ainsi *Pseudorhabdosynochus epinepheli* Yamaguti, 1958 doit être transféré dans le genre *Diplectanum* Diesing, 1858 et devrait prendre le nom de *Diplectanum epinepheli* (Yamaguti, 1958) comb. nov. qui deviendrait un homonyme plus récent de *Diplectanum epinepheli* Yamaguti, 1938. *Pseudorhabdosynochus epinepheli* Yamaguti, 1958 doit donc être désigné sous le nom de *Diplectanum hongkongense* (Beverley-Burton et Suriano, 1981) Oliver, 1986.

25– *Diplectanum jaculator* Mizelle et Kritsky, 1969 (fig. 28)

Holotype: United States National Museum of Natural History, Helminthological Collection, n°70.969.

Hôte et localité: *Toxotes jaculator* (Pallas, 1766) (*Toxotidae*): Océan Pacifique: îles Philippines (MIZELLE et KRITSKY, 1969).

26– *Diplectanum jerbuae* Gupta et Khanna, 1974

Hôte et localités: *Therapon jerbua* (Forsskål, 1775) (*Theraponidae*) Mer d'Andaman: îles Andaman et Nicobar (GUPTA et KHANNA, 1974).

D'après la figure originale cette espèce possède des squamodisques curieux, dont l'aspect rappelle les créneaux d'un château fort. Elle mériterait d'être revue en raison de l'importance des squamodisques dans la systématique de la famille.

27– *Diplectanum kuhliae* Yamaguti, 1968 (fig. 24)

Holotype: United States National Museum of Natural History, Helminthological Collection, n°63.658 (SY 159).

Hôte et localité: *Kuhlia sandvicensis* Steindachner, 1877 (*Kuhliidae*): Océan Pacifique: île Hawaii (YAMAGUTI, 1968).

28– *Diplectanum labourgi* Oliver, 1974 (fig. 25)

Holotype et Paratype: Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Collection helminthologique, n°179 P-Tj 194 et 195.

Spécimen: United States National Museum of Natural History, Helminthological Collection, n°76358.

Hôte et localité: *Umbrina canariensis* Valenciennes, 1843 (*Sciaenidae*): Océan Atlantique: Golfe de Gascogne (OLIVER, 1974a et b, 1980a et 1982).

29– *Diplectanum lacustre* Thurston et Paperna, 1969 (fig. 25)

Paratypes: British Museum, Natural History, n°1969.5.7.1-2

Hôtes et localités: *Lates niloticus* (Linnaeus, 1758) = *Lates albertianus* Worthington, 1929 (*Centropomidae*): Afrique: Ouganda: lac Albert, Nil entre le lac Victoria et Kyoja; Ghana: lac Volta (THURNSTON et PAPERNA, 1969), lac Volta, confluent Volta Blanche et Volta Noire (PAPERNA, 1969), Egypte: Nil: Le Caire (ERGENS, 1981), Tchad; Chari (BIRGI, 1986, comm. pers.).

30– *Diplectanum lantauense* (Beverley-Burton et Suriano, 1981) Oliver, 1986 (fig. 26)

Syn.: *Cyclopectanum lantauense* Beverley-Burton et Suriano, 1981
Pseudorhabdosynochus lantauensis (Beverley-Burton et Suriano, 1981) Kritsky et Beverley-Burton, 1986.

Paratypes: United States National Museum of Natural History, Helmintological Collection, n°76.725.

Hôtes et localités: *Epinephelus brunneus* (Bloch, 1793), *Epinephelus fario* (Thunberg, 1792) (*Serranidae*): Mer de Chine méridionale: Hong-Kong (BEVERLEY-BURTON et SURIANO, 1981).

Comme pour *Diplectanum hongkongense* (Beverley-Burton et Suriano, 1981), l'étude des paratypes et les figures originales publiées par BEVERLEY-BURTON et SURIANO (1981) montrent que les premières rangées des squamodisques sont ouvertes vers l'avant en forme de U, caractère typique du genre *Diplectanum* Diesing, 1858.

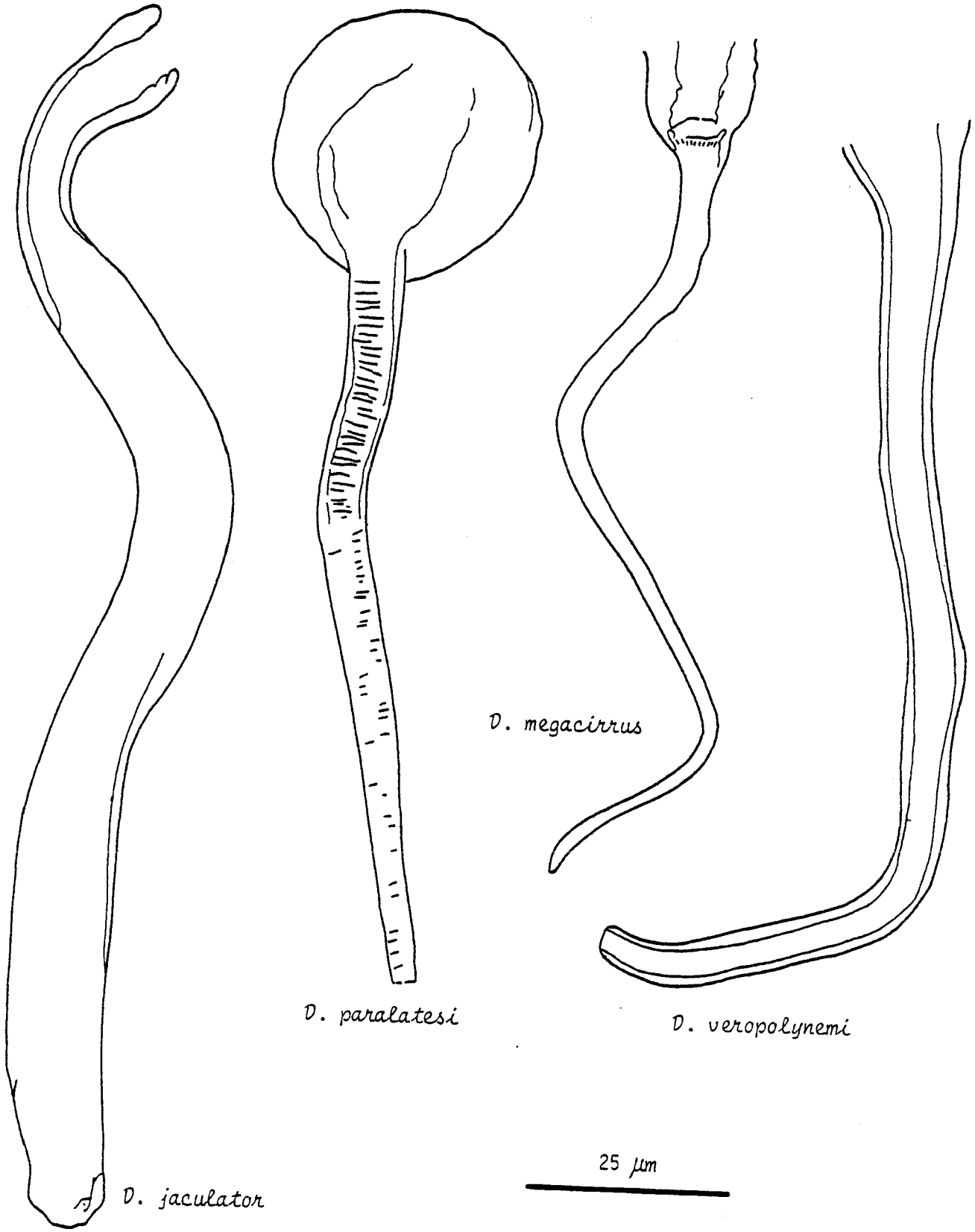


Fig. 28 - Pénis des espèces du genre *Diplectanum* Diesing, 1858 du type morphologique à pénis tubulaire long ondulé ou coudé. (*D. paralatesi* et *D. veropolynemi* d'après NAGIBINA, 1976).

31– *Diplectanum latesi* Tripathi, 1957

Syn.: *Cycloplectanum americanum* Oliver, 1968 partim, *nec* (Price, 1937)
Cycloplectanum latesi (Tripathi, 1957) Beverley-Burton et Suriano, 1981
Pseudorhabdosynochus latesi (Tripathi, 1957) Kritsky et Beverley-Burton, 1986.

Hôte et localités: *Lates calcarifer* (Bloch, 1790) (*Centropomidae*): Océan Indien: Golfe du Bengale: Lac Chilka, estuaire de l'Hooghly: Diamond Harbour, estuaire du Matla: Port Canning (TRIPATHI, 1957).

OLIVER (1968) assimile cette espèce à *Cycloplectanum americanum* (Price, 1937) en se basant sur la présence d'un pénis 'bulbous with four articular ridges passing round its base and a long straight tapering ductus" (TRIPATHI, 1957). Cette présomption ne peut plus être retenue, ainsi que la position de cette espèce dans le genre *Cycloplectanum* Oliver, 1968. En effet, il existe plusieurs espèces du genre *Diplectanum* Diesing, 1858 possédant un cirre à bulbe tétraloculé et le dessin original du squamodisque (même s'il manque de précision) ne présente pas de différence avec celui des autres espèces décrites simultanément par TRIPATHI (1957) qui les a rapportées au genre *Diplectanum* Diesing, 1858.

La présence d'un cirre avec un bulbe divisé en quatre loges et la taille des éléments sclérifiés (diamètre des squamodisques, longueur des barres transversales et du cirre) permettent de différencier cette espèce des autres *Diplectanum* parasites de *Lates calcarifer*.

32– *Diplectanum laubieri* Lambert et Maillard, 1974 (fig. 21)

Syn.: *Diplectanum baeri* Oliver, 1974, *nomen nudum*

Spécimens: Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Collection Helminthologique, n°234 P-Ti 151 et 152.

Hôte et localité: *Dicentrarchus labrax* (Linnaeus, 1758) (*Moronidae*) Méditerranée: Golfe du Lion et étangs littoraux du Languedoc-Roussillon (OLIVER, 1974a; LAMBERT et MAILLARD, 1975); Manche: Baie de Morlaix (OLIVER, localité nouvelle).

33– *Diplectanum lichtenfelsi* Oliver et Paperna, 1984 (fig. 25)

Syntypes: Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Collection helminthologique, n°110 Tc-Tj 94 et 111 TC-Tj 95.

Hôte et localité: *Polynemus sextarius* Bloch et Schneider, 1801 (*Polynemidae*): Océan Indien: côte du Kenya: Malindi (OLIVER et PAPERNA, 1984).

34– *Diplectanum longipenis* (Yamaguti, 1934) Yamaguti, 1963

Syn.: *Squamodiscus longipenis* Yamaguti, 1963

Hôte et localité: *Pelates oxyrhynchus* (Temminck et Schlegel, 1842) = *Therapon oxyrhynchus* Temminck et Schlegel, 1843 (*Theraponidae*): Océan Pacifique: Baie d'Osaka: Tazumi (YAMAGUTI, 1934).

Dans la figure originale l'ovaire n'entoure pas le caecum digestif droit mais présente une boucle à ce niveau. Il est possible que les rapports topographiques aient été mal observés.

35– *Diplectanum maculatum* Tripathi, 1957

Hôte et localité: *Pterotolithus maculatus* (Cuvier, 1830) = *Otolithus maculatum* Day, 1876 (*Sciaenidae*): Océan Pacifique: Golfe du Bengale: Puri (TRIPATHI, 1957).
Pterotolithus maculatus (Cuvier, 1830), *Otolithes ruber* (Bloch et Schneider, 1801) (*Sciaenidae*): Océan Indien: Golfe du Bengale: Côte de Coromandel (RADHA, 1975).

36– *Diplectanum megacirrus* (Maillard et Vala, 1980) comb. nov. (fig. 28)

Syn.: *Pseudodiplectanum megacirrus* Maillard et Vala, 1980

Type et Paratype: Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Collection Helminthologique, n°194 PE-Tj 31 et 32.

Hôte et localité: *Galeoides decadactylus* (Bloch, 1795) (*Polynemidae*): Océan Atlantique: Gabon (MAILLARD et VALA, 1980).

La présence d'une garde sur les hamuli ventraux et l'absence de sillon transversal sur les hamuli dorsaux séparent cette espèce du genre *Pseudodiplectanum* Tripathi, 1957 dans lequel elle a été décrite. Malgré une morphologie un peu particulière, ces caractères des hamuli nous paraissent rapprocher cette espèce du genre *Diplectanum* Diesing, 1858.

37– *Diplectanum melvillei* Oliver et Paperna, 1984 (fig. 21)

Syntypes: Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Collection helminthologique, n°102 TC-Tj 86.

Hôte et localité: *Umbrina cirrosa* (Linnaeus, 1758) (*Sciaenidae*): Méditerranée orientale: lagune de Bardawil (OLIVER et PAPERNA, 1984).

38– *Diplectanum minousi* (Gupta et Khullar, 1967) comb. nov.

Syn.: *Lamellodiscus minousi* Gupta et Khullar, 1967

Hôte et localité: *Minous monodactylus* (Bloch et Schneider, 1801) = ?*Minous dactylus* (*Synancejidae*): Océan Indien: Mer d'Arabie: Côte de Malabar: Bombay (GUPTA et KHULLAR, 1967).

La description originale ne précise pas si l'ovaire entoure ou non le caecum digestif droit, mais la figure qui l'accompagne (GUPTA et KHULLAR, 1967, fig. 3) montre une boucle au niveau du caecum qui le laisse supposer. Les auteurs mentionnent que le vagin est situé "to right of median line".

La figure de GUPTA et KHULLAR (1967: fig. 5) montre que les lamelles (sic) du squamodisque sont irrégulières, ce qui n'est jamais le cas dans le genre *Lamellodiscus* Johnston et Tiegs, 1922, ni chez les autres *Lamellodiscinae* Oliver, 1969. Comme pour *Diplectanum belengeri* (Chauhan, 1945) Chauhan, 1954, nous considérons qu'il s'agit de rangées de pièces imbriquées dont le détail n'a pas été relevé et que cette espèce appartient au genre *Diplectanum* Diesing, 1858.

39– *Diplectanum minutum* Tripathi, 1957

Hôtes et localités: *Sciaena glauca* (Day, 1876) (*Sciaenidae*): Océan Indien: Golfe du Bengale: Puri (TRIPATHI, 1957).
Nibea maculata (Schneider, 1801) = *Sciaena maculata* Fowler, 1933 (*Sciaenidae*): Océan Indien: Golfe du Bengale: Côte de Coromandel: Madras (RADHA, 1975).

40– *Diplectanum nagibinae* Oliver et Paperna, 1984 (fig. 25)

Syn.: *Diplectanum simile* Radujkovic, 1986, *nec* Bychowsky, 1957
Diplectanum simile Paperna et Lahav, 1975, *nec* Bychowsky, 1957

Holotype: Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Collection helminthologique, n°103 Tc-Tj 87.

Spécimens: Institut de Zoologie de Léningrad, n°2507/2509, 2511, 2513, 2516.

Hôte et localité: *Umbrina cirrosa* (Linnaeus, 1758) (*Sciaenidae*): Méditerranée orientale: lagune de Bardawil (OLIVER et PAPERNA, 1984); Mer Adriatique: Yougoslavie: Baie de Kotor (RADUJKOVIC, 1986); Mer Noire: Penderaklia (GUSSEV, 1985, *in litteris*).

41– *Diplectanum narimeen* Unnithan, 1964

Hôte et localité: *Lates calcarifer* (Bloch, 1790) (*Centropomidae*): Océan Indien: Golfe de Mannar: Mandapam Camp (UNNITHAN, 1964).

Cette espèce parait se distinguer des autres *Diplectanum* parasites de *Lates calcarifer* par la longueur des pièces sclérifiées (barres transversales et pénis), le diamètre et le nombre de rangées (12-15) des

squamodisques ainsi que par la disposition des barres latérales qui sont en contact par leur extrémité interne.

42– *Diplectanum orissai* (Gupta et Krishna, 1979) comb. nov.

Syn.: *Pseudolamellodiscoides orissai* Gupta et Krishna, 1979

Hôte et localité: *Johnieops vogleri* (Bleeker, 1853) = *Sciaena vogleri* (Günther) (*Sciaenidae*): Océan Indien: Golfe du Bengale: Inde: Puri (GUPTA et KRISHNA, 1979).

Le genre *Pseudolamellodiscoides* Gupta et Krishna, 1979 a été défini par ses organes adhésifs accessoires constitués de lamelles impaires. Les dessins accompagnant la description originale paraissent suffisants pour considérer qu'ils sont, en réalité, formés de rangées de petites pièces imbriquées typiques du genre *Diplectanum* Diesing, 1858.

43– *Diplectanum paralatesi* Nagibina, 1976 (fig. 28)

Holotype et Paratype: Institut de Zoologie de l'Académie des Sciences d'U.R.S.S., Collection du Laboratoire de Parasitologie, n° Mon 5147-5157.

Hôte et localité: *Lates calcarifer* (Bloch, 1790) (*Centropomidae*): Mer de Chine méridionale: île Hainan (NAGIBINA, 1976).

La dimension du pénis, des barres transversales et des hamuli semblent permettre de séparer cette espèce des autres *Diplectanum* parasites de *Lates calcarifer*.

44– *Diplectanum pescadae* Kritsky et Thatcher, 1984 (fig. 24)

Holotype: Instituto Nacional de Pesquisas da Amazonia, n° PA-242-1

Paratypes: Instituto Nacional de Pesquisas da Amazonia, n° PA-242-2 à 12; University of Nebraska State Museum, n°21637; United States National Museum, Helminthological Collection, n°77918 et 77919.

Hôtes et localité: *Plagioscion squamosissimus* (Heckel, 1840) *Plagioscion* sp. (*Sciaenidae*): Brésil: Amazonie: lac Janauaca (KRITSKY et THATCHER, 1984).

45– *Diplectanum piscinarius* Kritsky et Thatcher, 1984 (fig. 22)

Holotype: Instituto Nacional de Pesquisas de Amazonia, n° PA-244-1

Paratypes: Instituto Nacional de Pesquisas da Amazonia, n° PA-244-2 à 5; University of Nebraska State Museum, n°21639; United States National Museum, Helminthological Collection, n°77920.

Hôte et localité: *Plagioscion squamosissimus* (Heckel, 1840) (*Sciaenidae*) Brésil: Amazonie: lac Janauaca (KRITSKY et THATCHER, 1984).

46– *Diplectanum polynemus* Tripathi, 1957

Hôtes et localités: *Eleutheronema tetradactylum* (Shaw, 1804), *Polynemus indicus* Shaw, 1804 = *Polydactylus indicus* (Shaw, 1804) (*Polynemidae*): Océan Indien: Golfe du Bengale: Lac Chilka, Puri, estuaire de l'Hooghly: Diamond Harbour, estuaire du Matla: Port Caninh (TRIPATHI, 1957).

47– *Diplectanum puriense* Tripathi, 1957

Hôte et localités: *Sillaginopsis panijus* (Hamilton Buchanam, 1822) (*Sillaginidae*): Océan Indien: Golfe du Bengale: Lac Chilka, estuaire de l'Hooghly: Diamond Harbour (TRIPATHI, 1957).

48– *Diplectanum sciaenae* Van Beneden et Hesse, 1863 (fig. 21)

Spécimens: Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Collection helminthologique, n°178 9-Ti 192 et 193; United States National Museum of Natural History, Helminthological Collection, n°76359.

Hôte et localités: *Argyrosomus regius* (Asso, 1801) = *Sciaena aquila* Cuvier, 1817 (*Sciaenidae*): Océan Atlantique: côte de Bretagne (VAN BENEDEN et HESSE, 1863), Golfe de Gascogne (OLIVER, 1980a et 1982); Méditerranée orientale: lagune de Bardawil (OLIVER et PAPERNA, 1984).

SONSINO (1891) a signalé ce parasite chez le même hôte en Adriatique à Trieste. Les spécimens n'ayant pas été conservés et deux nouvelles espèces ayant été décrites chez *Argyrosomus regius*, on ne peut plus savoir laquelle des trois a été observée par cet auteur.

ORECCHIA et PAGGI (1978) signalent chez *Umbrina cirrosa* d'origine inconnue, achetées au marché de Rome (ORECCHIA, 1987, *in litteris*) un parasite nommé *Diplectanum sciaenae*. Il pourrait s'agir de *Diplectanum aculeatum* Parona et Perugia, 1889 (effectivement parasite d'*Umbrina cirrosa*) avec lequel on peut le confondre par la morphologie du pénis et de l'armature du hapteur.

49– *Diplectanum secundum* (Tripathi, 1957) Yamaguti, 1963

Syn.: *Squamodiscus secundus* Tripathi, 1957

Hôte et localités: *Therapon jarbua* (Forsskål, 1775) (*Theraponidae*): Océan Indien: Golfe du Bengale: Madras, Puri, estuaire du Matla: Port Canning (TRIPATHI, 1957).

50– *Diplectanum serrani* Yamaguti, 1953

Syn.: *Cycloplectanum americanum* Oliver, 1968 *partim, nec* (Price, 1937)
Cycloplectanum serrani (Yamaguti, 1953) Beverley-Burton et Suriano, 1981
Pseudorhabdosynochus serrani (Yamaguti, 1953) Kritsky et Beverley-Burton, 1986.

Hôte et localité: *Serranus* sp. (*Serranidae*): Mer de Java: Macassar (YAMAGUTI, 1953).

D'après les figures originales, dont l'échelle est beaucoup trop petite, *Diplectanum serrani* Yamaguti, 1953 diffère de *Diplectanum epinepheli* Yamaguti, 1938, au moins par la forme de la barre transversale médiane du hapteur. Ces figures montrent également que les premières rangées des squamodisques sont ouvertes en U et qu'il s'agit bien d'un *Diplectanum* Diesing, 1858. L'ovaire n'entoure pas le caecum digestif droit, mais la boucle très nette qu'il forme laisse supposer qu'il a pu y avoir une erreur d'interprétation.

51– *Diplectanum setosum* Nagibina, 1976 (fig. 24)

Holotype et Paratype: Institut de Zoologie de l'Académie des Sciences d'U.R.S.S., Collection du Laboratoire de Parasitologie, n° Mon 5133-5146.

Hôtes et localité: *Psammoperca waigiensis* (Cuvier, 1828); *Lates calcarifer* (Bloch, 1790) (*Centropomidae*): Mer de Chine méridionale: île Hainan (NAGIBINA, 1976).

La morphologie très particulière de l'appareil copulateur mâle permet de reconnaître cette espèce parmi les *Diplectanum* parasites de *Lates calcarifer*.

52– *Diplectanum sillagonum* Tripathi, 1957

Hôte et localités: *Sillago sihama* (Forsskål, 1777), (*Sillaginidae*): Océan Indien: Golfe du Bengale: Chandipore, Puri, lac Chilka, (TRIPATHI, 1957).

53– *Diplectanum simile* Bychowsky, 1957 (fig. 21)

Syn.: *Diplectanum aculeatum* Paling, 1966, *nec* Parona et Perugia, 1889

Syntypes: Institut de Zoologie de Léningrad, n°348, NN 5282-5286.

Spécimens: Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Collection helminthologique, n°248 H-Tc 166 et 166bis.

Hôtes et localités: *Sciaena umbra* Linnaeus, 1758 = *Corvina nigra* Cuvier, 1830 (*Sciaenidae*): Méditerranée: Golfe du Lion: (OLIVER, 1968 et 1970), Mer Catalane: Rosas (PALING, 1966b); Mer Noire: Karadaga, Sébastopol (BYCHOWSKY, 1957); Mer Adriatique (GUSSEV, 1982, *in litteris*).
Argyrosomus regius (Asso, 1801) (*Sciaenidae*): Méditerranée orientale: lagune de Bardawil (PAPERNA et LAHAV, 1975; OLIVER, 1982; OLIVER et PAPERNA, 1984).

Chez *Diplectanum simile* les squamodisques dorsaux et ventraux sont de taille différente. Sur 5 individus provenant du Golfe du Lion nous avons mesuré de 75 à 98µm pour les squamodisques dorsaux et de 125 à 137µm pour les squamodisques ventraux.

54– *Diplectanum spinosum* (Maillard et Vala, 1980) comb. nov. (fig. 24)

Syn.: *Pseudodiplectanum spinosum* Maillard et Vala, 1980

Type et Paratype: Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Collection helminthologique, n° PE-Tj 33 et 34.

Hôte et localité: *Galeoides decadactylus* (Bloch, 1795) (*Polynemidae*): Océan Atlantique: Gabon (MAILLARD et VALA, 1980).

La morphologie des hamuli nous conduit à transférer cette espèce dans le genre *Diplectanum* Diesing, 1858: les hamuli dorsaux ont une morphologie typique et les hamuli ventraux, très fins, ont une garde bien marquée.

55– *Diplectanum spirale* Nagibina, 1976 (fig. 24)

Holotype: Institut de Zoologie de l'Académie des Sciences d'U.R.S.S., Collection du Laboratoire de Parasitologie, n° Mon 5173-5175.

Hôtes et localité: *Lutjanus fulviflammus* (Forsskål, 1755), *Lutjanus russelli* (Bleeker, 1849) (*Lutjanidae*): Mer de Chine méridionale: île Hainan (NAGIBINA, 1976).

56– *Diplectanum toxotes* Mizelle et Kritsky, 1969

Paratypes: United States National Museum of Natural History, Helminthological Collection, n°70.970.

Hôte et localité: *Toxotes jaculator* (Pallas, 1976) (*Toxotidae*): Océan Pacifique: îles Philippines (MIZELLE et KRITSKY, 1969).

57– *Diplectanum umbrinum* Tripathi, 1957

Hôte et localités: *Johnius dussumieri* (Valenciennes, 1833) = *Umbrina dussumieri* Valenciennes, 1833 (*Sciaenidae*): Océan Indien: Golfe du Bengale: Puri, lac Chilka (TRIPATHI, 1957).

58– *Diplectanum vagumpullum* Young, 1969 (fig. 26)

Syn.: *Cycloplectanum vagampullun* (Young, 1969) Beverley-Burton et Suriano, 1981.
Pseudorhabdosynochus vagampullum (Young, 1969) Kritsky et Beverley-Burton, 1986.

Hôtes et localités: *Epinephelus merra* Bloch, 1793 (*Serranidae*): Océan Pacifique: Australie: Récif de la Grande Barrière: Heron Island (YOUNG, 1969).
Epinephelus fario (Thunberg, 1792) (*Serranidae*): Mer de Chine méridionale: Hong-Kong (BEVERLEY-BURTON et SURIANO, 1981).

59– *Diplectanum veropolynemi* Nagibina, 1976 (fig. 28)

Holotype: Institut de Zoologie de l'Académie des Sciences d'U.R.S.S., Collection du Laboratoire de Parasitologie, n° Mon 5119-5132.

Hôtes et localité: *Polynemus plebeius* Broussonnet, 1792, *Polynemus sextarius* Bloch et Schneider, 1801 (*Polynemidae*): Mer de Chine méridionale: île Hainan (NAGIBINA, 1976).

Le dessin du pénis de *Diplectanum polynemus* Tripathi, 1957 que donne TRIPATHI (1957) pourrait laisser supposer que *Diplectanum veropolynemi* Nagibina, 1976 est un synonyme. Cependant, la taille du pénis de *Diplectanum veropolynemi* étant le double de la taille du pénis de *Diplectanum polynemus* Tripathi, 1957 on peut penser qu'il s'agit de deux espèces distinctes.

60– *Diplectanum wenningeri* (Mizelle et Blatz, 1941) comb. nov. (fig. 21)

Syn.: *Neodiplectanum wenningeri* Mizelle et Blatz, 1941

Hôtes et localités: *Eucinostomus gula* (Cuvier, 1830) (*Gerreidae*): Amérique du Nord: Etats-Unis : Floride: Everglades Canal: Everglades City (MIZELLE et BLATZ, 1941).
Eucinostomus cinereus (Walbaum, 1792) (*Gerreidae*): Océan Atlantique: Amérique du Nord: Etats-Unis: Floride; Biscayne Bay (SKINNER, 1982).

En décrivant cette espèce, MIZELLE et BLATZ (1941) créent le genre *Neodiplectanum* Mizelle et Blatz, 1941. Ces auteurs précisent que les spécimens utilisés ne leur ont pas permis d'étudier avec certitude les caractères par lesquels ils le différencient du genre *Diplectanum* Diesing, 1858. Ils reconnaissent donc implicitement que ce genre est mal établi. BYCHOWSKY (1957: 358) pense déjà que le genre *Neodiplectanum* Mizelle et Blatz, 1941 est un synonyme du genre *Diplectanum* Diesing, 1858.

Les préparations-type ne permettent pas une étude très détaillée; cependant l'utilisation du contraste de phase permet d'observer la présence de trois barres transversales. Ainsi le genre *Neodiplectanum* Mizelle et Blatz, 1941 se différencie du genre *Diplectanum* Diesing, 1858 seulement par la présence d'un intestin rhabdocoelien qu'il n'est pas possible de mettre en évidence. Le hapteur répond tout-à-fait au type *Diplectanidae* Bychowsky, 1957 et plus précisément au type *Diplectaninae* Monticelli, 1903. Il nous paraît peu probable que l'anatomie de ce genre diffère de celle du type fondamental de la famille et nous pensons que le genre *Neodiplectanum* Mizelle et Blatz, 1941 possède un intestin constitué par deux caecums non réunis. Nous considérons que le genre *Neodiplectanum* Mizelle et Blatz, 1941 est synonyme du genre *Diplectanum* Diesing, 1858.

?– *Diplectanum* sp. Mamaev, 1970

Hôte et localité: *Plectorhynchus cinctus* (Temminck et Schlegel, 1843) (*Pomadasyidae* = *Haemulidae*)

MAMAEV (1981, *in litteris*) a trouvé un seul individu et considère la présence d'un *Diplectanum* chez *Plectorhynchus cinctus* comme accidentelle. Dans la suite de notre travail, nous ne tiendrons pas compte de cette observation en raison du manque de précisions. Toutefois la proche parenté des *Pomadasyidae* avec les *Sparidae* nous laisse penser que la présence d'un *Diplectanum* chez ce poisson est normale.

REMARQUES SUR LE GENRE DIPLECTANUM *DIESING, 1858*

Bien qu'étant retenu par YAMAGUTI (1963: 97), *Diplectanum pedatum* (Wagener, 1857) Diesing, 1858, syn. *Dactylogyrus pedatus* Wagener, 1857 parasite de "Julis?" (transformé en *Julis* sp. par les auteurs postérieurs) en Méditerranée n'a jamais été revu. BYCHOWSKY (1957: 258) souligne ce fait et, constatant que cette espèce n'a pratiquement pas été décrite, pense qu'elle devrait être considérée comme *nomen nudum*. Cette solution doit être retenue, les recherches effectuées depuis vingt-cinq ans n'ont effectivement apporté aucun élément nouveau.

Douze espèces, dont il n'a pas été possible d'examiner les types, rapportées au genre *Diplectanum* Diesing, 1858 ont été décrites ou figurées avec un ovaire inter-caecal: *Diplectanum belengeri* (Chauhan, 1945) Chauhan, 1954, *Diplectanum epinepheli* Yamaguti, 1938, *Diplectanum jerbuae* Gupta et Khanna, 1974, *Diplectanum latesi* Tripathi, 1957, *Diplectanum maculatum* Tripathi, *Diplectanum minutum* Tripathi, 1957, *Diplectanum narimeen* Unnithan, 1964, *Diplectanum polynemus* Tripathi, 1957, *Diplectanum puriense* Tripathi, 1957, *Diplectanum secundum* Tripathi, 1957, *Diplectanum sillagonum* Tripathi, 1957 et *Diplectanum umbrinum* Tripathi, 1957. Si ce caractère était confirmé il serait digne d'intérêt.

GUSSEV (1966) et LAMBERT (1977) rassemblent les espèces du genre *Dactylogyrus* Diesing, 1850 d'après la morphologie des génitalia mâles et désignent ces unités sous le nom de "types morphologiques". Il est possible de procéder de la même manière pour le genre *Diplectanum* Diesing, 1858 et, comme nous le verrons par la suite, pour plusieurs genres de *Diplectanidae* Bychowsky, 1957.

La morphologie des organes adhésifs accessoires permet également de constituer des ensembles d'espèces que nous proposons de désigner sous le nom de "groupes morphologiques" pour les différencier des unités précédentes.

1– Groupes morphologiques

Dans le genre *Diplectanum* Diesing, 1858, la morphologie des squamodisques permet de différencier cinq groupes d'espèces:

a– Groupe *chabaudi* (fig. 29): les squamodisques sont grossièrement circulaires, les rangées moyennes sont les plus longues et les dernières rangées, très courtes, sont constituées de petites pièces très simplifiées et non imbriquées. Ce groupe comprend: *Diplectanum aculeatum, D. banyulense, D. blairense, D. bocqueti, D. chabaudi, D. dollfusi, D. flagritubus, D. grassei, D. hargisi, D. kuhliae, D. labourgi, D. lacustre, D. lantauense, D. nagibinae, D. lichtenfelsi, D. paralatesi, D. sciaenae, D. setosum, D. simile, D. veropolynemi.*

Les squamodisques de *Diplectanum hargisi* pourraient être considérés comme un intermédiaire entre les groupes *chabaudi* et *aequans*.

b– Groupe *aequans* (fig. 29): les squamodisques sont larges; les rangées les plus longues sont situées après le milieu du squamodisque , elles sont constituées de pièces plus petites, non imbriquées et surmontées d'une sorte d'épine leur donnant un aspect triangulaire. Ce groupe comprend: *Diplectanum aequans, D. bauchotae, D. cazauxi, D. hongkongense, D. laubieri.*

c– Groupe *fusiforme* (fig. 29): les squamodisques sont larges, les rangées les plus longues sont situées après le milieu des squamodisques, les rangées du dernier tiers sont constituées, sauf aux deux extrémités, de pièces non imbriquées dont l'aspect rappelle un accent circonflexe et alignées les unes derrière les autres au lieu d'être disposées en quinconce comme c'est normalement le cas. Ce groupe comprend: *Diplectanum fusiforme, D. collinsi, D. spirale.*

d– Groupe *cayennense* (fig. 29); les squamodisques sont relativement larges; dans les rangées de la moitié postérieure, les pièces médianes sont très simplifiées et non imbriquées; ces pièces médianes découpent les rangées correspondantes en trois portions: pièces normales imbriquées aux deux extrémités, pièces simples non imbriquées au centre. Ce groupe comprend: *Diplectanum cayennense, D. melvillei.*

2– Types morphologiques

L'appareil copulateur mâle permet de reconnaître six types morphologiques.

a– Type à pénis tubulaire long (fig. 21): ce type comprend: *Diplectanum aequans, D. aculeatum, D. banyulense, D. bocqueti, D. chabaudi, D. dollfusi, D. grassei, D. gymnopeus, D. laubieri, D. melvillei, D. sciaenae, D. simile.*

b– Type à pénis tubulaire court et/ou trapu (fig. 25). Ce type comprend: *Diplectanum decorum, D. lichtenfelsi, D. labourgi, D. lacustre, D. nagibinae.*

c– Type à pénis arqué (fig. 22). Ce type comprend: *Diplectanum bauchotae, D. cazauxi, D. piscinarius.*

d– Type à pénis tubulaire long, ondulé ou coudé (fig. 28). Ce type comprend: *Diplectanum juculator, D. megacirrus, D. paralatesi, D. veropolynemi.*

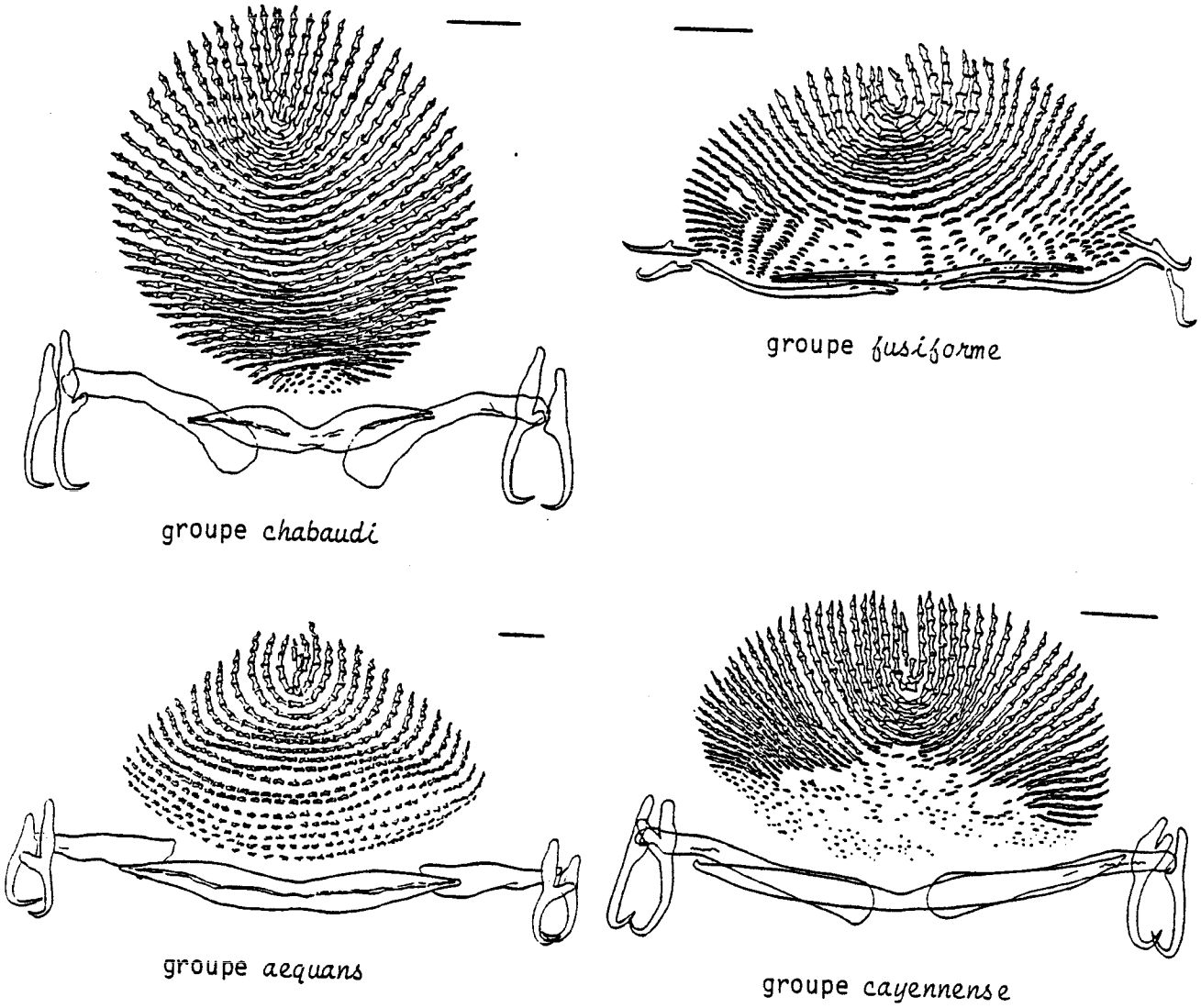


Fig. 29 - Squamodisques des groupes morphologiques du genre *Diplectanum* Diesing, 1858.

e– Type à pénis polymorphe (fig. 24). Ce type comprend les espèces dont la forme du pénis ne permet pas de les rattacher aux types précédents: *Diplectanum blairense, D. cayennense, D. flagritubus, D. fusiforme, D. hilum, D. kuhliae, D. pescadae, D. setosum, D. spinosum, D. spirale.*

f– Type à cirre avec bulbe sclérifié tétraloculé (fig. 26). Ce type comprend: *Diplectanum epinepheli, D. hargisi, D. hongkongense, D. lantauense, D. serrani, D. vagampullum.*

Certaines espèces dont la description manque de précisions n'ont pu être situées dans les groupes et/ou les types morphologiques.

2.4.2.2- GENRE *CYCLOPLECTANUM* OLIVER, 1968 (fig. 30-33)

Diagnose: *Diplectaninae* Monticelli, 1903.- Hapteur avec trois barres transversales (deux latérales dorsales et une médiane ventrale) en connexion; deux paires d'hamuli (constituées chacune par un hamulus dorsal et un hamulus ventral) disposées à l'extrémité externe de la barre transversale latérale dorsale située du même côté; deux squamodisques (un dorsal et un ventral) formés de pièces imbriquées, généralement larges et trapues, disposées en rangées concentriques dont les premières sont fermées et dessinent un cercle ou un ovale; 14 crochetons marginaux.- Trois paires d'organes glandulaires céphaliques, bourses glandulaires du pédoncule haptorial présentes ou absentes. Deux paires de taches oculaires.- Système osmorégulateur avec anse céphalique sur le collecteur antérieur.- Cirre spinulé ou non; bulbe du cirre sclérifié ou non, présent ou absent.- Vagin présent, sclérifié ou non; ouverture du vagin située dans la moitié gauche du corps (latérale ou sub-médiane).- Œufs ovoïdes avec un filament polaire.- Parasites de Perciformes (Percoidei) marins ou d'eau saumâtre.- 16 espèces.

KKRITSKY et BEVERLEY-BURTON (1986) considèrent le genre *Cycloplectanum* Oliver, 1968 comme un synonyme du genre *Pseudorhabdosynochus* Yamaguti, 1958. Nous avons réfuté cette synonymie dans la discussion concernant *Diplectanum hongkongense* (Beverley-Burton et Suriano, 1981) Oliver, 1986.

Le principal caractère, et le plus accessible, à retenir pour définir le genre *Cycloplectanum* Oliver, 1968 est la disposition des premières rangées des squamodisques fermées en cercles ou en ovales (fig. 20 et 33). A l'exception de PRICE (1937) et de CABALLERO y CABALLERO et BRAVO-HOLLIS (1961), tous les auteurs ayant décrit une espèce de *Diplectanum* Diesing, 1858 que nous plaçons dans le genre *Cycloplectanum* Oliver, 1968 ont noté cette particularité (BRAVO-HOLLIS, 1954; LAIRD, 1958; YAMAGUTI, 1968; YOUNG, 1969). La description de *Cycloplectanum opakapaka* (Yamaguti, 1968) comb. nov. n'est pas très explicite, mais les figures originales (YAMAGUTI, 1968, fig. 92 A-B) et ce que l'on peut observer sur l'hototype confirment la présence de ce caractère. BEVERLEY-BURTON et SURIANO (1981, tab. I) ont bien remarqué cette différence mais ne l'ont pas prise en compte.

BEVERLEY-BURTON et SURIANO (1981) proposent une émendation du genre *Cycloplectanum* Oliver, 1968 pour y inclure les espèces de *Diplectaninae* Monticelli, 1903 possèdant un cirre avec un bulbe sclérifié divisé en quatre loges. Ces auteurs considèrent que la référence à la morphologie des squamodisques est contestable pour ce groupe, apparemment naturel, de Diplectanidés possédant un cirre aussi particulier. Elles pensent que la structure uniforme des génitalia (cirre et vagin) a une plus grande importance que les autres caractères (comme la structure des squamodisques) pour séparer les genres *Diplectanum* Diesing, 1858 et *Cycloplectanum* Oliver, 1968. Il est important de définir si la morphologie des génitalia a une valeur phylétique supérieure à celle des squamodsiques. A notre avis ce n'est pas le cas et nous y reviendrons ultérieurement.

En utilisant au niveau générique, une coupure taxinomique basée sur les génitalia, BEVERLEY-BURTON et SURIANO (1981) aboutissent à la constitution d'un genre composite où elles rangent ensemble des *Diplectanum* Diesing, 1858 et des *Cycloplectanum* Oliver, 1968. Cette conception ressemble à celle retenue par OLIVER (1968), qui avait cru pouvoir réunir dans la seule espèce *Cycloplectanum americanum* les espèces possédant un cirre avec bulbe sclérifié et tétraloculé, que nous abandonnons aujourd'hui.

1– Espèce-type: *Cycloplectanum americanum* (Price, 1937) Oliver, 1968 (fig. 30-31)

Syn.: *Diplectanum americanum* Price, 1937
Pseudorhabdosynochus americanum (Price, 1937) Kritsky et Beverley-Burton, 1986

Type et paratypes: United States National Museum of Natural History, Helminthological Collection, n°35.703.

Hôte et localité: *Epinephelus itajara* (Lichtenstein, 1822) = *Promicrops itajara* Lichtenstein, 1822 (*Serranidae*): Aquarium de New-York (PRICE, 1937).

ALESHKINA (1984) signale la présence de *Cycloplectanum americanum* (Price, 1937) chez *Epinephelus aeneus* (Geoffroy Saint-Hilaire, 1817) au sud de l'Afrique. Il faudrait peut-être s'assurer de cette identification car ce poisson héberge *Diplectanum hargisi* Oliver et Paperna, 1984 en Méditerranée orientale (OLIVER et PAPERNA, 1984).

NASIR (1983) rapporte la présence de *Cycloplectanum americanum* (Price, 1937) chez deux poissons d'eau douce du Rio Brito (Etat de Sucre, Venezuela): *Rivulus harti* (Boulenger, 1890) (*Characidae*) et *Astyanax bimaculatus* (Linnaeus, 1758) (*Cyprinodontidae*). (Les préprations déposées au Museo de Ciencias naturales Lorenza Rodriguez, n°5-00183/00184, ne paraissent plus être disponibles). La représentation du squamodisque dans la figure de l'animal *in toto* et sa description: "anterior four or six ridges almost U-shaped" pourraient laisser penser qu'il s'agit d'une espèce appartenant au genre *Diplectanum* Diesing, 1858. Il faut également souligner que sur le dessin de l'animal in toto, l'auteur a figuré les hamuli ventraux chacun à une extrémité de la barre transversale médiane, disposition atypique chez les *Diplectanidae*. L'étude de ces spécimens doit être reprise pour une identification précise car il pourrait s'agir d'une espèce nouvelle.

2– *Cycloplectanum amplidiscatum* (Bravo-Hollis, 1954) Beverley-Burton et Suriano, 1981 (fig. 30-31

Syn.: *Diplectanum* sp. Bravo-Hollis, 1953
Diplectanum amplidiscatum Bravo-Hollis, 1954
Cycloplectanum americanum Oliver, 1968 *partim, nec* (Price, 1937)
Pseudorhabdosynochus amplidiscatum (Bravo-Hollis, 1954) Kritsky et Beverley-Burton, 1986

Holotype et paratypes: Universidad nacional autónoma de México, Instituto de Biologia, Colección helmintológica, n°24.8.

Hôte et localité: *Paralabrax maculatofasciatus* (Steindachner, 1968) (*Serranidae*): Océan Pacifique: Mexique: Puerto Vallarta (BRAVO-HOLLIS, 1953 et 1954).

3– *Cycloplectanum beverleyburtonae* Oliver, 1984 (fig. 30-31 et 33)

Syn.: *Diplectanum americanum* Euzet et Oliver, 1965, *nec* Price, 1937
Cycloplectanum americanum Oliver, 1968 partim, *nec* (Price, 1937)
Cycloplectanum americanum Ulmer et James, 1981, *nec* (Price, 1937)
Pseudorhabdosynochus beverleyburtonae (Oliver, 1984) Kritsky et Beverley-Burton, 1986

Syntypes: Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Collection helminthologique, n°249 H-Tc 167 et 167bis.

Spécimen: United States National Museum of Natural History, Helminthological, n°77469.

Hôtes et localités: *Epinephelus guaza* (Linnaeus, 1758) (*Serranidae*): Méditerranée: Golfe du Lion: Côte Vermeille: Banyuls-sur-Mer (EUZET et OLIVER, 1965; OLIVER, 1968, 1970 et 1984a), Mer Catalane: Rosas (OLIVER, localité nouvelle);Mer Tyrrhénienne: Baie de Naples (ULMER et JAMES, 1981).

Il est probable que cette espèce est celle qu'ULMER et JAMES (1981) ont observée chez *Epinephelus guaza* à Naples.

4– *Cycloplectanum bocquetae* Oliver et Paperna, 1984 (fig. 30-31)

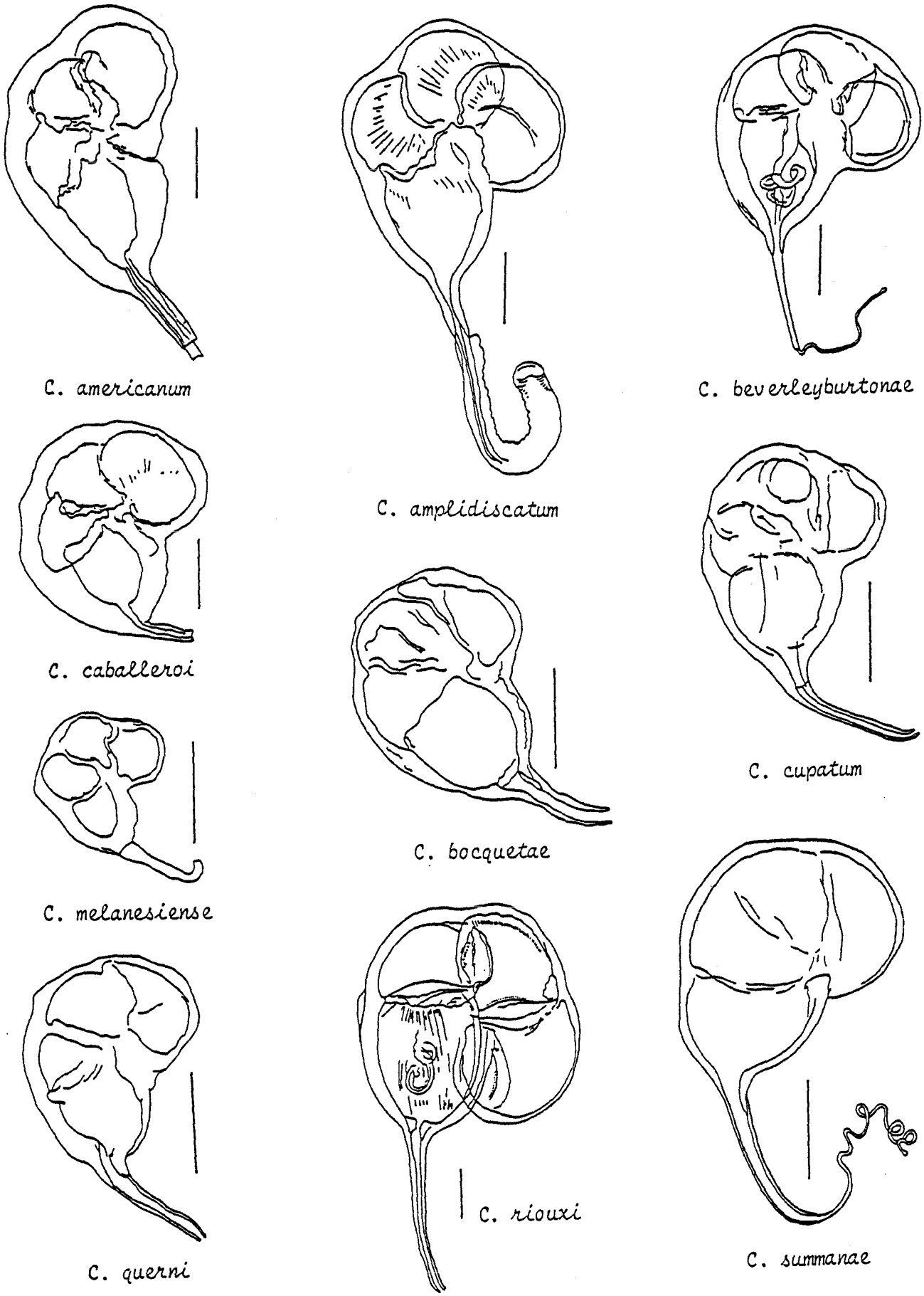


Fig. 30 - Cirres des espèces du genre *Cycloplectanum* Oliver, 1968 du type morphologique à cirre avec bulbe sclérifié

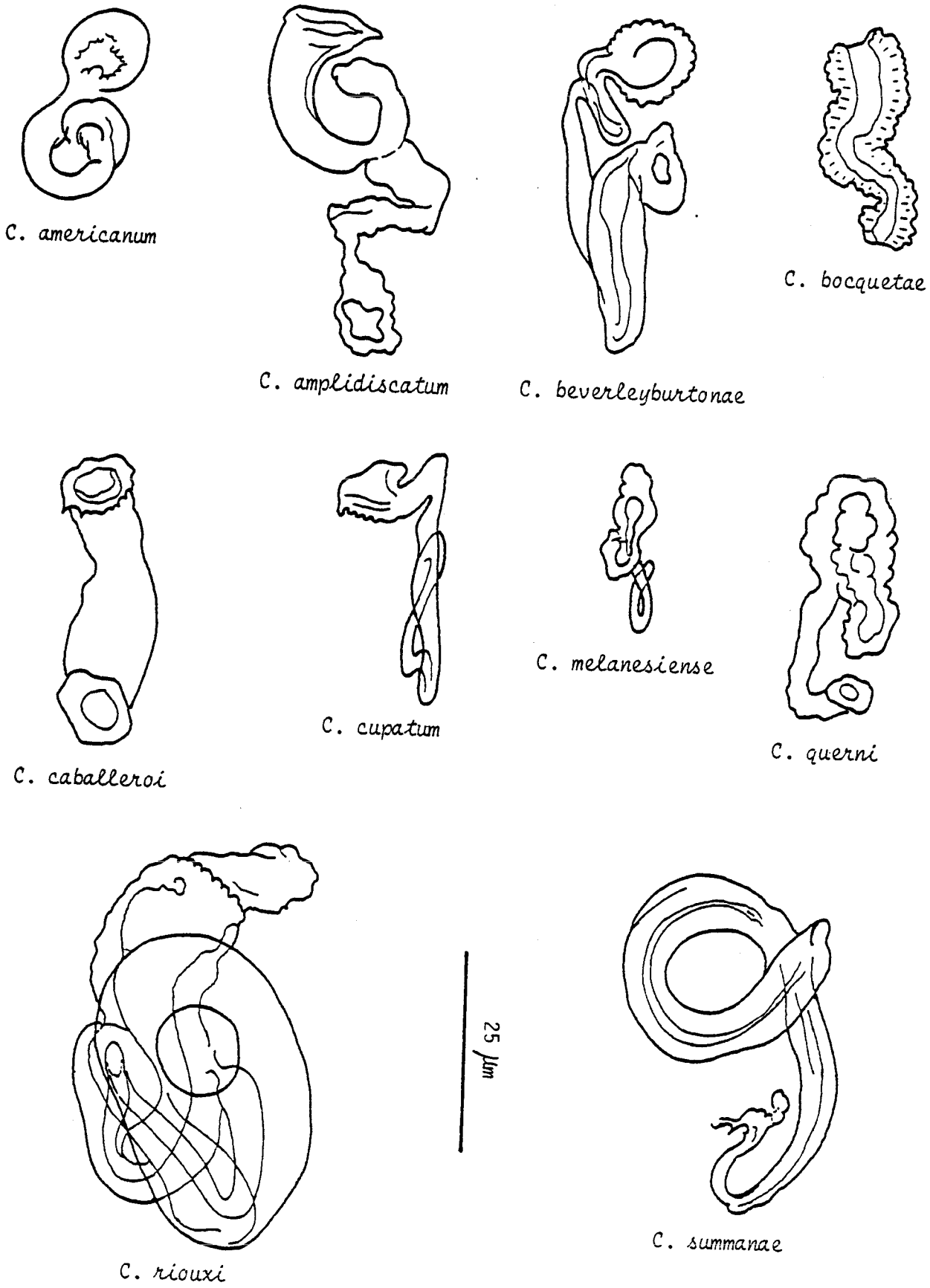


Fig. 31 - Sclérifications du vagin des espèces du genre *Cycloplectanum* Oliver, 1968 du type morphologique à cirre avec bulbe sclérifié tétraloculé.

Syn.= *Pseudorhabdosynochus bocquetae* (Oliver et Paperna, 1984) Kristky et Beverley-Burton, 1986

Syntypes: Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Collection helminthologique, n°112 TC-Tj 96.

Hôte et localité: *Epinephelus adscensionis* (Osbeck, 1771) (*Serranidae*): Mer Rouge: Golfe d'Aqaba (OLIVER et PAPERNA, 1984).

5– *Cycloplectanum caballeroi* Oliver, 1984 (fig. 30-31)

Syn.: *Diplectanum americaum* Caballero et Bravo-Hollis, 1961, *nec* Price, 1937
Cycloplectanum americanum, Oliver, 1968 partim, *nec* (Price, 1937)
Pseudorhabdosynochus caballeroi (Oliver, 1984) Kritsky et Beverley-Burton, 1986

Syntypes: Universidad nacional autónoma de México, Instituto de Biologia, Colección helmintológica, n°217-23.

Hôte et localité: *Stereolepis gigas* Ayres, 1809 (*Percithhyidae*): Océan Pacifique: Golfe de Tehuantepec: Salina Cruz (Mexique) (CABALLERO et BRAVO-HOLLIS, 1961).

6– *Cycloplectanum cupatum* (Young, 1969) Beverley-Burton et Suriano, 1981 (fig. 30-31)

Syn.: *Diplectanum cupatum* Young, 1969
Pseudorhabdosynochus cupatum (Young, 1969) Kritsky et Beverley-Burton, 1986

Holotype et paratypes: United States National Museum of Natural History, Helminthological Collection, n°63-137, 63.138 et 63.139.

Hôtes et localités: *Epinephelus fasciatus* (Forsskål, 1775), *Epinephelus merra* Bloch, 1793 (*Serranidae*): Océan Pacifique: Australie: Récif de la Grande Barrière: Heron Island (YOUNG, 1969).
Epinephelus fario (Thunberg, 1792) (*Serranidae*): Mer de Chine méridionale: Hong-Kong (BEVERLEY-BURTON et SURIANO, 1981).
Epinephelus fasciatus (Forsskål, 1775) (*Serranidae*): Mer Rouge: Golfe d'Aqaba (OLIVER et PAPERNAA, 1984).

YOUNG (1969) note que les rangées des squamodisques peuvent glisser les unes dans les autres. Cette structure rappelle celle des lamellodisques du genre *Calydiscoides* Young, 1969, mais ici chaque rangée est constituée par plusieurs pièces comme chez tous les *Diplectaninae* Monticelli, 1903. Cet auteur souligne que cette espèce ressemble beaucoup à *Cycloplectanum melanesiense* (Laird, 1958) Beverley-Burton et Suriano, 1981, parasite d'*Epinephelus merra* (Bloch, 1793) aux Nouvelles Hébrides (Vanuatu) et aux îles Fidji, mais qu'elle en diffère par la structure des squamodisques et la morphologie des sclérifications du vagin.

Les individus prélevés chez *Epinephelus fario* (Thunberg, 1792) en Mer de Chine méridionale par BEVERLEY-BURTON et SURIANO (1981) et ceux prélevés chez *Epinephelus fasciatus* (Forsskål, 1775) en Mer Rouge par OLIVER et PAPERNA (1984) se ressemblent beaucoup et diffèrent par la taille du cirre des spécimens parasites d'*Epinephelus fasciatus* (Forsskål, 1775) et d'*Epinephelus merra* (Bloch, 1793) dans les eaux du Récif de la Grande Barrière (Australie). Une étude approfondie d'un échantillon plus important de ces formes est nécessaire pour déterminer s'il s'agit d'écomorphoses, d'une variabilité morphologique aboutissant à des différences entre populations géographiquement éloignées ou d'un début de spéciation.

7– *Cycloplectanum curvivagina* (Yamaguti, 1968) comb. nov. (fig. 32)

Syn.: *Diplectanum curvivagina* Yamaguti, 1968

Holotype: United States National Museum of Natural History, Helminthological Collection, n°63.656 (SY 157).

Hôtes et localité: *Pristipomoides sieboldii* (Bleecker, 1869), *Arnillo auricilla* (Jordan, Evermann et Tanaka, 1927) (*Lutjanidae*): Océan Pacifique: île Hawaii (YAMAGUTI, 1968).

8– *Cycloplectanum echinophallus* (Euzet et Oliver, 1965) Oliver, 1968 (fig. 32)

Syn.: *Diplectanum echinophallus* Euzet et Oliver, 1965

Holotype et Paratype: Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Collection helminthologique, n°156 Z-Tb 120 et 121.

Spécimen: United States National Museum of Natural History Helminthological Collection, n°77470

Hôte et localités: *Epinephelus guaza* (Linnaeus, 1758) (*Serranidae*): Méditerranée: Golfe du Lion: Côte Vermeille: Banyuls-sur-Mer (EUZET et OLIVER, 1965; OLIVER, 1968 et 1970), Mer Catalane: Rosas (OLIVER, localité nouvelle); Méditerranée orientale: Tunisie: Iles Kerkennah (EUZET, 1984).

9– *Cycloplectanum magnisquamodiscum* Aleshkina, 1984

Holotype: Institut d'Océanographie, Laboratoire de Parasitologie, Kaliningrad: 676-H 422/7

Hôte et localité: *Chaetodon hoofleri* Steindachner, 1882 (*Chaetodontidae*): Océan Atlantique: côte sud-ouest d'Afrique (ALESHKINA, 1984).

10– *Cycloplectanum melanesiense* (Laird, 1958) Beverley-Burton et Suriano, 1981 (fig. 30-31)

Syn.: *Diplectanum melanesiense* Laird, 1958
Cycloplectanum americanum Oliver, 1968 partim, *nec* (Laird, 1958)
Pseudorhabdosynochus melanesiensis (Laird, 1958) Kritsky et Beverley-Burton, 1986

Holotype: United States National Museum of Natural History, Helminthological Collection, n°38.304.

Hôte et localités: *Epinephelus merra* Bloch, 1793 (*Serranidae*): Océan Pacifique: Nouvelles Hébrides: Aneityum, îles Fidji: Makulava (LAIRD, 1958).

11– *Cycloplectanum opakapaka* (Yamaguti, 1968) comb. nov. (fig. 32)

Syn.: *Diplectanum opakapaka* Yamaguti, 1968

Holotype: United States National Museum of Natural History, Helminthological Collection, n°63.660 (SY 161).

Hôtes et localité: *Pristipomoides filamentosus* (Valenciennes, 1830) = *Pristipomoides microlepis* (Bleeker, 1869), *Aphareus rutilans* Cuvier, 1830 (*Lutjanidae*): Océan Pacifique: île Hawaii (YAMAGUTI, 1968).

La description originale des squamodisques ne correspond ni à la figure de l'auteur (YAMAGUTI, 1968, fig. 92), ni à ce que l'on peut observer sur l'holotype; toutefois, la forme de la rédaction laisse penser qu'elle contient un *lapsus calami*.

12– *Cycloplectanum plectropomi* (Young, 1969) Oliver, 1984 (fig. 32)

Syn.: *Diplectanum plectropomi* Young, 1969

Holotype et Paratype: United States National Museum of Natural History, Helminthological Collection, n°63.141 et 63.142.

Hôte et localité: *Plectropomus maculatus* (Bloch, 1790) (*Serranidae*): Océan Pacifique: Australie: Récif de la Grande Barrière: Heron Island (YOUNG, 1969).

13– *Cycloplectanum priacanthi* (Yamaguti, 1968) comb. nov. (fig. 32)

Syn.: *Diplectanum priacanthi* Yamaguti, 1968

Holotype: United States National Museum of Natural History, Helminthological Collection, n°63.661 (SY 162).

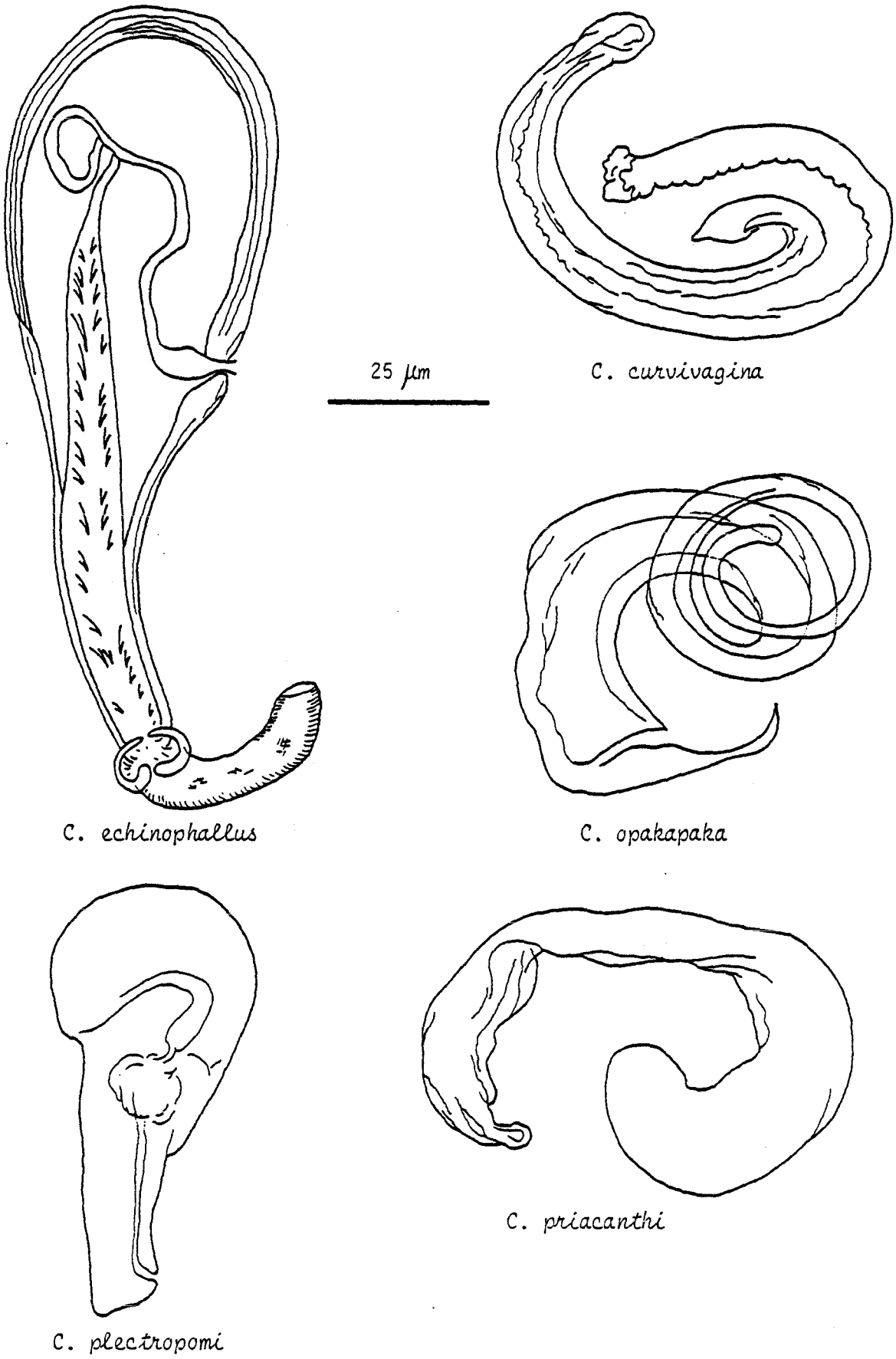


Fig. 32 - Cirres des espèces du genre *Cycloplectanum* Oliver, 1968 du type morphologique à cirre polymorphe.

Hôte et localité: *Priacanthus boops* (Schneider, 1801) (*Priacanthidae*): Océan Pacifique: île Hawaii (YAMAGUTI, 1968).

14– *Cycloplectanum querni* (Yamaguti, 1968) Beverley-Burton et Suriano, 1981 (fig. 30-31)

Syn.: *Diplectanum querni* Yamaguti, 1968
Pseudorhabdosynochus querni (Yamaguti, 1968) Kritsky et Beverley-Burton, 1986

Type: United States National Museum of Natural History, Helminthological Collection, n°63.662 (SY 163).

Hôte et localité: *Epinephelus quernus* Seale, 1901 (*Serranidae*): Océan Pacifique: île Hawaii (YAMAGUTI, 1968).

15– *Cycloplectanum riouxi* Oliver, 1986 (fig. 30-31 et 33)

Holotype et paratype: Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Collection helminthologique, n°26 TF-TJ 144 et 27 TF-TJ 145

Paratypes: British Museum, Parasitic Worms Section, n°1982.12.14.1-3.

Hôte et localités: *Epinephelus guaza* (Linnaeus, 1758) (*Serranidae*): Mer Méditerranée: Golfe du Lion: Cap Béar; Océan Atlantique: Irlande: Skelligs (OLIVER, 1986).

16– *Cycloplectanum summanae* (Young, 1969) Beverley-Burton et Suriano, 1981 (fig. 30-31)

Syn.: *Diplectanum summanae* Young, 1969
Pseudorhabdosynochus summanae (Young, 1969) Kritsky et Beverley-Burton, 1986.

Type et Paratype: United States National Museum of Natural History, Helminthological Collection, n°63.143 et 63.144.

Hôte et localité: *Epinephelus summana* (Forsskål, 1775) (*Serranidae*): Océan Pacifique: Australie: Récif de la Grande Barrière: Heron Island (YOUNG, 1969).

?– *Cycloplectanum americanum* Aleshkina, 1984, *nec* (Price, 1937)

Hôte et localité: *Epinephelus aeneus* (E. Geoffroy Saint-Hilaire, 1817) (*Serranidae*): Océan Atlantique: côte sud-ouest d'Afrique (ALESHKINA, 1984).

Il est probable qu'ALESHKINA (1984) a observé une nouvelle espèce appartenant au genre *Cycloplectanum* Oliver, 1968 puisque *Epinephelus aeneus* héberge *Diplectanum hargisi* Oliver et Paperna, 1984 en Méditerranée orientale (OLIVER et PAPERNA, 1984).

REMARQUES SUR LE GENRE CYCLOPLECTANUM *OLIVER, 1968*

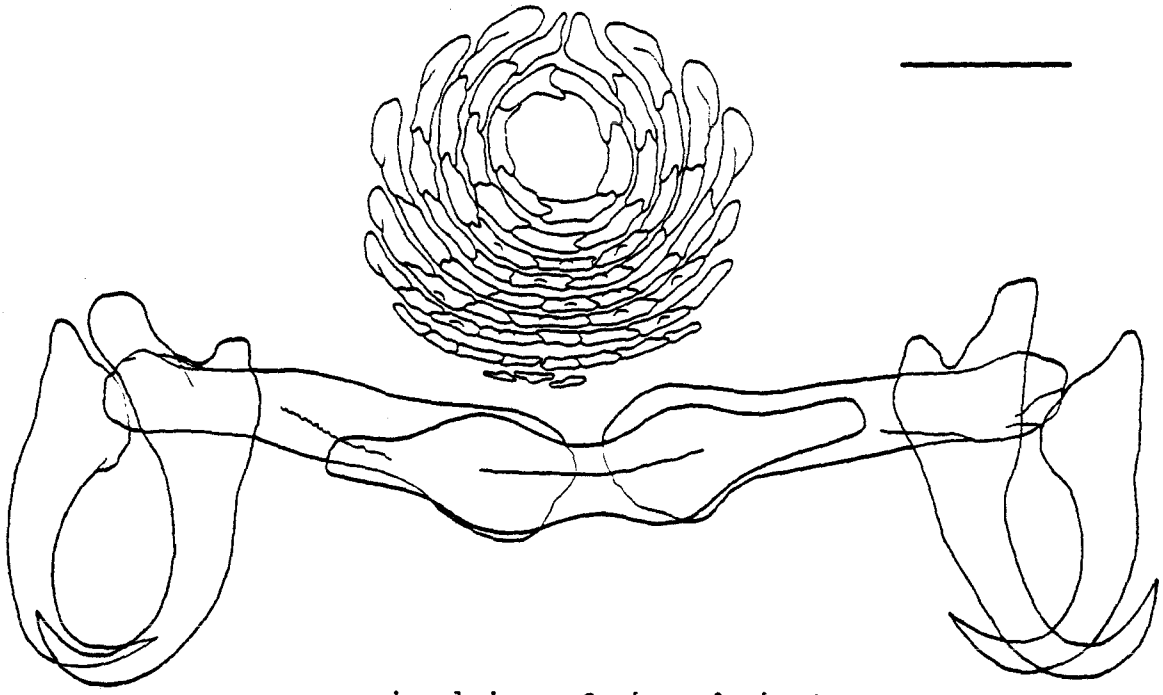
1– Groupes morphologiques

Dans le genre *Cycloplectanum* Oliver, 1968 la structure des squamodisques permet de distinguer deux groupes d'espèces:

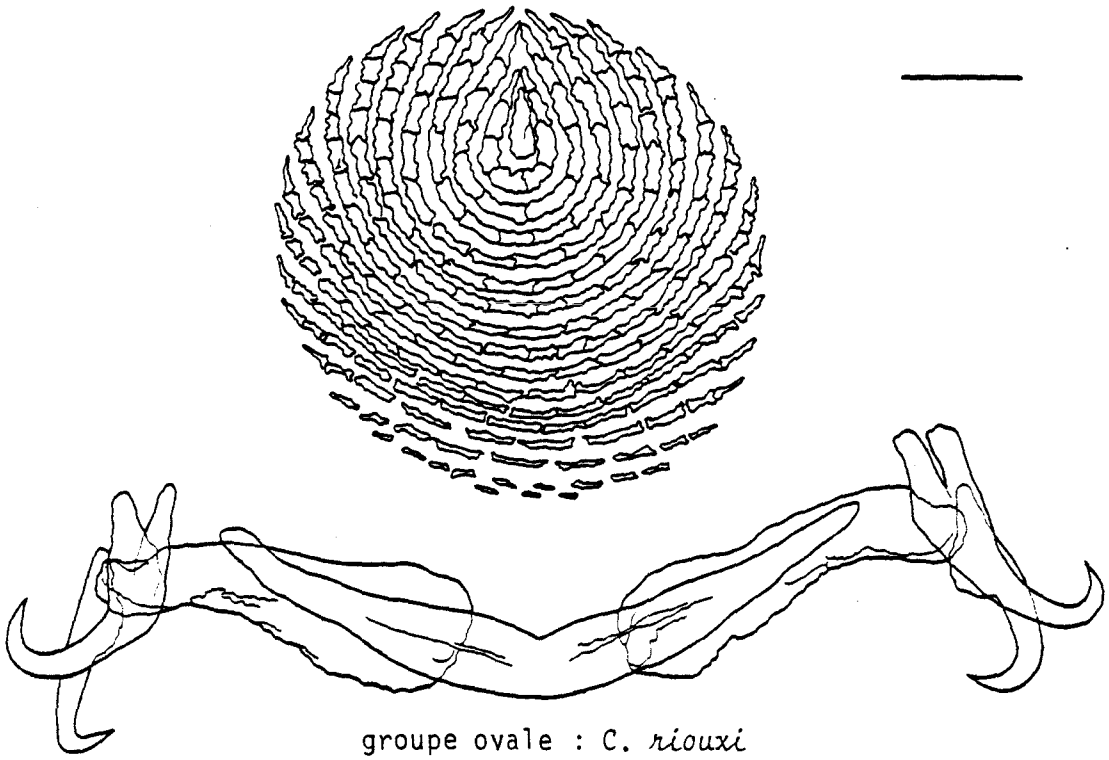
a– Groupe circulaire (fig. 33): les premières rangées des squamodisques sont parfaitement circulaires. Ce groupe comprend: *Cycloplectanum amplidiscatum, C. beverleyburtonae, C. bocquetae, C. cupatum, C. curvivagina, C. echinophallus, C. melanesiense, C. opakapaka, C. priacanthi.*

b– Groupe ovale (fig. 33): les premières rangées sont fermées et ovales. Ce groupe comprend: *Cycloplectanum americanum, C. caballeroi, C. magnisquamodiscum, C. plectropomi, C. querni, C. riouxi, C. summanae.*

Chez *Cycloplectanum riouxi* Oliver, 1986 et *Cycloplectanum summanae* (Young, 1969), les pièces des squamodisques ont une forme plus grêle que celle que l'on observe habituellement dans le genre *Cycloplectanum* Oliver, 1968. Ces pièces rappellent celles des pièces des squamodisques du genre



groupe circulaire : C. *beverleyburtonae*



groupe ovale : C. *riouxi*

Fig. 33 - Squamodisques des groupes morphologiques du genre *Cycloplectanum* Oliver, 1968 ; groupe circulaire : *Cycloplectanum beverleyburtonae* Oliver, 1984 (en haut) et groupe ovale : *Cycloplectanum riouxi* Oliver, 1986 (en bas).

Diplectanum Diesing, 1858, mais chez ces deux espèces les premières rangées de pièces des squamodisques sont bien fermées.

2– Types morphologiques

L'appareil copulateur mâle est un cirre avec un bulbe permettant de reconnaître trois types morphologiques:

a– Type à cirre avec bulbe sclérifié tetraloculé (fig. 30). Comme pour le groupe d'espèces du genre *Diplectanum* Diesing, 1858 possédant le même type de cirre, les sclérifications du vagin (fig. 31) constituent un meilleur critère taxinomique que le cirre. Ce type comprend: *Cycloplectanum americanum, C. amplidiscatum, C. beverleyburtonae, C. bocquetae, C. caballeroi, C. cupatum, C. magnisquamodiscum, C. melanesiense, C. querni, C. riouxi, C. summanae.*

b– Type à cirre avec bulbe non sclérifié et non divisé (fig. 32): ce type comprend: *Cycloplectanum echinophallus, C. plectropomi.*

c– Type à cirre arqué (fig. 32). Ce type comprend: *Cycloplectanum curvivagina, C. opakapaka, C. priacanthi.*

2.4.2.3- GENRE *HETEROPLECTANUM* RAKOTOFIRINGA, OLIVER et LAMBERT, 1987 (fig. 34-35)

Diagnose: *Diplectaninae* Monticelli, 1903.- Hapteur avec trois barres transversales (deux latérales dorsales et une médiane ventrale) en connexion; deux paires d'hamuli (constituées chacune par un hamulus dorsal et un hamulus ventral) disposées à l'extrémité externe de la barre latérale dorsale située du même côté; deux squamodisques (un dorsal et un ventral) constitués de pièces disposées en rangées divergentes dont les premières seulement sont en contact et dessinent un V; les suivantes sont disjointes et l'espace triangulaire les séparant est vide ou rempli de petites pièces plus ou moins dispersées.- Trois ou quatre paires d'organes glandulaires céphaliques.- Deux paires de taches oculaires.- Appareil copulateur mâle complexe ou non.- Vagin présent, sclérifié ou non, dont l'ouverture est située dans la moitié gauche du corps. Parasites de Perciformes (Percoidei) marins.- 9 espèces.

Les squamodisques du genre *Heteroplectanum* Rakotofiringa, Oliver et Lambert, 1987 rappellent ceux du genre *Pseudolamellodiscus* Yamaguti, 1953 par la présence de rangées disjointes. Ici, les premières rangées arrivent en contact et dessinent un V et l'espace compris entre les portions de rangées continues peut être vide. Ces deux genres se différencient en outre par la morphologie de la barre médiane: rectiligne et massive chez le genre *Heteroplectanum*, mince et enroulée en crosse aux extrémités chez le genre *Pseudolamellodiscus*, et par le nombre d'organes glandulaires céphaliques: 3 ou 4 paires dans le genre *Heteroplectanum*, une rangée serrée dans le genre *Pseudolamellodiscus*.

1– Espèce-type: *Heteroplectanum nenuoides* Rakotofiringa, Oliver et Lambert, 1987 (fig. 34-35)

Holotype et Paratypes: Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Collection helminthologique, n°59 HC-Ti 101 et 102.

Hôtes et localité: *Rhabdosargus sarba* (Forsskål, 1775), *Polyamblyodon gibbosum* (Pellegrin, 1914) (*Sparidae*): Océan Indien: Madagascar: Nossi-Bé (RAKOTOFIRINGA *et al*, 1987).

2– *Heteroplectanum diplobulbus* (Yamaguti, 1968) Rakotofiringa, Oliver et Lambert, 1987 (fig. 34)

Syn.: *Diplectanum diplobulbus* Yamaguti, 1968

Holotype et Paratypes: United States National Museum of Natural History, Helminthological Collection, n°63657 (SY 158).

Hôte et localité: *Kyphosus cinerascens* (Forsskål, 1775) (*Kyphosidae*): Océan Pacifique: île Hawaii (YAMAGUTI, 1968).

3– *Heteroplectanum kyphosi* (Yamaguti, 1968) comb. nov. (fig. 34-35)

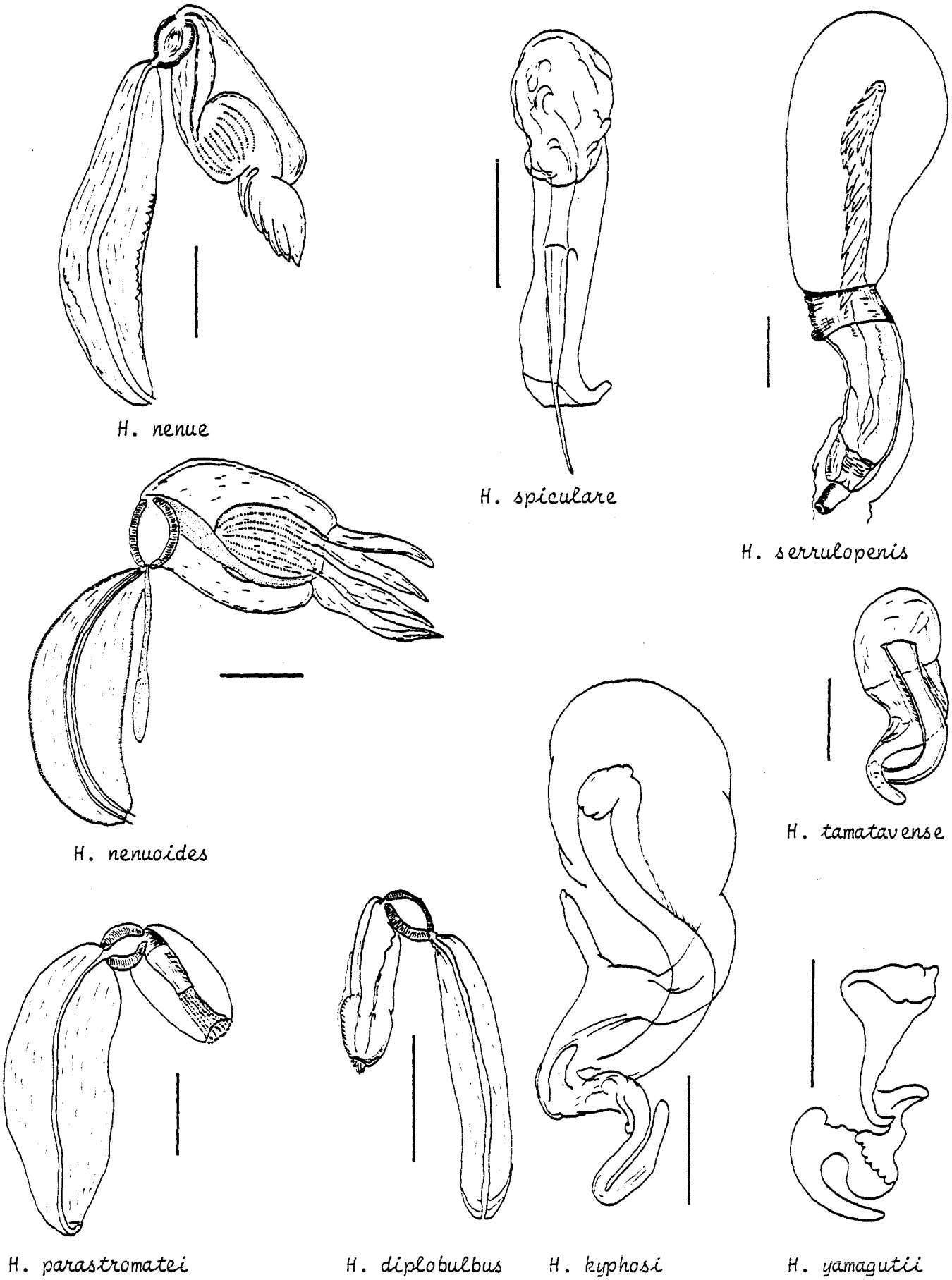
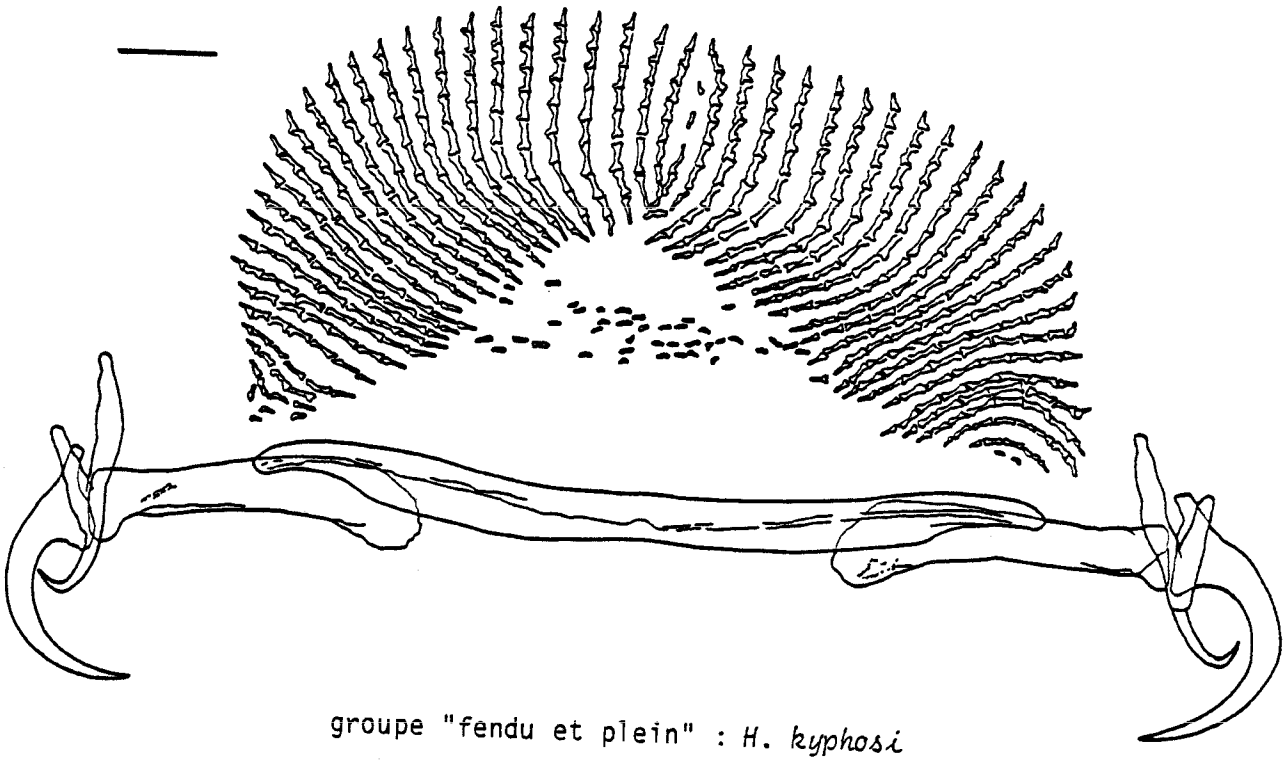
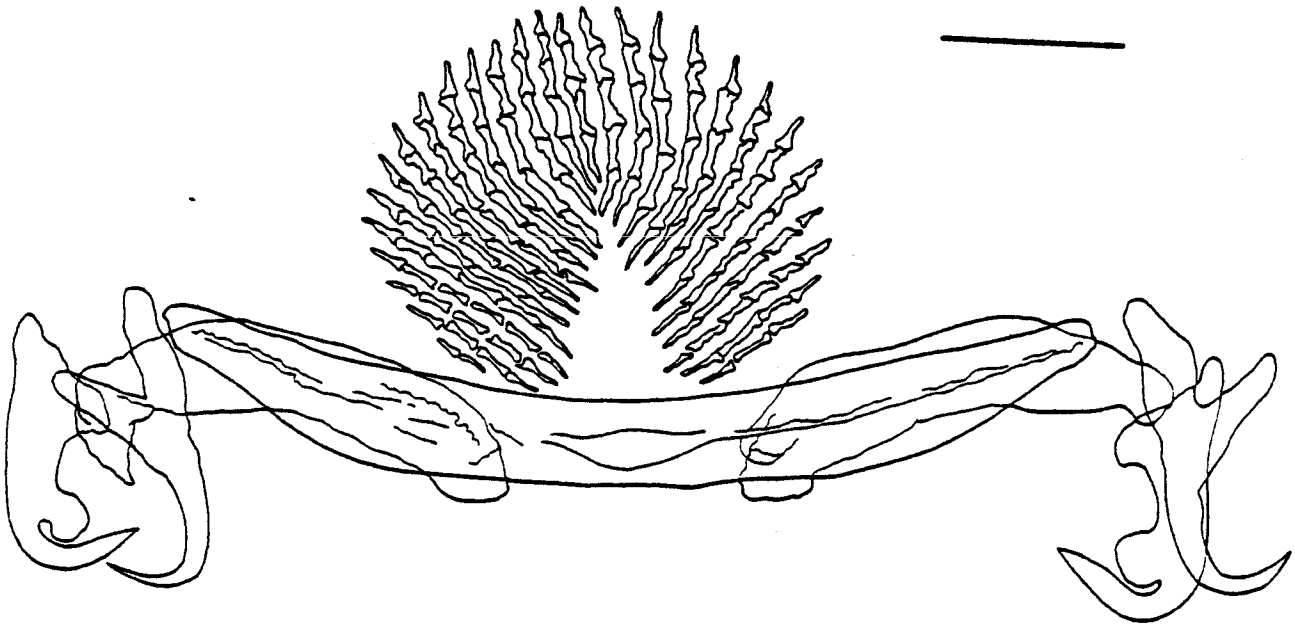


Fig. 34 - Appareils copulateurs mâles des espèces du genre *Heteroplectanum* Rakotofiringa, Oliver et Lambert, 1987.



groupe "fendu et plein" : *H. kyphosi*



groupe "fendu et vide" : *H. nenuoides*

Fig. 35 - Squamodisques des groupes morphologiques du genre *Heteroplectanum* Rakotofiringa, Oliver et Lambert, 1987. Groupe morphologique "fendu et plein" : *Heteroplectanum kyphosi* (Yamaguti, 1968) (en haut) ; groupe morphologique "fendu et vide" : *Heteroplectanum nenuoides* Rakotofiringa, Oliver et Lambert, 1987.

Syn.: *Acleotrema kyphosi* Yamaguti, 1968
Acleotrema heronense Young, 1972 *nomen nudum*
Diplectanum kyphosi (Yamaguti, 1968) Oliver, 1983

Holotype et Paratypes: United States National Museum of Natural History, Helminthological Collection, n°63665 (SY 166).

Spécimens: United States National Museum of Natural History, Helminthological Collection, n°63149-63151.

Hôte et localités: *Kyphosus cinerascens* (Forsskål, 1755) (*Kyphosidae*): Océan Pacifique: île Hawaii (YAMAGUTI, 1968); Australie: Queensland: Récif de la Grande Barrière: Heron Island (YOUNG, 1972).

En 1968, YOUNG a demandé à la *National Parasite Collection* de l'*United States National Museum of Natural History* de changer le nom des spécimens d'*Acleotrema heronense* Young qu'il avait déposés, en *Acleotrema kyphosi* Yamaguti, 1968 (LICHTENFELS, 1982, *in litteris*).

4– *Heteroplectanum nenue* (Yamaguti, 1968) Rakotofiringa, Oliver et Lambert, 1987 (fig. 34)

Syn.: *Diplectanum nenue* Yamaguti, 1968

Holotype et Paratypes: United States National Museum of Natural History, Helminthological Collection, n°63659 (SY 160).

Hôte et localité: *Kyphosus cinerascens* (Forsskål, 1775) (*Kyphosidae*): Océan Pacifique: île Hawaii (YAMAGUTI, 1968).

5– *Heteroplectanum parastromatei* Rakotofiringa, Oliver et Lambert, 1987 (fig. 34)

Holotype et Paratypes: Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Collection helminthologique, n°61 HC-Ti 104 et 105.

Hôte et localité: *Parastromateus niger* (Bloch, 1795) (*Carangidae*) = *Apolectus niger* (Bloch, 1795) (*Formionidae*): Océan Indien: Madagascar: Nossi-Bé (RAKOTOFIRINGA, *et al.*, 1987).

6– *Heteroplectanum serrulopenis* Rakotofiringa, Oliver et Lambert, 1987 (fig. 34)

Holotype et Paratypes: Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Collection helminthologique, n°62 HC-Ti 106 et 107.

Hôtes et localité; *Rhabdosargus sarba* (Forsskål, 1775), *Polyamblyodon gibbosum* (Pellegrin, 1914) (*Sparidae*): Océan Indien: Madagascar: Nossi-Bé (RAKOTOFIRINGA, *et al.*, 1987).

7– *Heteroplectanum spiculare* (Yamaguti, 1968) comb. nov. (fig. 34)

Syn.: *Diplectanum spiculare* (Yamaguti, 1968)

Holotype et Paratypes: United States National Museum of Natural History, Helminthological Collection, n°63663 (SY 164)

Hôte et localité: *Kyphosus cinerascens* (Forsskål, 1775) (*Kyphosidae*): Océan Pacifique: île Hawaii (YAMAGUTI, 1968).

8– *Heteroplectanum tamatavense* Rakotofiringa, Oliver et Lambert, 1987 (fig. 34)

Holotype et Paratypes: Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Collection helminthologique, n°60 HC-Ti 103.

Hôte et localité: *Polyamblyodon gibbosum* (Pellegrin, 1914) (*Sparidae*): Océan Indien: Madagascar: Nossi-Bé (RAKOTOFIRINGA, *et al.*, 1987).

9– *Heteroplectanum yamagutii* (Oliver, 1983) comb. nov. (fig. 34)

Syntypes: Unites States National Museum of Natural History, Helminthological Collection, n°63.663, 63.657 et 63.665.

Hôte et localité: *Kyphosus cinerascens* (Forsskål, 1775) (*Kyphosidae*): Océan Pacifique: île Hawaii (OLIVER, 1983).

REMARQUES SUR LE GENRE HETEROPLECTANUM *RAKOTOFIRINGA, OLIVER et LAMBERT, 1987*

1– Groupes morphologiques

Deux groupes morphologiques peuvent être séparés d'après la structure des squamodisques.

a– Groupe à squamodisques "fendus et pleins" (fig. 35): les squamodisques sont larges et leurs rangées sont constituées de deux types de pièces: des pièces en osselets imbriquées aux extrémités et des pièces simples non imbriquées au centre. Ces dernières pièces occupent la partie postérieure centrale des squamodisques et leur ensemble dessine grossièrement un triangle. Ce groupe comprend: *Heteroplectanum kyphosi, H. spiculare, H. serrulopenis, H. tamatavense, H. yamagutii.*

b– Groupe à squamodisques "fendus et vides" (fig. 35): les squamodisques sont "fendus" postérieurement comme l' a signalé YAMAGUTI (1968) chez les espèces de ce groupe qu'il a décrites. La partie postérieure centrale, grossièrement triangulaire est vide: après quelques rangées complètes, toutes les autres rangées des squamodisques sont disposées en deux parties disjointes constituées de pièces en osselets imbriquées.

YAMAGUTI (1968) considère que toutes les espèces qu'il décrit chez *Kyphosus cinerascens* à Hawaii, ont les squamodisques identiques. En réalité seules les espèces *diplobulbus* et *nenue* ont des squamodisques "vides". Ce groupe comprend: *Heteroplectanum diplobulbus, H. nenue, H. nenuoides, H. parastromatei.*

2– Types morphologiques

La morphologie de l'appareil copulateur permet de répartir les espèces du genre *Heteroplectanum* dans quatre types morphologiques:

a– Type *nenuoides* (fig. 34): l'appareil copulateur mâle comprend une partie bulbeuse avec des écailles et recevant une vésicule en forme de banane à paroi très épaisse. Ce type comprend: *Heteroplectanum nenuoides, H. nenue, H. parastromatei, H. diplobulbus.*

b– Type *kyphosi* (fig. 34): l'appareil copulateur mâle comporte une pièce sclérifiée coudée en S. Ce type comprend: *Heteroplectanum kyphosi, H. tamatavense, H. yamagutii*

c– Type *serrulopenis* (fig. 34): la partie distale de l'appareil copulateur mâle pourrait être érectile et sa base est écailleuse. Ce type comprend une seule espèce: *Heteroplectanum serrulopenis.*

d– Type *spiculare* (fig. 34): l'appareil copulateur mâle est constitué par une large pièce rectiligne sclérifiée paraissant entourer une pièce plus fine et plus longue. Ce type comprend une seule espèce: *Heteroplectanum spiculare.*

Les nombres de groupes et de types morphologiques ne sont pas égaux. Cependant on constate que le "type *nenuoides*" correspond au "groupe à squamodisques fendus et vides", tandis que le "groupe à squamodisques fendus et pleins" rassemble les espèces appartenant aux trois autres types morphologiques.

2.4.2.4- GENRE *LATERICAECUM* YOUNG, 1969

Diagnose: *Diplectaninae* Monticelli, 1903.- Hapteur avec trois barres transversales (deux latérales dorsales et une médiane ventrale) en connexion; deux paires d'hamuli (constituées chacune par un hamulus dorsal et un hamulus ventral) disposées à l'extrémité externe de la barre transversale latérale dorsale située du même côté; deux squamodisques (un

dorsal et un ventral) constitués de pièces en forme d'épines disposées en rangées concentriques; 12 crochetons marginaux chez l'adulte et 14 chez l'oncomiracium.- Deux paires de taches oculaires.- Plusieurs paires d'organes glandulaires céphaliques.- Caecums intestinaux portant des diverticules latéraux sur leur face externe.- Pénis sclérifié.- Vagin présent.- Parasite d'un Perciforme (*Sphyraenidae*) marin.- 1 espèce.

Bien que son nom puisse laisser penser qu'il est définit par un caractère anatomique, le genre *Latericaecum* Young, 1969 se différencie de tous les autres *Diplectaninae* Monticelli, 1903 par une structure particulière des squamodisques qui sont constitués de sortes d'épines et non de petites baguettes comme c'est généralement le cas dans cette sous-famille.

1– Espèce-type: *Latericaecum pearsoni* Young, 1969 (fig. 36)

Holotype et Paratype: United States National Museum of Natural History, Helminthological Collection, n°63.159 et 63.160.

Hôte et localité: *Sphyraena obtusata* Cuvier, 1829 (*Sphyraenidae*): Océan Pacifique: Australie: Queensland: Moreton Bay (YOUNG, 1969).

2.4.2.5- GENRE *LEPIDOTREMA* JOHNSTON et TIEGS, 1922, *EMEND*. YOUNG, 1969 (fig. 20 et 36)

Syn.: *Empleurodiscus* Johnston et Tiegs, 1922
Flabellodiscus Johnston et Tiegs, 1922

Diagnose: *Diplectaninae* Monticelli, 1903.- Hapteur avec trois barres transversales (deux latérales dorsales et une médiane ventrale) en connexion; deux paires d'hamuli (constituées chacune par un hamulus dorsal et un hamulus ventral) disposées à l'extrémité externe de la barre transversale latérale dorsale située du même côté; deux squamodisques (un dorsal et un ventral) constitués de petites pièces imbriquées disposées en rangées concentriques toutes ouvertes vers l'avant et d'une rangée postérieure de grosses épines souvent réunies par leur base en une sorte d'éventail.- Trois ou quatre paires d'organes glandulaires céphaliques.- Deux paires de taches oculaires.- Pénis sans pièces accessoires.- Vagin présent.- Parasites de Perciformes (*Theraponidae*) d'eau douce.- 6 espèces.

YOUNG (1969) montre que ce genre possède trois barres transversales (et non cinq) dans le hapteur et que l'ovaire entoure le caecum digestif droit qui constituent deux caractères de la famille des *Diplectanidae*.

1– Espèce-type: *Lepidotrema therapon* Johnston et Tiegs, 1922

Hôte et localité: *Hephaestus carbo* (Ogilby et McCulloch, 1916) = *Therapon carbo* Ogilby et McCulloch, 1916 (*Theraponidae*): Australie: Queensland: Thompson River: Longreach (JOHNSTON et TIEGS, 1922), Queensland (YOUNG, 1969).

2– *Lepidotrema angustum* (Johnston et Tiegs, 1922) Price, 1937

Syn.: *Empleurodiscus angustus* Johnston et Tiegs, 1922

Spécimen: United States National Museum of Natural History, Helminthological Collection, n°63.158.

Hôte et localité: *Leiopotherapon unicolor* (Günther, 1859) = *Therapon unicolor* Günter, 1858 (*Theraponidae*): Australie: Queensland: Burnett River (JOHNSTON et TIEGS, 1922), Macintyre River: Goondiwindi (YOUNG, 1969).

3– *Lepidotrema bidyanum* Murray, 1931

Spécimen: United States National Museum of Natural History, Helminthological Collection, n°63.157.

Hôte et localités: *Bidyanus bydyanus* (Mitchell, 1838) = *Therapon bidyana* (Mitchell, 1838) (*Theraponidae*): Australie: Victoria: River Murray (MURRAY, 1931), Queensland: Macintyre River: Goondiwindi (YOUNG, 1969).

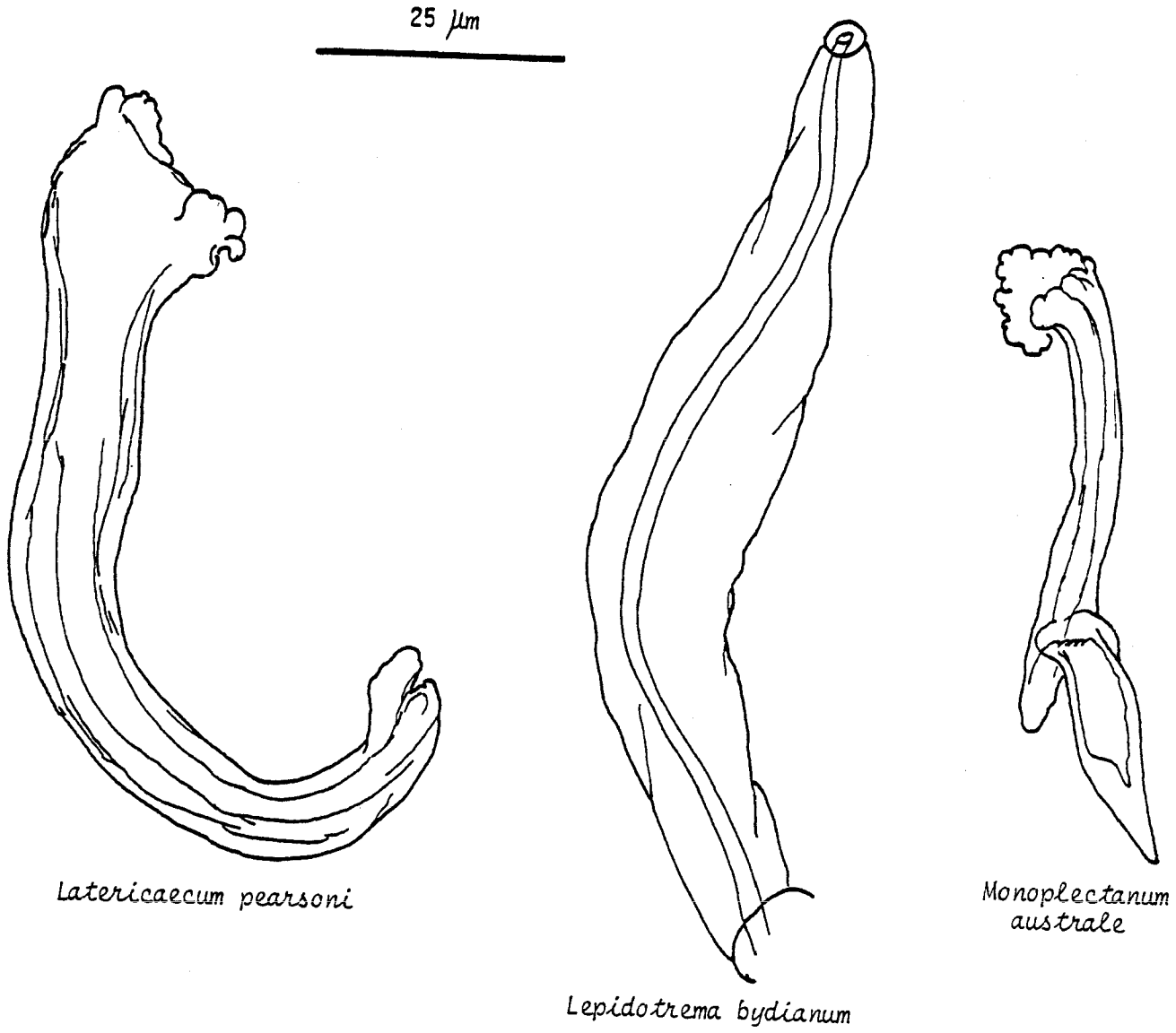


Fig. 36 - Pénis d'espèces des genres *Latericaecum* Young, 1969, *Lepidotrema* Johnston et Tiegs, 1922 et *Monoplectanum* Young, 1969.

4– *Lepidotrema fuliginosum* Johnston et Tiegs, 1922

Hôte et localité: *Hephaestus fuliginosus* (Macley, 1883) = *Therapon fuliginosus* Macleay, 1883 (*Theraponidae*): Australie: Queensland: Thomson River (JOHNSTON et TIEGS, 1922).

5– *Lepidotrema simplex* (Johnston et Tiegs, 1922) Price, 1937

Syn.: *Flabellodiscus simplex* Johnston et Tiegs, 1922

Hôte et localité: *Hephaestus fuliginosus* (Macleay, 1883) = *Therapon fuliginosus* Macleay, 1883 (*Theraponidae*): Australie: Queensland: Thompson River (JOHNSTON et TIEGS, 1922).

6– *Lepidotrema tenue* Johnston et Tiegs, 1922 (fig. 36)

Hôte et localité: *Scortum hillii* (Castelnau, 1877) = *Therapon hilli* Castelnau, 1877 (*Theraponidae*): Australie: Queensland: Thompson River (JOHNSTON et TIEGS, 1922), Atherton Tableland, (YOUNG, 1969).

2.4.2.6- GENRE *MONOPLECTANUM* YOUNG, 1969

Diagnose: *Diplectaninae* Monticelli, 1903.- Hapteur avec trois barres transversales (deux latérales dorsales et une médiane ventrale) en connexion; deux paires d'hamuli (constituées chacune par un hamulus dorsal et un hamulus ventral) disposées à l'extrémité externe de la barre transversale latérale dorsale située du même côté; un squamodisque central; 14 crochetons marginaux.- Trois paires d'organes glandulaires céphaliques. Deux paires de taches oculaires.- Pénis sclérifié avec pièce accessoire.- Vagin absent.- Parasite d'un Perciforme (*Sillaginidae*) marin.- 1 espèce.

1– Espèce-type: *Monoplectanum australe* Young, 1969 (fig. 36)

Type et Paratype: United States National Museum of Natural History, Helminthological Collection, n°63.147 et 63.148.

Hôte et localité: *Sillago ciliata* Cuvier, 1829 (*Sillaginidae*): Océan Pacifique: Australie: Queensland: Moreton Bay (YOUNG, 1969).

2.4.2.7- GENRE *PSEUDODIPLECTANUM* TRIPATHI, 1957 (4) (fig. 20 et 37)

Diagnose: *Diplectaninae* Monticelli, 1903.- Hapteur avec trois barres transversales (deux latérales dorsales et une médiane ventrale) en connexion, deux paires d'hamuli (hamuli ventraux styliformes; hamuli dorsaux avec un sillon transversal séparant le manche et la lame), chaque paire est constituée par un hamulus dorsal et un hamulus ventral disposées à l'extrémité externe de la barre transversale latérale dorsale située du même côté; deux squamodisques (un dorsal et un ventral) de type *Diplectanum*; 14 crochetons marginaux dont certains peuvent être styliformes.- Trois ou quatre paires d'organes glandulaires céphaliques.- Taches oculaires présentes (deux paires) ou absentes.- Pénis sclérifié avec pièce accessoire. Canal déférent n'entourant pas le caecum digestif gauche.- Vagin présent.- Parasites de Téléostéens (Polynemoidei et Soleoidei) marins.- 5 espèces.

Comme le souligne NAGIBINA (1977) ce genre diffère du genre *Diplectanum* Diesing, 1858 seulement par la structure des hamuli et celle de certains crochetons marginaux. Les hamuli dorsaux sont divisés transversalement par un profond sillon à la base du manche; les hamuli ventraux, et souvent les crochetons II, sont styliformes.

1– Espèce-type: *Pseudodiplectanum cynoglossum* Tripathi, 1957 (fig. 37)

Syn.: *Diplectanum cynoglossum* (Tripathi, 1957) Yamaguti, 1963

(4)- Le fascicule 1 de *Indian Journal of Helminthlogy*, daté de 1955, dans lequel est paru le travail de Tripathi, a été publié en 1957.

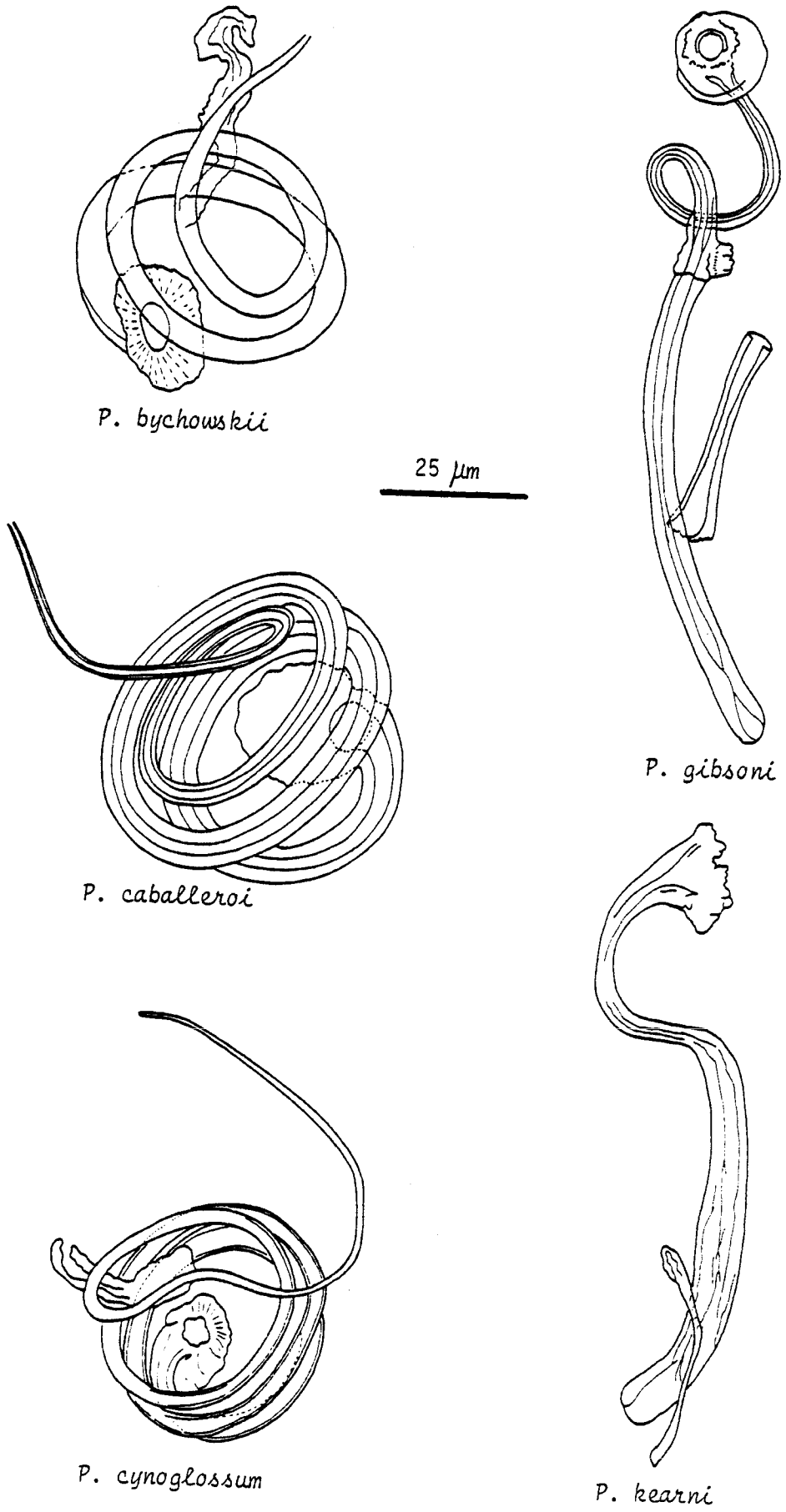


Fig. 37 - Pénis des espèces du genre *Pseudodiplectanum* Tripathi, 1957 du type morphologique à pénis spiralé (à gauche) et du type morphologique à pénis tubulaire (à droite).

Hôtes et localités: *Cynoglossus arel* (Schneider, 1801) (*Cynoglossidae*): Océan Indien: Golfe du Bengale: Côte de Coromandel; *Cynoglossus bilineatus* (Lacépède, 1802) (*Cynoglossidae*): Mer de Chine Méridionale: île Hainan (NAGIBINA, 1977).

2– *Pseudodiplectanum bychowskii* Nagibina, 1977 (fig. 37)

Holotype: Institut de Zoologie de l'Académie des Sciences d'U.R.S.S., Collection du Laboratoire de Parasitologie, n° Mon 5936.

Hôte et localité: *Cynoglossus bilineatus* (Lacépède, 1802) (*Cynoglossidae*): Mer de Chine méridionale: île Hainan (NAGIBINA, 1977).

3– *Pseudodiplectanum caballeroi* Nagibina, 1977 (fig. 37)

Holotype: Institut de Zoologie de l'Académie des Sciences d'U.R.S.S., Collection du Laboratoire de Parasitologie, n° Mon 5928.

Hôte et localité: *Symphurus orientalis* (Bleeker, 1879) (*Cynoglossidae*): Mer de Chine méridionale: île Hainan (NAGIBINA, 1977).

4– *Pseudodiplectanum gibsoni* nom. nov. (fig. 10 et 37) = Junior syn of P. kearnei Vala et al

Syn.: *Pseudodiplectanum kearni* Oliver, 1980

Holotype et Paratype: Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Collection helminthologique, n°328 PE-Tj 64 et 329 PE-Tj 65.

Hôte et localités: *Microchirus variegatus* (Donovan, 1808) (*Soleidae*): Méditerranée occidentale: Golfe du Lion: Banyuls-sur-Mer; Océan Atlantique: Golfe de Gascogne (OLIVER, 1980b), Manche: Plymouth (KEARN, 1968; LLEWELLYN *et al.*, 1984).

Pseudodiplectanum kearni Oliver, 1980 est un homonyme plus récent de *Pseudodiplectanum kearni* Vala, Lopez-Roman et Aboudaoud, 1980. Nous proposons de nommer cette espèce *Pseudodiplectanum gibsoni* nom. nov. en hommage au Docteur G.I. GIBSON, responsable de la Parasitic Worms Section au British Museum (Londres).

no! they spelled it kearnei not kearni

5– *Pseudodiplectanum kearni* Vala, Lopez-Roman et Boudaoud, 1980 (fig. 37)

Type et Paratypes: Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Collection Helminthologique, n°884 TA-Tj 25 à 28.

Hôte et localités: *Solea vulgaris* Quensel, 1806 (*Soleidae*): Méditerranée occidentale: Algérie: Oran, Espagne: Motril (VALA *et al.*, 1980).

La présence d'un E intrusif impose de corriger le nom spécifique utilisé par VALA *et al.* (1980) en *kearni.*

RÈMARQUES SUR LE GENRE PSEUDODIPLECTANUM *TRIPATHI, 1957*

D'après la morphologie des squamodisques, le genre *Pseudodiplectanum* Tripathi, 1957 est un genre homogène. Toutefois on peut distinguer deux types morphologiques d'après les génitalia mâles.

a– Type en spirale: le pénis est constitué par un tube sclérifié enroulé en spirale (et peut-être susceptible de se dérouler pendant l'accouplement) avec une pièce accessoire. Ce type de génitalia est très semblable à celui qui a été décrit chez certains *Dactylogyridae* Bychowsky, 1937 (cf. DOSSOU, 1985; GUSSEV, 1985). Ce type comprend: *Pseudodiplectanum bychowskii, P. caballeroi, P. cynoglossum.*

b– Type tubulaire avec pièce accessoire: l'appareil copulateur mâle est constitué par un pénis tubulaire, plus ou moins arqué, commençant par une sorte d'entonnoir et une pièce accessoire. Ce type comprend: *Pseudodiplectanum gibsoni, P. kearni.*

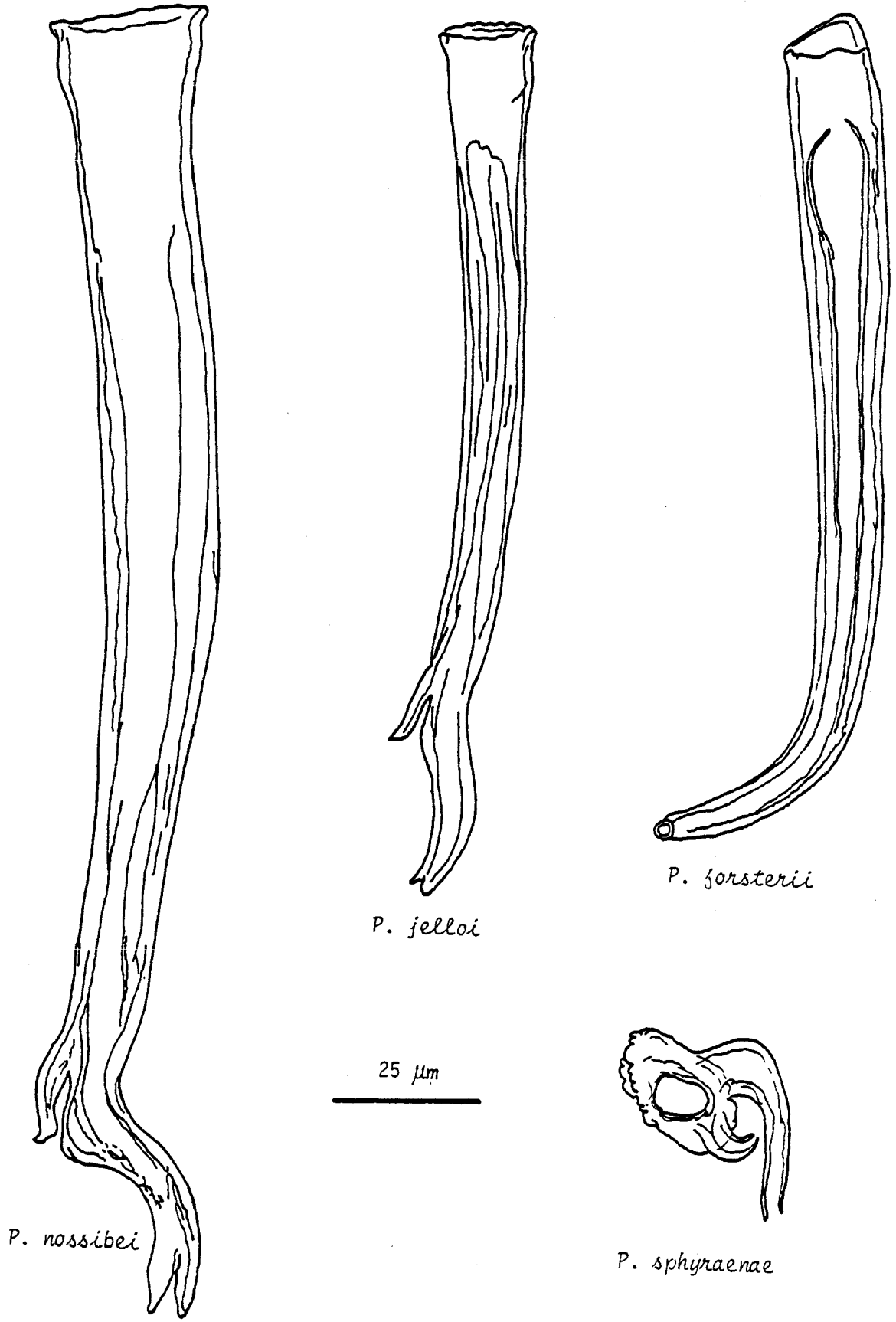


Fig. 38 - Pénis des espèces du genre *Pseudolamellodiscus* Yamaguti, 1953 du type morphologique à pénis tubulaire long (en haut) et du type morphologique à pénis court et arqué (en bas à droite).

2.4.2.8- GENRE *PSEUDOLAMELLODISCUS* YAMAGUTI, 1953 (fig. 20 et 38)

Diagnose: *Diplectaninae* Monticelli, 1903.- Hapteur avec trois barres transversales (deux latérales dorsales et une médiane ventrale fine et longue avec les extrémités enroulées en crosse) en connexion; deux paires d'hamuli (constituées chacune par un hamulus dorsal et un hamulus ventral) disposées à l'extrémité externe de la barre transversale latérale dorsale située du même côté; deux squamodisques (un dorsal et un ventral) constitués de pièces en forme d'osselets imbriquées et disposées à peu près parallèlement entre elles selon l'axe du corps.- Organes glandulaires céphaliques nombreux formant une bande continue de chaque côté de la région antérieure.- Deux paires de taches oculaires.- Canal déférent médian. Vésicule séminale et vésicule prostatique présentes. Pénis sclérifié. Vagin et réceptacle séminal présents.- Parasites de Perciformes (*Sphyraenidae*) marins.- 4 espèces.

Les squamodisques du genre *Pseudolamellodiscus* Yamaguti, 1953 rappellent ceux du genre *Heteroplectanum* Rakotofiringa, Oliver et Lambert, 1987 du groupe morphologique "fendus et pleins". Dans ce genre, les rangées centrale sont disjointes. Chez les *Diplectaninae* Monticelli, 1903 il n'y a pas d'autre genre possédant une barre transversale médiane aussi longue, aussi fine et enroulée en crosse aux deux extrémités. Ce genre est le seul qui possède des organes glandulaires céphaliques formant une rangée continue de chaque côté de la région antérieure du corps. Ce dernier critère peut permettre d'assurer l'identification lorsqu'il subsiste un doute d'après les structures des squamodisques.

1– Espèce-type: *Pseudolamellodiscus sphyraenae* Yamaguti, 1953 (fig. 38)

Spécimens: Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Collection helminthologique, n°42 HC-Tj 172 et 173.

Hôtes et localités: *Sphyraena* sp. (*Sphyraenidae*): Mer de Java: Macassar (YAMAGUTI, 1953).
Sphyraena barracuda (Walbaum, 1792) (*Sphyraenidae*): Océan Indien: Canal du Mozambique: Madagascar: Nossi-Bé (RAKOTOFIRINGA et MAILLARD, 1979).

2– *Pseudolamellodiscus forsterii* Rakotofiringa et Maillard, 1979 (fig. 20 et 38)

Type et Paratypes: Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Collection helminthologique, n°197 PE-Tj 36.

Hôte et localité: *Sphyraena forsteri* Cuvier, 1829 (*Sphyraenidae*): Océan Indien: Canal du Mozambique: Madagascar: Nossi-Bé (RAKOTOFIRINGA et MAILLARD, 1979).

3– *Pseudolamellodiscus jelloi* Rakotofiringa et Maillard, 1979 (fig. 38)

Type et Paratypes: Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Collection helminthologique, n°196 PE-Tj 35.

Hôte et localité: *Sphyraena jello* Cuvier, 1829 (*Sphyraenidae*): Océan Indien: Canal du Mozambique: Madagascar: Nossi-Bé (ROKOTOFIRINGA et MAILLARD, 1979).

RAKOTOFIRINGA et MAILLARD (1979) différencient *Pseudolamellodiscus jelloi* Rakotofiringa et Maillard, 1979 de *Pseudolamellodiscus nossibei* Euzet et Razarihelisoa, 1959 par la forme plus trapue, le hapteur plus large et un plus grand nombre de rangées de pièces sur les squamodisques chez *Pseudolamellodiscus nossibei*.

La forme plus trapue des spécimens de *Pseudolamellodiscus nossibei* est certainement due au mode de fixation (*in toto* au formol) de ces parasites. Le nombre de rangées de pièces des squamodisques n'est peut-être pas un critère suffisamment fiables. La morphologie du pénis est très semblable chez ces deux espèces; cependant la différence de taille de cet organe (209-228µm sur 8 individus de *Pseudolamellodiscus nossibei* et 126-156µm sur 10 individus de *Pseudolamellodiscus jelloi*) permet de considérer qu'il s'agit probablement de deux espèces distinctes.

4– *Pseudolamellodiscus nossibei* Euzet et Razarihelisoa, 1959 (fig. 38)

Holotype et Paratypes: Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Collection helminthologique, n°71 HC-Ti 111 et 112.

Hôte et localité: *Sphyraena commersonii* Cuvier, 1829 (*Sphyraenidae*): Océan Indien: Canal du Mozambique: Madagascar: Nossi-Bé (EUZET et RAZARIHELISOA, 1959; RAKOTOFIRINGA et MAILLARD, 1979).

Pour ABE (1974) et DE SYLVA (1973), *Sphyraena commersonii* Cuvier, 1829 serait synonyme de *Sphyraena barracuda* (Walbaum, 1792); toutefois De Sylva (1984, *in litteris*) n'est pas certain que *Sphyraena commersonii* Cuvier, 1829 soit synonyme de *Sphyraena barracuda* (Walbaum, 1792) ou de *Sphyraena obtusata* Cuvier, 1829.

REMARQUES SUR LE GENRE PSEUDOLAMELLODISCUS *YAMAGUTI, 1953*

La morphologie des squamodisques du genre *Pseudolamellodiscus* Yamaguti, 1953 ne permet pas de relever des différences notables. Deux types morphologiques peuvent être distingués d'après les génitalia mâles.

a– Type à pénis court et arqué (fig. 38): le pénis est constitué par une pièce courte et coudée à angle droit. Ce type comprend seulement l'espèce-type: *Pseudolamellodiscus sphyraenae* Yamaguti, 1953.

b– Type à pénis tubulaire long (fig. 38). Ce type comprend: *Pseudolamellodiscus forsterii, P. jelloi, P. nossibei.*

2.4.2.9- DISCUSSION SUR LA SOUS-FAMILLE DES *DIPLECTANINAE* MONTICELLI, 1903

Les critères retenus par leurs auteurs respectifs pour inclure les genres *Archidiplectanum* Mizelle et Kritsky, 1969 et *Diplectanocotyla* Yamaguti, 1953 dans la famille des *Diplectanidae* Bychowsky, 1957 permettraient de les situer dans la sous-famille des *Diplectaninae* Monticelli, 1903. En fait ces deux genres n'ont pas leur place dans cette famille.

Le seul critère retenu par MIZELLE et KRITSKY (1969) pour placer le genre *Archidiplectanum* Mizelle et Kritsky, 1969 dans la famille des *Diplectanidae* Bychowsky, 1957 est "the presence of an adhesive plaque (squamodisc) on the ventral surface of the haptor". Les autres critères habituellement utilisés conduisent ces auteurs à préciser: "Otherwise, it is essentially a member of the Ancyrocephalinae". En raison de la structure et de la position topographique, "LE squamodisque membraneux" du genre *Archidiplectanum* Mizelle et Kritsky, 1969 ne semble pas être homologue des organes adhésifs accessoires des *Diplectanidae* Bychowsky, 1957. Par contre le nombre de barres transversales, ainsi que la morphologie de l'appareil copulateur mâle, sont typiques de la sous-famille des *Ancyrocephalinae* Bychowsky, 1957 dans laquelle il a été transféré par GUSSEV (1978).

YAMAGUTI (1953) décrit le genre *Diplectanocotyla* Yamaguti, 1953 comme étant un *Dactylogyridae* Bychowsky, 1933; ensuite (YAMAGUTI, 1963: 98) il le transfère dans la famille des *Diplectanidae* Bychowsky, 1957, vraisemblablement à cause de la présence de deux squamodisques. RAKOTOFIRINGA et OLIVER (1987) redécrivent ce genre, caractérisé par la présence de quatre barres transversales (deux dorsales et deux ventrales, disposées latéralement par paires) et de quatre hamuli (deux dorsaux et deux ventraux, chacun étant articulé sur la barre transversale correspondante), et en font le type d'une nouvelle famille: *Diplectanocotylidae* Rakotofiringa et Oliver, 1987.

2.4.3.– SOUS-FAMILLE DES *LAMELLODISCINAE* OLIVER, 1969 (fig. 19 et 39)

Diagnose: *Diplectanidae* Bychowsky, 1957.- Hapteur avec trois barres transversales (deux latérales dorsales une médiane ventrale) en connexion; deux paires d'hamuli (chacune constituée par un hamulus dorsal et un hamulus ventral) disposées à l'extrémité externe de la barre transversale latérale dorsale située du même côté, 14 crochetons marginaux; un (ventral) ou deux (un dorsal et un ventral) lamellodisques constitués de lamelles paires et impaires ou toutes impaires.- Trois paires d'organes glandulaires céphaliques.- Taches oculaires présentes (deux paires) ou absentes.- Système osmorégulateur sans anse céphalique sur le collecteur antérieur.- Canal déférent entourant (ou non) le caecum digestif gauche. Vésicule séminale présente formée par une dilatation du canal déférent. Réservoir(s) prostatique(s) souvent présent(s). Appareil copulateur mâle souvent complexe avec ou sans pièce(s) accessoire(s).- Vagin présent, situé dans la moitié gauche du corps (latéral, sublatéral ou submédian), exceptionnellement à droite.- Œufs tétraédriques, plus rarement ovoïdes, avec un filament polaire.- Oncomiracidium avec quatre paires de protonéphridies.- Parasites de Téléostéens (Perciformes et Clupéiformes) marins et d'eau saumâtre.

5 genres; genre-type: *Lamellodiscus* Johnston et Tiegs, 1922.

Clé de détermination des genres (fig. 39)

1	– un lamellodisque:	*Furnestinia*
	- deux lamellodisques:	2
2	– lamellodisques avec lamelles impaires:	3
	– lamellodisques avec lamelles paires et lamelles impaires:	4
3	– lamelles simples:	*Protolamellodiscus*
	– lamelles télescopiques (pouvant donner l'aspect d'un U):	*Calydiscoides*
4	- génitalia mâles situés à l'extrémité d'un tube:	*Telegamatrix*
	– génitalia mâles non situés à l'extrémité d'un tube:	*Lamellodiscus*

2.4.3.1- GENRE *LAMELLODISCUS* JOHNSTON et TIEGS, 1922 (fig. 39-43)

Diagnose: *Lamellodiscinae* Oliver, 1969.- Hapteur avec trois barres transversales (deux latérales dorsales et une médiane ventrale) en connexion; deux paires d'hamuli (constituées chacune par un hamulus dorsal et un hamulus ventral) disposées à l'extrémité externe de la barre transversale latérale dorsale située du même côté; deux lamellodisques constitués de lamelles paires sauf les lamelles extrêmes (la dernière en arc de cercle et la première ou parfois les deux premières, grossièrement cordiformes); 14 crochetons marginaux.- Trois paires d'organes glandulaires céphaliques.- Taches oculaires présentes (deux paires) ou absentes.- Canal déférent entourant ou non le caecum digestif gauche. Appareil copulateur mâle généralement constitué par une pièce plus ou moins complexe avec pièce(s) accessoire(s).- Vagin présent; ouverture du vagin située dans la moitié gauche du corps, exceptionnellement à droite chez *Lamellodiscus spari* et *Lamellodiscus corallinus*.- Œufs tétraédriques avec un long filament polaire.- Oncomiracidium avec quatre paires de protonéphridies.- Parasites de Perciformes (Percoidei) marins ou d'eau saumâtre.- 36 espèces.

1– Espèce-type: *Lamellodiscus typicus* Johnston et Tiegs, 1922 (fig. 40)

Hôte et localité: *Acanthopagrus australis* (Günther, 1859) = *Sparus australis* Günter, 1959 (*Sparidae*): Océan Pacifique: Australie: Queensland: Moreton Bay (JOHNSTON et TIEGS, 1922; YOUNG, 1972).

2– *Lamellodiscus acanthopagri* Roubal, 1981 (fig. 41)

Holotype et Paratype: Australian Museum, n° W 17053 et W 17054

Hôtes et localités: *Acanthopagrus australis* (Günther, 1859) (*Sparidae*): Océan Pacifique: Australie: Nouvelles Galles du Sud: Coffs Harbour (ROUBAL, 1981); Queensland: Brisbane, Gladstone, Townsville; Nouvelles Galles du sud: Newcastle, Coffs Harbour (BYRNES, 1987 et *in litteris*).

Acanthopagrus berda (Forsskål, 1775) (*Sparidae*): Océan Pacifique: Australie: Queensland, Yeppoon, Lucinda, Daintree; Océan Indien: Australie: Queensland: Karumba; Territoire du Nord: Bing Bong, Darwin; Australie occidentale: Broome, Point Samson (BYRNES, 1987 et *in litteris*).

Acanthopagrus latus (Houttuyn, 1782) (*Sparidae*): Océan Indien: Australie: Australie occidentale: Broome, Point Samson (BYRNES, 1987 et *in litteris*).

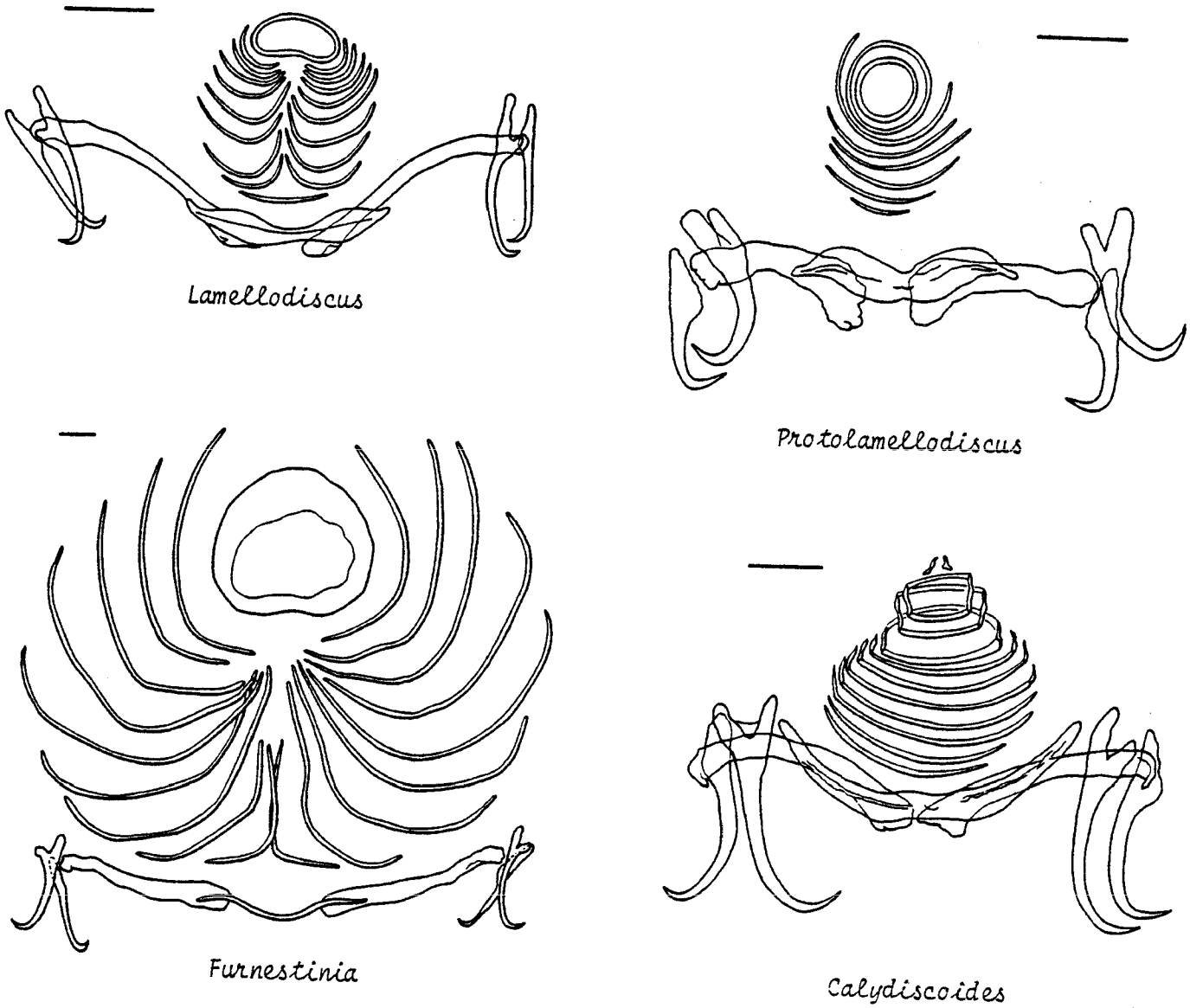


Fig. 39 - Armature du hapteur des genres de la sous-famille des *Lamellodiscinae* Oliver, 1969.

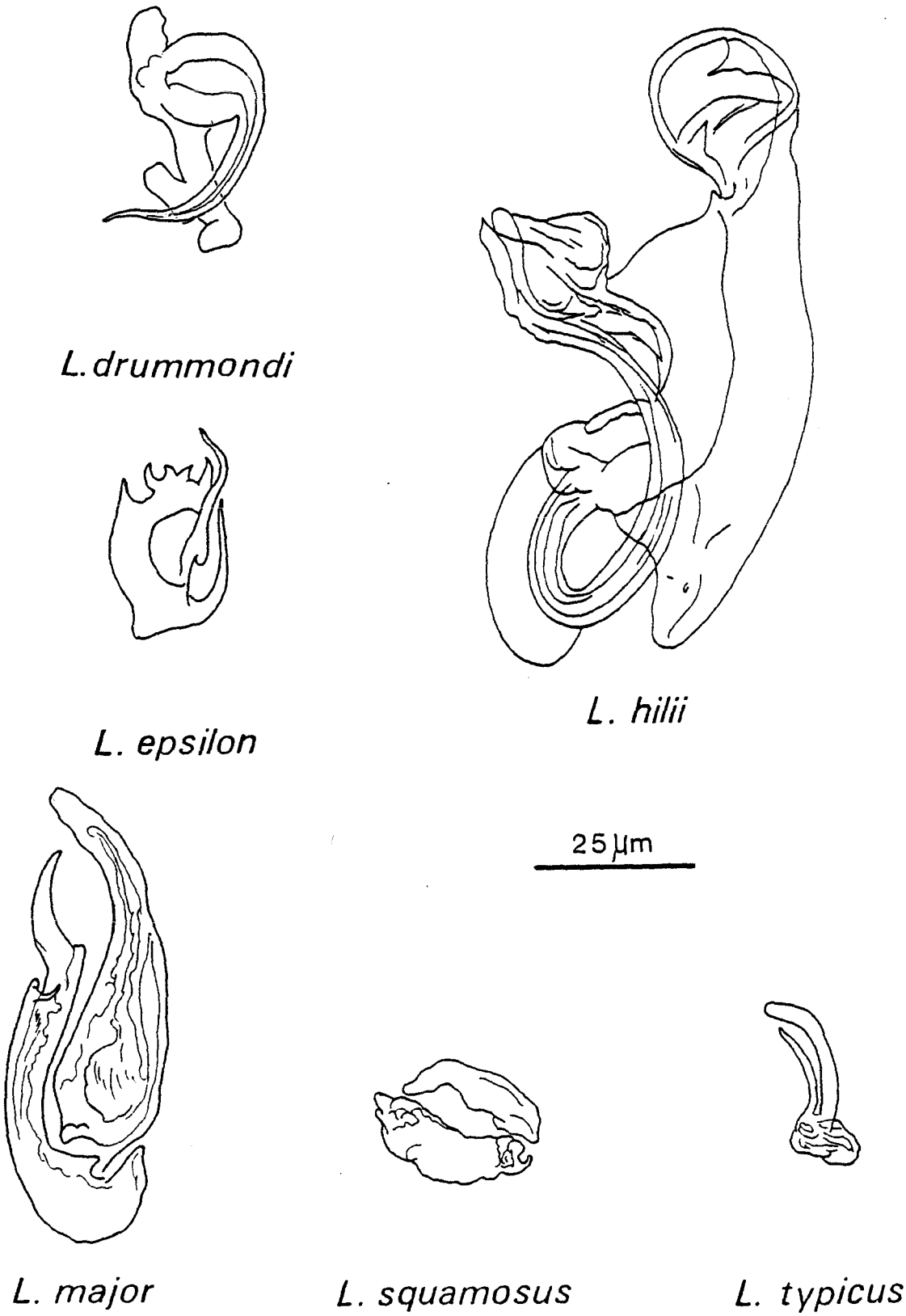


Fig. 40 - Appareil copulateur mâle des espèces du genre *Lamellodiscus* Johnston et Tiegs, 1922 du type morphologique polymorphe.

3– *Lamellodiscus baeri* Oliver, 1974 (fig. 42)

Holotype: Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Collection helminthologique, n°97 TC-Tj 85.

Hôtes et localités: *Sparus pagrus* Linnaeus, 1758 (*Sparidae*): Méditerranée: Golfe du Lion: Port-Vendres; Océan Atlantique: Golfe de Gascogne: La Socoa (OLIVER, 1974b).

4– *Lamellodiscus bidens* Euzet, 1984 (fig. 41)

Hôte et localité: *Diplodus puntazzo* (Gmelin, 1789) (*Sparidae*): Méditerranée orientale: Tunisie: Iles Kerkennah (EUZET, 1984).

5– *Lamellodiscus butcheri* Byrnes, 1987

Holotype et Paratype: Australian Museum, n° W 198990 et W 198991

Hôtes et localités: *Acanthopagrus australis* (Günther, 1859) (*Sparidae*); Océan Pacifique: Australie: Nouvelles Galles du Sud: Eden (BYRNES, 1987 et *in litteris*).

Acanthopagrus butcheri (Munro, 1949) (*Sparidae*): Océan Pacifique: Australie: Victoria: Melbourne, Lakes Entrance; Nouvelles Galles du Sud: Eden, Tasmanie: Swansea; Océan Indien: Australie: Australie occidentale: Perth, Stokes Inlet; Australie méridionale: Port Lincoln, Coorong (BYRNES, 1987 et *in litteris*).

6– *Lamellodiscus caballeroi* Venkatanarsaiah et Kulkarni, 1980

Hôte et localité: *Crenidens crenidens indicus* Day, 1878 = *Crenidens indicus* Day, 1878 (*Sparidae*): Océan Indien: Golfe du Bengale: Inde: côte de Machilipatnam (VENKATANARSAIAH et KULKARNI, 1980).

7– *Lamellodiscus cirruspiralis* Byrnes, 1987

Holotype: Australian Museum, n° W 198994

Hôtes et localités: *Acanthopagrus berda* (Forsskål, 1775) (*Sparidae*): Océan Pacifique: Australie: Queensland: Lucinda, Daintree; Océan Indien: Australie: Territoire du Nord: Darwin; Australie occidentale: Broome, Point Samson (BYRNES, 1987 et *in litteris*).

Acanthopagrus latus (Houttuyn, 1782) (*Sparidae*): Océan Indien: Australie: Australie occidentale: Broome, Point Samson, Carnarvon (BYRNES, 1987 et *in litteris*).

8– *Lamellodiscus corallinus* Paperna, 1965

Hôte et localité: *Dascyllus marginatus* Rüppel, 1828 (*Pomacentridae*), *Centropyge bispinosa* (Günther, 1860) (*Chaetodontidae*): Mer Rouge, Golfe d'Aqaba (PAPERNA, 1965).

PAPERNA (1965) a signalé l'ouverture du vagin à droite.

9– *Lamellodiscus coronatus* Euzet et Oliver, 1966 (fig. 41)

Holotype: Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Collection helminthologique, n°114 H-Tc 51.

Hôte et localités: *Diplodus cervinus* (Lowe, 1841) (*Sparidae*): Méditerranée: Golfe du Lion: Côte Vermeille: Banyuls-sur-Mer (Pyrénées-Orientales) (EUZET et OLIVER, 1966; OLIVER, 1969), Port-Vendres; Océan Atlantique: Golfe de Gascogne (OLIVER, localité nouvelle).

10– *Lamellodiscus dentexi* Aleshkina, 1984

Holotype: Institut d'Océanographie, Laboratoire de Parasitologie, Kaliningrad: 675-N 495/7

Hôte et localité: *Dentex macrophthalmus* (Bloch, 1791) (*Sparidae*): Océan Atlantique: côte sud-ouest d'Afrique (ALESHKINA, 1984).

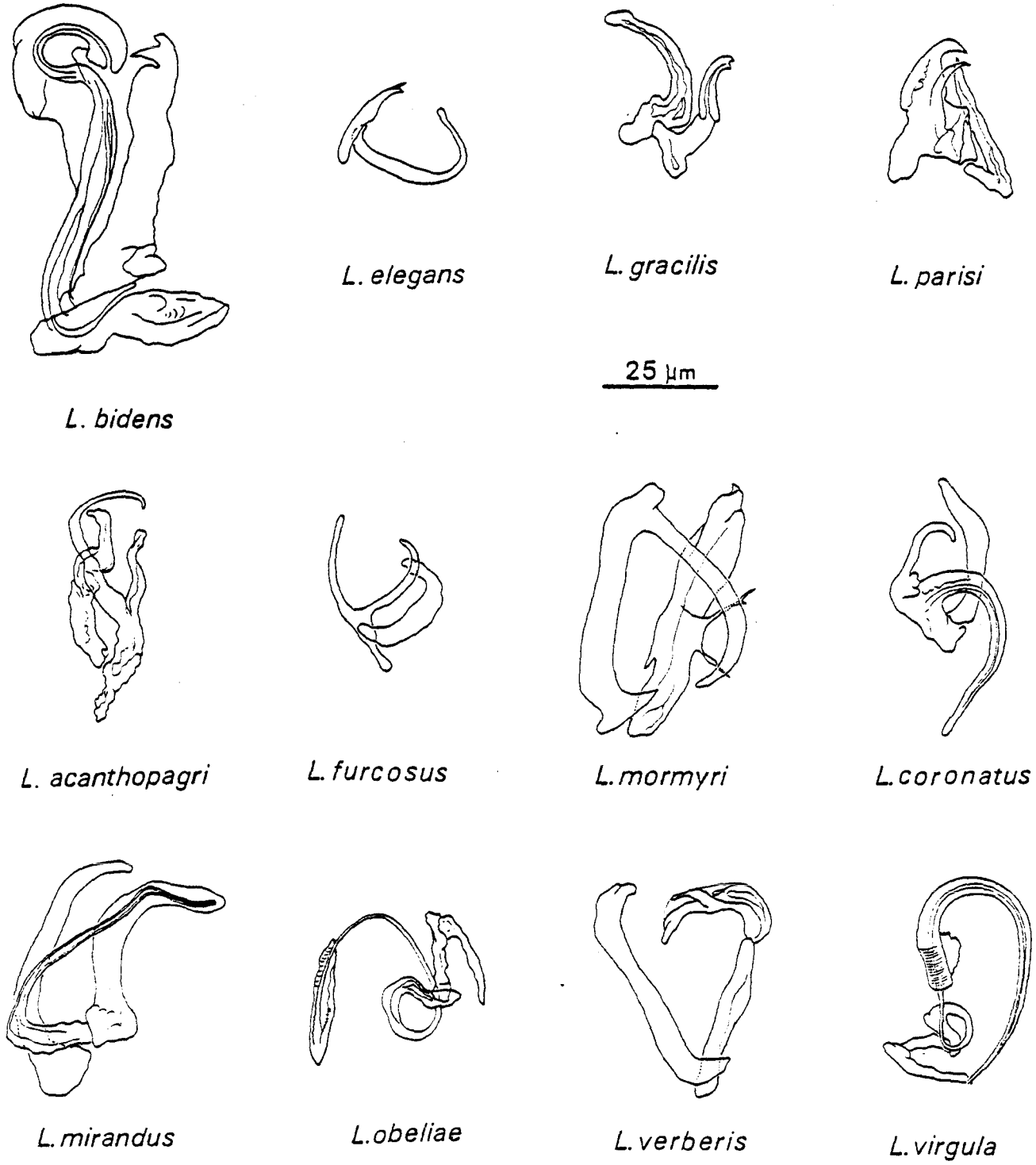


Fig. 41 - Appareil copulateur mâle des espèces du genre *Lamellodiscus* Johnston et Tiegs, 1922 du type morphologique avec pièce bifide ou double.

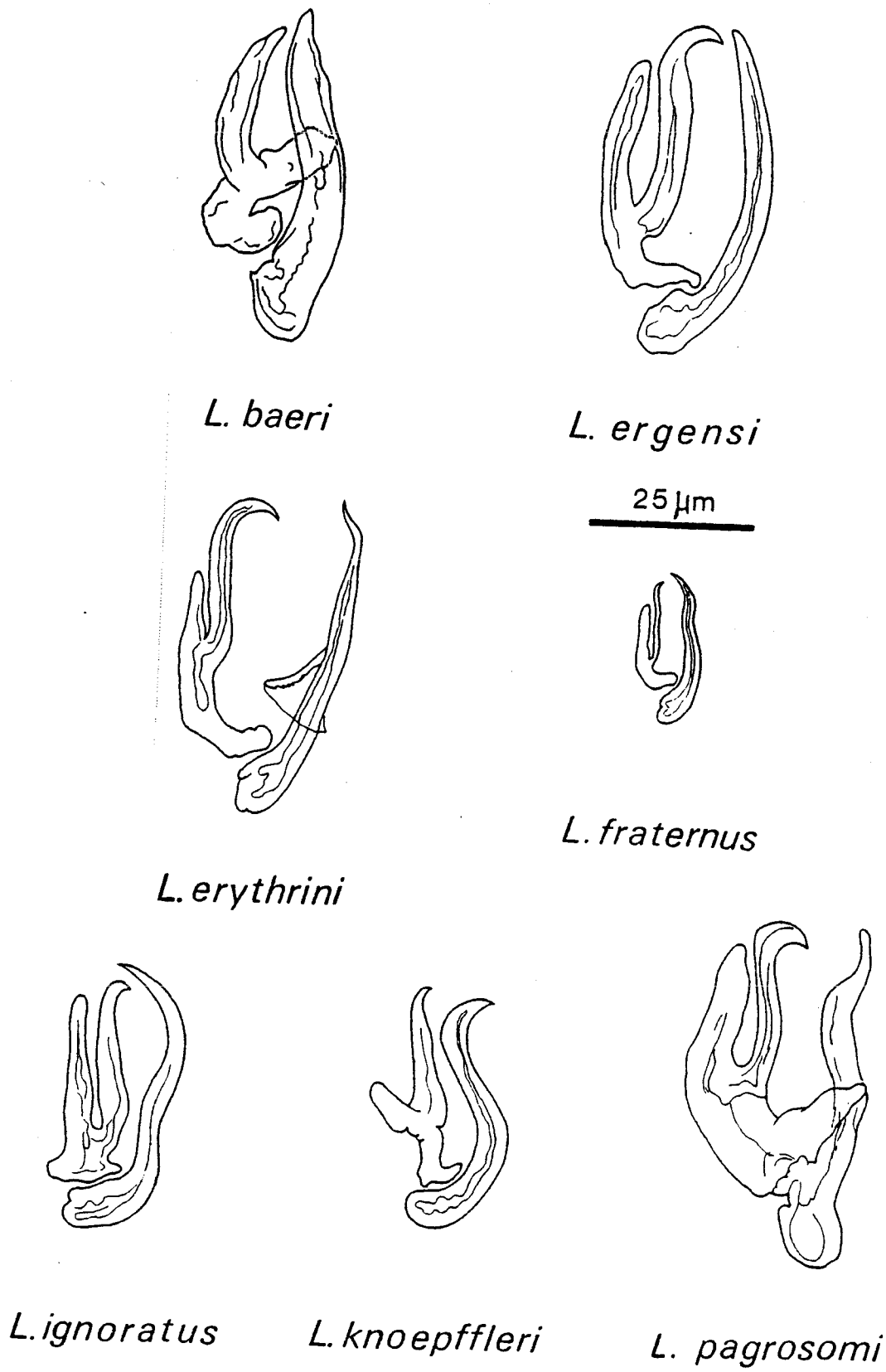


Fig. 42 - Appareil copulateur mâle des espèces du genre *Lamellodiscus* Johnston et Tiegs, 1922 du type morphologique en lyre.

11– *Lamellodiscus drummondi* Euzet et Oliver, 1967 (fig. 40)

Holotype: Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Collection helminthologique, n°255 H-Tc 173

Hôte et localités: *Pagellus acarne* Risso, 1826 (*Sparidae*): Méditerranée: Golfe du Lion: Banyuls-sur-Mer (Pyrénées-Orientales), Sète (Hérault) (EUZET et OLIVER, 1967, OLIVER, 1969 et 1974b); Océan Atlantique: Golfe de Gascogne (OLIVER, localité nouvelle).

12– *Lamellodiscus elegans* Bychowsky, 1957 (fig. 41 et 43)

Spécimens: Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Collection helminthologique n°253 H-Tc 171; Institut de Zoologie de l'Académie des Sciences d'U.R.S.S. à Léningrad, Collection du Laboratoire de Parasitologie, n° Mon 4453-4458.

Hôtes et localités: *Diplodus annularis* (Linnaeus, 1758) (*Sparidae*): Méditerranée: Golfe du Lion: Banyuls-sur-Mer (Pyrénées-Orientales), Sète (Hérault) (EUZET et OLIVER, 1966; OLIVER, 1969), étang de Thau (OLIVER, localité nouvelle); Méditerranée orientale: Tunisie: Iles Kerkennah (EUZET, 1984); Adriatique: Yougoslavie: Baie de Kotor (RADUJKOVIC, 1986); Golfe de Volonsky (Albanie) (ERGENS, 1960); Mer Noire: Karadaga (BYCHOWSKY, 1957), Sébastopol (DOGIKH et NAIDENOVA, 1967).

Diplodus sargus cadenati de la Paz, Bauchot et Daget, 1973 (*Sparidae*): Océan Atlantique: Golfe de Gascogne (OLIVER, localité nouvelle), Sénégal: Dakar (JUSTINE, 1985: 12).

Diplodus sargus sargus (Linnaeus, 1758) (*Sparidae*): Méditerranée: Golfe du Lion: Banyuls-sur-Mer (Pyrénées-Orientales), Sète (Hérault) (EUZET et OLIVER, 1966; OLIVER, 1969), étang de Thau (OLIVER, localité nouvelle).

Diplodus vulgaris (E. Geoffroy Saint-Hilaire, 1817) (*Sparidae*): Méditerranée: Golfe du Lion: Banyuls-sur-Mer (Pyrénées-Orientales) (EUZET et OLIVER, 1966; OLIVER, 1969), étang de Thau; Océan Atlantique: Golfe de Gascogne (OLIVER, localités nouvelles).

Oblada melanura (Linnaeus, 1758) (*Sparidae*): Méditerranée: Golfe du Lion: Banyuls-sur-Mer (OLIVER, 1969); Océan Atlantique: Golfe de Gascogne (OLIVER, localité nouvelle).

Spondyliosoma cantharus (Linnaeus, 1758) (*Sparidae*): Méditerranée: Golfe du Lion: Côte Vermeille; Océan Atlantique: Golfe de Gascogne (OLIVER, localités nouvelles).

13– *Lamellodiscus epsilon* Yamaguti, 1968 (fig. 40)

Holotype: United States National Museum of Natural History, Helminthological Collection, n°63.664 (SY 165).

Hôte et localité: *Monotaxis* sp. = (?) *Monotaxis grandoculis* (Forsskål, 1755) (*Lethrinidae*): Océan Pacifique: île Hawaii (YAMAGUTI, 1968).

14– *Lamellodiscus ergensi* Euzet et Oliver, 1966 (fig. 42)

Syn.: *Lamellodiscus pagrosomi* Ergens, 1960, *nec* Murray, 1931

Holotype: Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Collection helminthologique, n°251 H-Tc 169

Hôtes et localités: *Diplodus annularis* (Linnaeus, 1758) (*Sparidae*): Méditerranée: Golfe du Lion: Banyuls-sur-Mer (Pyrénées-Orientales), Sète (Hérault) (EUZET et OLIVER, 1966; OLIVER, 1969), étang de Thau (OLIVER, localité nouvelle); Adriatique: Golfe de Volonsky (Albanie) (ERGENS, 1960).

Diplodus puntazzo (Gmelin, 1789) (*Sparidae*): Méditerranée orientale: Tunisie: Iles Kerkennah (EUZET, 1984).

Diplodus sargus cadenati de la Paz, Bauchot et Daget, 1973 (*Sparidae*): Océan Atlantique: Golfe de Gascogne (OLIVER, localité nouvelle), Sénégal: Dakar (JUSTINE, 1985: 12).

Diplodus sargus sargus (Linnaeus, 1758) (*Sparidae*): Méditerranée: Golfe du Lion: Banyuls-sur-Mer (Pyrénées-Orientales), Sète (Hérault) (EUZET et OLIVER, 1966; OLIVER, 1969) étang de Thau (OLIVER, localité nouvelle).

Diplodus vulgaris (E. Geoffroy Saint-Hilaire, 1817) (*Sparidae*): Méditerranée: Golfe du Lion: Banyuls-sur-Mer (Pyrénées-Orientales) (OLIVER, 1969).

15– *Lamellodiscus erythrini* Euzet et Oliver, 1967 (fig. 42)

Holotype: Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Collection helminthologique, n°252 H-Tc 170.

Hôte et localités: *Pagellus erythrinus* (Linnaeus, 1758) (*Sparidae*): Méditerranée: Golfe du Lion: Banyuls-sur-Mer (Pyrénées-Orientales), Sète (Hérault) (EUZET et OLIVER, 1967; OLIVER, 1969); Mer Adriatique: Yougoslavie: Baie de Kotor (RADUJKOVIC, 1986); Océan Atlantique: Golfe de Gascogne (OLIVER, localité nouvelle).

16– *Lamellodiscus fraternus* Bychowsky, 1957 (fig. 42)

Spécimens: Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Collection helminthologique, n°250 H-Tc 168; Institut de Zoologie de l'Académie des Sciences d'U.R.S.S. à Léningrad, Collection du Laboratoire de Parasitologie, n° Mon 366-367.

Hôtes et localités: *Diplodus annularis* (Linnaeus, 1758) (*Sparidae*): Méditerranée: Golfe du Lion: Banyuls-sur-Mer (Pyrénées-Orientales), Sète (Hérault) (EUZET et OLIVER, 1966; OLIVER, 1969), étang de Thau (OLIVER, localité nouvelle); Méditerranée orientale: Tunisie: Iles Kerkennah (EUZET, 1984); Mer Adriatique: Yougoslavie: Baie de Kotor (RADUJKOVIC, 1986); Mer Noire: Karadaga (BYCHOWSKY, 1957).

Diplodus vulgaris (E. Geoffroy Saint-Hilaire, 1817) (*Sparidae*): Méditerranée: Golfe du Lion: Banyuls-sur-Mer (Pyrénées-Orientales) (OLIVER, 1969).

17– *Lamellodiscus furcosus* Euzet et Oliver, 1966 (fig. 41)

Holotype: Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Collection helminthologique, n°113 H-Tc 50.

Hôtes et localités: *Diplodus annularis* (Linnaeus, 1758) (*Sparidae*): Méditerranée: Golfe du Lion: Banyuls-sur-Mer (Pyrénées-Orientales), Sète (Hérault) (EUZET et OLIVER, 1966; OLIVER, 1969).

Diplodus sargus cadenati de la Paz, Bauchot et Daget, 1973 (*Sparidae*): Océan Atlantique: Golfe de Gascogne (OLIVER, localité nouvelle).

Diplodus sargus sargus (Linnaeus, 1758) (*Sparidae*): Méditerranée: Golfe du Lion: Banyuls-sur-Mer (Pyrénées-Orientales), Sète (Hérault) (EUZET et OLIVER, 1966; OLIVER, 1969).

18– *Lamellodiscus gracilis* Euzet et Oliver, 1966 (fig. 41)

Holotype: Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Collection helminthologique, n° 116 H-Tc 53.

Hôtes et localités: *Diplodus annularis* (Linnaeus, 1758) (*Sparidae*): Méditerranée: Golfe du Lion: Banyuls-sur-Mer (Pyrénées-Orientales), Sète (Hérault) (EUZET et OLIVER, 1966; OLIVER, 1969), étang de Thau (OLIVER, localité nouvelle).

Diplodus sargus cadenati de la Paz, Bauchot et Daget, 1973 (*Sparidae*): Océan Atlantique: Golfe de Gascogne (OLIVER, localité nouvelle).

Diplodus sargus sargus (Linnaeus, 1758) (*Sparidae*): Méditerranée: Golfe du Lion: Banyuls-sur-Mer (Pyrénées-Orientales), Sète (Hérault) (EUZET et OLIVER, 1966; OLIVER, 1969), étang de Thau (OLIVER, localité nouvelle).

Oblada melanura (Linnaeus, 1758) (*Sparidae*): Méditerranée: Golfe du Lion: Côte Vermeille (OLIVER, localité nouvelle).

19– *Lamellodiscus hilii* Euzet, 1984 (fig. 40)

Hôte et localité: *Diplodus puntazzo* (Gmelin, 1789) (*Sparidae*): Méditerranée orientale: Tunisie: Iles Kerkennah (EUZET, 1984).

20– *Lamellodiscus ignoratus* Palombi, 1943 (fig. 42 et 43)

Syn.: *Diplectanum echeneis* (?) Parona et Perugia, 1889, *nec* (Wagener, 1857).

Néotype: Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Collection helminthologique, n°112 H-Tc 49.

Hôtes et localités: *Diplodus annularis* (Linnaeus, 1758) (*Sparidae*): Méditerranée: Golfe du Lion: Banyuls-sur-Mer (Pyrénées-Orientales), Sète (Hérault) (EUZET et OLIVER, 1966; OLIVER, 1969); Méditerranée orientale: côtes d'Israël (PAPERNA et KOHN, 1964).

Diplodus puntazzo (Gmelin, 1789) (*Sparidae*): Méditerranée: Golfe du Lion: Banyuls-sur-Mer (Pyrénées-Orientales), Sète (Hérault) (EUZET et OLIVER, 1966; OLIVER, 1969), étang de Thau; Océan Atlantique: Golfe de Gascogne, Bassin d'Arcachon (OLIVER, localités nouvelles).

Dipodus sargus cadenati de la Paz, Bauchot et Daget, 1973 (*Sparidae*): Océan Atlantique: Golfe de Gascogne (OLIVER, localité nouvelle), Sénégal: Dakar (JUSTINE, 1985: 12).

Diplodus sargus sargus (Linnaeus, 1758) (*Sparidae*): Méditerranée: Golfe du Lion: Sète (Hérault), Banyuls-sur-Mer (Pyrénées-Orientales) (EUZET et OLIVER, 1966; OLIVER, 1969), Mer d'Alboran: Espagne: côte de Grenade (LOPEZ-ROMAN, 1973).

Diplodus vulgaris (E. Geoffroy Saint-Hilaire, 1817) (*Sparidae*): Méditerranée: Golfe du Lion: Banyuls-sur-Mer (Pyrénées-Orientales) (OLIVER, 1969), Mer d'Alboran: Espagne: côte de Grenade (LOPEZ-ROMAN, 1973); Océan Atlantique: Golfe de Gascogne (OLIVER, localité nouvelle).

Lithognathus mormyrus (Linnaeus, 1758) (*Sparidae*): Méditerranée occidentale: Golfe du Lion: Côte Vermeille (OLIVER, observation nouvelle); Méditerranée orientale: Israël (PAPERNA et KOHN, 1964); Mer Adriatique: Yougoslavie: baie de Kotor (RADUJKOVIC, 1986).

Sarpa salpa (Linnaeus, 1758) = *Box salpa* Valenciennes, 1830 (*Sparidae*): Méditerranée occidentale: Golfe du Lion: Côte Vermeille (OLIVER, localité nouvelle), Mer Tyrrhénienne: Naples (PALOMBI, 1943); Méditerranée orientale: Tunisie: Iles Kerkennah (EUZET, 1984).

Sparus erhenbergi (Valenciennes, 1830) (*Sparidae*): Méditerranée orientale: Israël (PAPERNA et KOHN, 1964).

21– *Lamellodiscus impervius* Euzet, 1984

Hôte et localité: *Diplodus puntazzo* (Gmelin, 1789) (*Sparidae*): Méditerranée orientale: Tunisie: Iles Kerkennah (EUZET, 1984).

22– *Lamellodiscus indicus* Tripathi, 1957

Hôte et localité: *Rhabdosargus sarba* (Forsskål, 1755) = *Sparus sarba* Forsskål, 1775 (*Sparidae*): Océan Indien: Golfe du Bengale: Lac Chilka, estuaire du Matla: Port Canning (TRIPATHI, 1957).

Cette espèce a été décrite avec l'ovaire dépourvu de boucle; elle devrait être revue pour confirmer ce caractère.

23– *Lamellodiscus japonicus* Ogawa et Egusa, 1978

Holotype: Meguro Parasitological Museum, n°19.244

Hôte et localité: *Ancanthopagrus schlegeli* (Bleeker, 1853) (*Sparidae*): Mer Intérieure du Japon: Hiroshima Prefecture (OGAWA et EGUSA, 1978).

24– *Lamellodiscus knoeffleri* Oliver, 1969 (fig. 42)

Holotype: Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Collection helminthologique: 244 H-Tc 162.

Hôtes et localités: *Spondyliosoma cantharus* (Linnaeus, 1758) (*Sparidae*): Méditerranée: Golfe du Lion: Côte Vermeille

(OLIVER, 1969); Océan Atlantique: Golfe de Gascogne, Bassin d'Arcachon; Manche: Baie de Morlaix (OLIVER, localités nouvelles).

Spicara maena maena (Linnaeus, 1758) (*Centracanthidae*): Méditerranée: Golfe du Lion: Banyuls-sur-Mer (Pyrénées-Orientales), Sète (Hérault) (OLIVER, 1969).

Spicara maena flexuosa Rafinesque, 1810 = *Spicara chryselis* Valenciennes, 1830 (*Centracanthidae*): Méditerranée: Golfe du Lion: Banyuls-sur-Mer (Pyrénées-Orientales) (OLIVER, 1969).

Spicara smaris (Linnaeus, 1758) (*Centhracanthidae*): Méditerranée: Golfe du Lion: Banyuls-sur-Mer (Pyrénées-Orientales) (OLIVER, 1969).

25– *Lamellodiscus major* Murray, 1931 (fig. 40)

Hôtes et localités: *Acanthopagrus australis* (Günther, 1859) = *Sparus australis* Günther, 1859 (Sparidae): Océan Pacifique: Australie: Victoria: Werribee River (MURRAY, 1931); Nouvelles Galles du sud (localités non précisées) (ROUBAL, 1981); Queensland: Brisbane, Townsville; Nouvelles Galles du Sud: Newcastle, Coffs Harbour (BYRNES, 1987 et *in litteris*).

Acanthopagrus berda (Forsskål, 1775) (*Sparidae*): Océan Pacifique: Australie: Queensland: Lucinda, Daintree; Océan Indien: Australie: Territoire du Nord: Bing Bong, Darwin; Australie occidentale: Broome, Point Samson (BYRNES, 1987 et *in litteris*).

Acanthopagrus butcheri (Munro, 1949) (*Sparidae*): Océan Pacifique: Australie: Victoria: Melbourne; Tasmanie: Swansea; Victoria: Lakes Entrance; Nouvelles Galles du sud: Eden; Océan Indien: Australie: Australie occidentale: Perth; Australie méridionale: Coorong, Port Lincoln (BYRNES, 1987 et *in litteris*).

Acanthopagrus latus (Houttuyn, 1782) (*Sparidae*): Océan Indien: Australie occidentale: Broome, Point Samson, Carnarvon (BYRNES, 1987 et *in litteris*).

26– *Lamellodiscus mirandus* Euzet et Oliver, 1966 (fig. 41)

Holotype: Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Collection helminthologique, n°115 H-Tc 52.

Hôtes et localités: *Diplodus sargus cadenati* de la Paz, Bauchot et Daget, 1973 (*Sparidae*): Océan Atlantique (OLIVER, localité nouvelle).

Diplodus sargus sargus (Linnaeus, 1758) (*Sparidae*): Méditerranée: Golfe du Lion: Banyuls-sur-Mer (Pyrénées-Orientales), Sète (Hérault) (EUZET et OLIVER, 1966; OLIVER, 1969), étang de Thau (OLIVER, localité nouvelle).

27– *Lamellodiscus mormyri* Euzet et Oliver, 1967 (fig. 41)

Holotype: Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Collection helminthologique, n°257 H-Tc 175.

Hôte et localités: *Lithognathus mormyrus* (Linnaeus, 1758) (*Sparidae*): Méditerranée: Golfe du Lion: Banyuls-sur-Mer (Pyrénées-Orientales, Sète (Hérault) (EUZET et OLIVER, 1967; OLIVER, 1969); Méditerranée orientale: Tunisie: Iles Kerkennah (EUZET, 1984); Mer Adriatique: Yougoslavie: Baie de Kotor (RADUJKOVIC, 1986); Océan Atlantique: Golfe de Gascogne (OLIVER, localité nouvelle).

28– *Lamellodiscus obeliae* Oliver, 1973 (fig. 41)

Holotype et paratype: Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Collection helminthologique, n°164 P-Ti 187 et 188

Hôte et localités: *Pagellus bogaraveo* (Brünnich, 1768) = *Pagellus centrodontus* Delaroche, 1809 (*Sparidae*): Océan Atlantique: Golfe de Gascogne; Manche: Baie de Morlaix (OLIVER, 1973).

29– *Lamellodiscus pagrosomi* Murray, 1931 (fig. 42)

Spécimens: United States National Museum of Natural History, Helminthological Collection, n° 63.152; Australian Museum, n° W 194645 et 194646.

Hôtes et localités: *Chrysophrys aurata* (Bloch et Schneider, 1801) = *Pagrosomus auratus* Bloch et Schneider, 1801 (*Sparidae*): Océan Pacifique: Australie: Victoria: Port Philip Bay (MURRAY, 1931); Queensland: Moreton Bay (YOUNG, 1972); New South Wales: Coffs Harbour; South Australia: Gulf St-Vincent, Port Pirie, Wallaroo; Nouvelle Zélande (ROUBAL *et al*, 1983).

Pagrosomus unicolor (Quoy et Gaimard, 1824) (*Sparidae*): Océan Pacifique: Baie d'Osaka: Tarumi (Japon) (YAMAGUTI, 1938).

ROUBAL *et al.* (1983) écrivent: "the ovary loops around the left caecum. This feature was not described by Murray". On peut penser qu'il y a un *lapsus scriptae*, ces auteurs ayant écrit "left" au lieu de "right".

30– *Lamellodiscus parisi* Oliver, 1969 (fig. 41)

Holotype: Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Collection helminthologique, n°245 H-Tc 163.

Hôte et localités: *Sarpa salpa* (Linnaeus, 1758) (*Sparidae*): Méditerranée: Golfe du Lion: Banyuls-sur-Mer (Pyrénées-Orientales) (OLIVER, 1969); Méditerranée orientale: Tunisie: Iles Kerkennah (EUZET, 1984); Océan Atlantique: Golfe de Gascogne (OLIVER, localité nouvelle).

31– *Lamellodiscus spari* Zhukov, 1970

Spécimens: Meguro Parasitological Museum, n°19245

Hôtes et localités: *Acanthopagrus schlegeli czerskii* (Berg, 1915) = *Sparus macrocephalus czerskii* Berg, 1915 (*Sparidae*): Mer du Japon: Posjet Bay (ZHUKOV, 1970).

Acanthopagrus schlegeli (Bleeker, 1853) (*Sparidae*): Océan Pacifique: Japon: Shizuoka Préfecture; Mer Intérieure du Japon: Hiroshima Prefecture (OGAWA et EGUSA, 1978).

L'ouverture du vagin a été signalée à droite par OGAWA et EGUSA (1978).

32– *Lamellodiscus squamosus* Roubal, 1981 (fig. 40)

Holotype et paratype: Australian Museum, n° W 17055 et 17056

Hôtes et localités: *Acanthopagrus australis* (Günther, 1859) (*Sparidae*); Océan Pacifique: Australie: Nouvelles Galles du Sud: Coffs Harbour (ROUBAL, 1981; Queensland: Brisbane, Townsville; Nouvelles Galles du Sud: Newcastle, Coffs Harbour (BYRNES, 1987 et *in litteris*).

Acanthopagrus berda (Forsskål, 1775) (*Sparidae*): Océan Pacifique: Australie: Queensland: Lucinda, Daintree; Océan Indien: Australie: Territoire du Nord, Bing Bong, Darwin; Australie occidentale: Broome, Point Samson (BYRNES, 1987 et *in litteris*).

Acanthopagrus latus (Houttuyn, 1782) (*Sparidae*): Océan Indien: Australie occidentale: Broome, Point Samson, Carnarvon (BYRNES, 1987 et *in litteris*).

33– *Lamellodiscus takitai* Ogawa et Egusa, 1978

Holotype: Meguro Parasitological Museum, n°19.243

Hôtes et localités: *Acanthopagrus schlegeli* (Bleeker, 1853) (*Sparidae*); Océan Pacifique: Japon: Shizuoka Prefecture; Mer Intérieure du Japon: Hiroshima Prefecture (OGAWA et EGUSA, 1978).

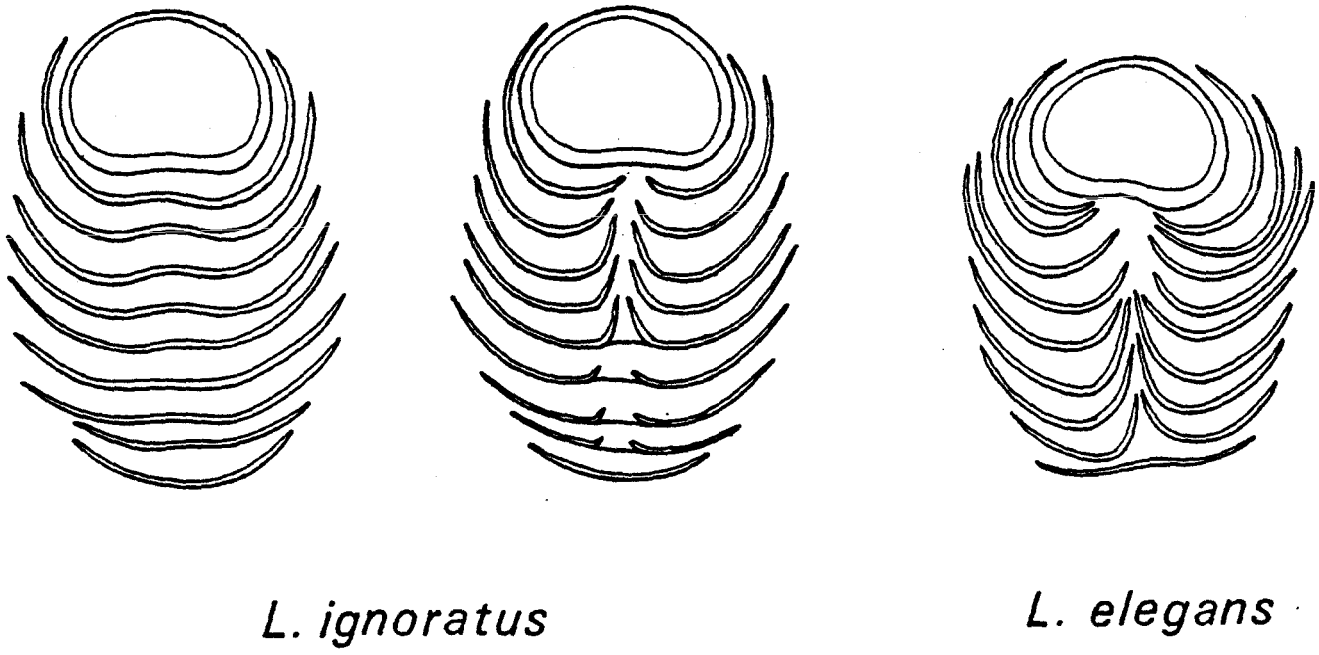


Fig. 43 - Lamellodisques des groupes morphologiques du genre *Lamellodiscus* Johnston et Tiegs, 1922.

34– *Lamellodiscus vaginalis* Byrnes, 1987

Holotype et paratype: Australian Museum, n° W 198992 et W 198993

Hôtes et localités: *Acanthopagrus australis* (Günther, 1859) (*Sparidae*): Océan Pacifique: Australie: Nouvelles Galles du Sud: Eden (BYRNES, 1987 et *in litteris*).

Acanthopagrus butcheri (Munro, 1949) (*Sparidae*): Océan Pacifique: Australie: Victoria: Melbourne, Lakes Entrance; Nouvelles Galles du Sud: Eden; Tasmanie: Swansea; Océan Indien: Australie: Australie occidentale: Perth, Stokes Inlet; Australie méridionale: Port Lincoln, Coorong (BYRNES, 1987 et *in litteris*).

35– *Lamellodiscus verberis* Euzet et Oliver, 1967 (fig. 41)

Holotype: Museum National d'Histoire Naturelle de Paris, Collection helminthologique, n°256 H-Tc 174.

Hôte et localités: *Lithognathus mormyrus* (Linnaeus, 1758) (*Sparidae*): Méditerranée: Golfe du Lion: Banyuls-sur-Mer (Pyrénées-Orientales), Sète (Hérault) (EUZET et OLIVER, 1967; OLIVER, 1969); Méditerranée orientale: Tunisie: Iles Kerkennah (EUZET, 1984); Mer Adriatique: Yougoslavie: Baie de Kotor (RADUJKOVIC, 1986); Océan Atlantique: Golfe de Gascogne: Bassin d'Arcachon (OLIVER, localité nouvelle).

36– *Lamellodiscus virgula* Euzet et Oliver,1967 (fig. 41)

Holotype: Muséum national d'Histoire Naturelle de Paris, Collection helminthologique, n°254 H-Tc 172.

Hôte et localités: *Pagellus acarne* (Risso, 1826) (*Sparidae*): Méditerranée: Golfe du Lion: Banyuls-sur-Mer (Pyrénées-Orientales), Sète (Hérault) (EUZET et OLIVER, 1967; Océan Atlantique: Golfe de Gascogne (OLIVER, localité nouvelle).

REMARQUES SUR LE GENRE LAMELLODISCUS *JOHNSTON et TIEGS, 1922*

1– Groupes morphologiques

La structure des lamellodisques étudiée sur les espèces des côtes de France à partir d'animaux vivants permet de distinguer deux groupes morphologiques:

a– Groupe *ignoratus* (fig. 43): les lamellodisques sont formés de lamelles apparemment impaires et plus ou moins incurvées en leur milieu; les lamelles moyennes prennent l'aspect typique de lamelles paires après aplatissement des vers entre lame et lamelle. Ce groupe comprend:
Lamellodiscus ignoratus, L. baeri, L. ergensi, L. erythrini, L. fraternus et L. knoepffleri.

b– Groupe *elegans* (fig. 43): à l'exception des lamelles extrêmes qui sont impaires, les lamelles moyennes des lamellodisques de ce groupe apparaissent toujours paires. Ce groupe comprend:
Lamellodiscus elegans, L. coronatus, L. furcosus, L. gracilis, L. mirandus, L. mormyri, L. obeliae, L. parisi, L. verberis et L. virgula.

Les espèces suivantes semblent également appartenir à ce groupe: *Lamellodiscus acanthopagri, L. bidens, L. butcheri, L. caballeroi, L. dentexi, L. hilii, L. impervius, L. japonicus, L. major, L. pagrosomi, L. spari, L. squamosus, L. takitai, L. vaginalis.*

La place de *Lamellodiscus corallinus, L. epsilon, L. indicus* et *L. typicus* devrait être précisée.

2– Types morphologiques

Les espèces du genre *Lamellodiscus* peuvent être regroupées en trois types morphologiques:

a– Type en lyre (fig. 42): l'appareil copulateur mâle est constitué par une pièce en forme de lyre ou de diapason et une pièce impaire arquée ou coudée en S ou en ε. Ce type, très homogène, comprend:
Lamellodiscus baeri, L. ergensi, L. erythrini, L. fraternus, L. ignoratus, L. knoepffleri et *L. pagrosomi.*

b– Type à pièce double ou fourchue (fig. 41); les génitalia mâles comprennent une pièce impaire et une pièce avec deux dents plus ou moins développées, ou nettement fourchue, ou apparemment divisée en deux. Ce type plus hétérogène que le précédent, comprend:
. *Lamellodiscus bidens, L. elegans, L. gracilis, L. parisi,*
. *L. acanthopagri, L. furcosus, L. mormyri,*
. *L. coronatus, L. mirandus, L. obeliae, L. verberis, L. virgula.*
Lamellodiscus japonicus appartient certainement à ce type.

c– Type polymorphe (fig. 40): l'appareil copulateur mâle est constitué par deux pièces de forme variable. Ce type comprend:
Lamellodiscus butcheri, L. cirruspiralis, L. drummondi, L. epsilon, L. hilii, L. impervius, L. indicus, L. major, L. spari, L. squamosus, L. takitai, L. typicus, L. vaginalis.

Lamellodiscus caballeroi et *L. dentexi* semblent appartenir à ce type. *Lamellodiscus corallinus* paraît être caractérisé par un appareil copulateur mâle constitué d'une seule pièce.

On peut noter que les espèces des côtes françaises du type en lyre appartiennent toutes au groupe *ignoratus.*

2.4.3.2- GENRE *CALYDISCOIDES* YOUNG, 1969 (fig. 39 et 44)

Syn.: *Lamellospina* Karyakarte et Das, 1978

Diagnose: *Lamellodiscinae* Oliver, 1969.- Hapteur avec trois barres transversales (deux latérales dorsales et une médiane ventrale) en connexion; deux paires d'hamuli (constituées chacune par un hamulus dorsal et un hamulus ventral)

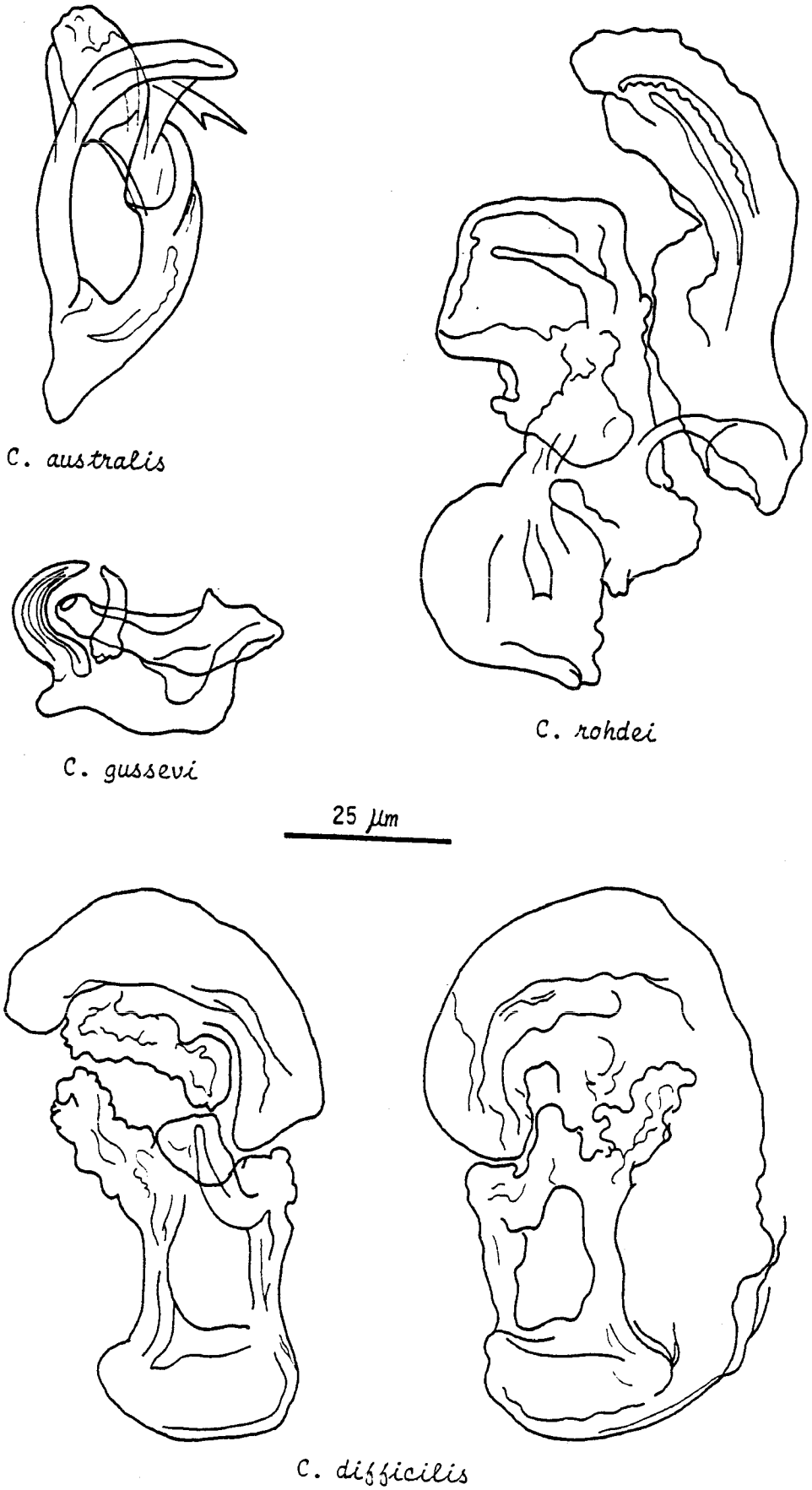


Fig. 44 - Appareil copulateur mâle des espèces du genre *Calydiscoides* Young, 1969.

disposées à l'extrémité externe de la barre transversale latérale dorsale située du même coté; deux lamellodisques (un dorsal et un ventral) constitués de lamelles impaires formant des tubes télescopiques; 14 crochetons marginaux.- Trois ou quatre paires d'organes glandulaires céphaliques.- Deux paires de taches oculaires.- Appareil copulateur mâle avec ou sans pièce accessoire.- Vagin présent.- Œufs *in utero* ovoïdes ou presque sphériques avec un filament polaire court.- Parasites de Perciformes (*Nemipteridae* et *Lethrinidae*) marins.- 7 espèces.

Plusieurs genres de *Diplectanidae* Bychowsky, 1957 ont été décrits avec des lamellodisques constitués de lamelles impaires. Ce caractère permet de les différencier des genres *Lamellodiscus* Johnston et Tiegs, 1922, *Telegamatrix* Ramalingam, 1955 et *Furnestinia* Euzet et Audoin, 1959.

Lamellodiscus belengeri Chauhan, 1945 est caractérisé par des lamellodisques à lamelles impaires, des crochetons portés par un pédoncule et un testicule pré-ovarien. Dans la figure du squamodisque (CHAUHAN, 1945; 133, fig. 10) l'auteur représente des lamelles boursouflées alors qu'elles sont régulières chez les *Lamellodiscinae*. SPROSTON (1946: 507) écrit à propos de cette espèce: "The testis is shown to be pre-ovarian (...) - an exceedingly anomalous position in Monogenea. It seems possible that an enlarged receptaculum seminis has been mistaken for this, and that the testis - may be in deplated phase -, is obscured by the post-ovarian vitellaria". Cet auteur pense que *Lamellodiscus belengeri* Chauhan, 1945 devrait être placé dans le genre *Diplectanum* Diesing, 1858 ou *Squamodiscus* Yamaguti, 1934 si ce dernier était conservé; or YAMAGUTI lui-même (1963: 95) considère ces deux genres comme synonymes. CHAUHAN (1954) modifie la position systématique de *Lamellodiscus belengeri* Chauhan, 1945 et transfère cette espèce dans le genre *Diplectanum* Diesing, 1858. Malgré cette mise au point, YAMAGUTI (1963: 98-99) crée pour *Lamellodiscus belengeri* Chauhan, 1945 le genre *Lamellodiscoides*, différencié du genre *Lamellodiscus* Johnston et Tiegs, 1922 par les lamellodisques à lamelles impaires, les crochetons portés par des mamelons et le "testicule" pré-ovarien. Comme SPROSTON (1946) et CHAUHAN (1954) nous considérons que *Lamellodiscus belengeri* Chauhan, 1945 est bien un *Diplectanum* Diesing, 1858, et le genre *Lamellodiscoides* Yamaguti, 1963 devient synonyme de *Diplectanum* Diesing, 1858.

EUZET et OLIVER (1965) décrivent *Lamellodiscus serranelli*, caractérisé par des lamellodisques à lamelles impaires, pour lequel OLIVER (1969) crée le genre *Protolamellodiscus* et précise que "*Lamellodiscus convolutus* Yamaguti, 1953 en particulier, semble, d'après les figures, avoir des squamodisques identiques à ceux de *Protolamellodiscus*".

YOUNG (1969) crée le genre *Calydiscoides* caractérisé par des lamellodisques portés par des expansions tégumentaires et formés de lamelles impaires dont les deux premières glissent l'une dans l'autre comme des tubes télescopiques. A noter que dans la publication de YOUNG (1969) le dessin d'ensemble et le dessin de détail ne présentent pas la même structure du lamellodisque, mais correspondent à deux aspects différents que peut prendre cet organe.

L'étude de l'holotype et des spécimens récoltés à Heron Island montre que *Calydiscoides* Young, 1969 et *Protolamellodiscus* Oliver, 1969 sont deux genres valides se différenciant par la structure des lamellodisques:

- 9 à 11 lamelles impaires, les premières donnant l'aspect d'un U mais formant des tubes glissant les uns dans les autres comme des tubes télescopiques, les autres formant des arcs de cercle plus ou moins ouverts, parfois deux petites pièces antérieures: genre *Calydiscoides* Young, 1969;
- 7 à 10 lamelles impaires, les deux premières formant un cercle fermé, les autres des arcs de cercle plus ou moins ouverts: genre *Protolamellodiscus* Oliver, 1969.

La description et les figures originales du genre *Lamellospina* Karyakarte et Das, 1978 montrent que les lamellodisques sont semblables à ceux du genre *Calydiscoides* Young, 1969, avec les "épines" latérales caractéristiques correspondant à la "coupe optique" des lamelles en tube. Les différences apparaissant dans la description du genre *Lamellospina* Karyakarte et Das, 1978 ont été rectifiées par le travail de VENKATARNASAIAH et KULKARNI (1980). Nous considérons le genre *Lamellospina* Karyakarte et Das, 1978 comme synonyme du genre *Calydiscoides* Young, 1969.

1– Espèce-type: *Calydiscoides australis* Young, 1969 (fig. 44)

Holotype et Paratype: United States National Museum of Natural History, Helminthological Collection, n°63.153 et 63.154.

Specimen: Museum National d'Histoire Naturelle de Paris, Collection helminthologique, n°187 TC-Tj 127.

Hôte et localité: *Lethrinus chrysostomus* Richardson, 1848 (*Lethrinidae*); Océan Pacifique: Australie: Récif de la Grande Barrière: Heron Island (YOUNG, 1969; OLIVER, 1984c).

2– *Calydiscoides difficilis* (Yamaguti, 1953) Young, 1969 (fig. 39 et 44)

Syn.: *Lamellodiscus difficilis* Yamaguti, 1953

Spécimen: Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Collection helminthologique, n°186 TC-Tj 126.

Hôtes et localités: *Lethrinus* sp. (*Lethrinidae*): Mer de Java : Macassar (YAMAGUTI, 1953).

Lethrinus chrysostomus Richardson, 1848, *Lethrinus nebulosus* (Forsskål, 1755) (*Lethrinidae*): Océan Pacifique: Australie: Récif de la Grande Barrière: Heron Island (YOUNG, 1969; OLIVER, 1984c).

3– *Calydiscoides duplicostatus* (Yamaguti, 1953) Young, 1969

Syn.: *Lamellodiscus duplicostatus* Yamaguti, 1953

Hôte et localité: *Lethrinus* sp. (*Lethrinidae*): Mer de Java: Macassar (YAMAGUTI, 1953).

4– *Calydiscoides flexuosus* (Yamaguti, 1953) Young, 1969

Syn.: *Lamellodiscus flexuosus* Yamaguti, 1953

Hôte et localité: *Nemipterus hexodon* (Quoy et Gaimard, 1824) = *Synagris taeniopterus* (Valenciennes, 1830) (*Nemipteridae*): Mer de Java: Macassar (YAMAGUTI, 1953).

5– *Calydiscoides gussevi* Oliver, 1984 (fig. 44)

Syntypes: Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Collection helminthologique, n°187 TC-Tj 127.

Hôte et localité: *Lethrinus chrysostomus* Richardosn, 1848 (*Lethrinidae*): Océan Pacifique: Australie: Récif de la Grande Barrière: Heron Island (OLIVER, 1984c).

6– *Calydiscoides indianus* (Karyakarte et Das, 1978) comb. nov.

Syn.: *Lamellospina indiana* Karyakarte et Das, 1978
Calydiscoides indicus Venkatanarsaiah et Kulkarni, 1980

Hôte et localité: *Nemipterus japonicus* (Bloch, 1791) (*Nemipteridae*): Mer d'Arabie: côte ouest de l'Inde: Ratnagiri (KARYAKARTE et DAS, 1978); Océan Indien: Golfe du Bengale: Kakianada (VENKATANARSAIAH et KULKARNI, 1980).

L'étroite ressemblance morphologique des barres transversales du hapteur, la forme du pénis, pour autant que les figures permettent d'en juger, les différences minimes existant entre les caractères métriques et méristiques, ainsi que l'identité de l'hôte, suggèrent que *Lamellospina indiana* Karyakarte et Das, 1978 et *Calydiscoides indicus* Venkatanarsaiah et Kulbarni, 1980 constituent une seule et même espèce.

7– *Calydiscoides rohdei* Oliver, 1984 (fig. 44)

Syntypes: Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Collection helminthologique, n°188 TC-Tj 128.

Hôte et localité: *Lethrinus mashena* (Forsskål) (*Lethrinidae*): Océan Pacifique: Australie: Récif de la Grande Barrière: Heron Island (OLIVER, 1984c).

2.4.3.3- GENRE *FURNESTINIA* EUZET et AUDOUIN, 1959 (fig. 39 et 45)

Syn.: *Dactylogyrus* Wagener, 1857, *partim*, *nec* Diesing, 1858, *partim*.

Diagnose: *Lamellodiscinae* Oliver, 1969.- Hapteur avec trois barres transversales (deux dorsales latérales et une médiane ventrale) en connexion; deux paires d'hamuli (constituées chacune par un hamulus dorsal et un hamulus ventral) disposées à l'extrémité externe de la barre transversale latérale dorsale située du même côté; 14 crochetons marginaux; un lamellodisque du type *Lamellodiscus*.- Trois paires d'organes glandulaires céphaliques.- Deux paires de taches oculaires.- Système osmorégulateur sans anse céphalique sur le collecteur antérieur.- Canal déférent n'entourant pas le caecum digestif gauche. Pénis sclérifié avec pièce accessoire.- Vagin présent.- Œufs tétraédriques avec un long filament polaire.- Oncomiracidium avec quatre paires de protonéphrides.- Parasite d'un Perciforme (*Sparidae*) marin et d'eau saumâtre.- 1 espèce.

1– Espèce-type: *Furnestinia echeneis* (Wagener, 1857) Euzet et Audouin, 1959 (fig. 39 et 45).

Syn.: *Dactylogyrus echeneis* Wagener, 1857
Diplectanum echeneis (Wagener, 1857) Parona et Perugia, 1890 *partim*
Diplectanum echeneis (Wagener, 1857) Parona et Perugia, 1895
Diplectanum echeneis (Wagener, 1857) Stossich, 1898
Lamellodiscus ignoratus Palombi, 1943, *partim*
Lamellodiscus sp. Ulmer et James, 1981.

Spécimens: Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Collection helminthologique, n°258 H-Tc 1976; United States National Museum of Natural History, Helminthological Collection, n°67360.

Hôte et localités: *Sparus auratus* Linnaeus, 1758 (*Sparidae*): Méditerranée (WAGENER, 1857), Golfe du Lion: Sète (Hérault) (EUZET et AUDOUIN, 1959), Banyuls-sur-Mer (Pyrénées-Orientales), Sète (Hérault) (OLIVER, 1969), étangs de Thau, du Prévost, de Bages, de Salses-Leucate (OLIVER, localités nouvelles); Mer Tyrrhénienne: baie de Naples (ULMER et JAMES, 1981); Méditerranée orientale: lagune de Bardawil (PAPERNA et LAHAV, 1975; PAPERNA *et al.*, 1977), Tunisie: îles Kerkennah (EUZET, 1984); Mer Adriatique: Trieste (PARONA et PERUGIA, 1895; STOSSICH, 1898), Yougoslavie: baie de Kotor (RADUJKOVIC, 1986); Océan Atlantique: Golfe de Gascogne et Bassin d'Arcachon (OLIVER, localités nouvelles).

PAPERNA (1978) signale dans les élevages en Israël, la présence de "*Furnestinia echeneis* in *S. aurata*". ROHDE (1984c: 316) cite cet auteur et indique *Siganus auratus* comme hôte de *Furnestinia echeneis*. Nous supposons qu'il s'agit de la même citation dans laquelle *S. aurata* a été transcrit par *Siganus auratus* au lieu de *Sparus auratus*.

La spécificité oioxène de *Furnestinia echeneis* à l'égard de *Sparus auratus* et l'emploi de "squamodisc" au singulier, laissent penser que c'est bien cette espèce qui a été observée par ULMER et JAMES (1981).

2.4.3.4- GENRE *PROTOLAMELLODISCUS* OLIVER, 1969 (fig. 39 et 45)

Diagnose: *Lamellodiscinae* Oliver, 1969.- Hapteur avec trois barres transversales (deux latérales dorsales et une médiane ventrale) en connexion; deux paires d'hamuli (constituées chacune par un hamulus dorsal et un hamulus ventral) disposées à l'extrémité externe de la barre transversale latérale dorsale située du même côté; deux lamellodisques (un dorsal et un ventral) constitués de lamelles impaires concentriques, les premières fermées et dessinant un O; 14 crochetons marginaux.- Trois paires d'organes glandulaires céphaliques.- Deux paires de taches oculaires.- Canal déférent n'entourant pas le caecum digestif gauche. Appareil copulateur mâle complexe. Vésicule séminale et réservoir prostatique présents.- Vagin présent.- Œufs tétraédiques avec filament polaire long.- Parasites de Perciformes (*Serranidae* et *Leiognathidae*) marins.- 3 espèces.

1– Espèce-type: *Protolamellodiscus serranelli* (Euzet et Oliver, 1965) Oliver, 1969 (fig. 39 et 45)

Syn.: *Lamellodiscus serranelli* Euzet et Oliver, 1965
Calydiscoides serranelli (Euzet et Oliver, 1965) Young, 1969

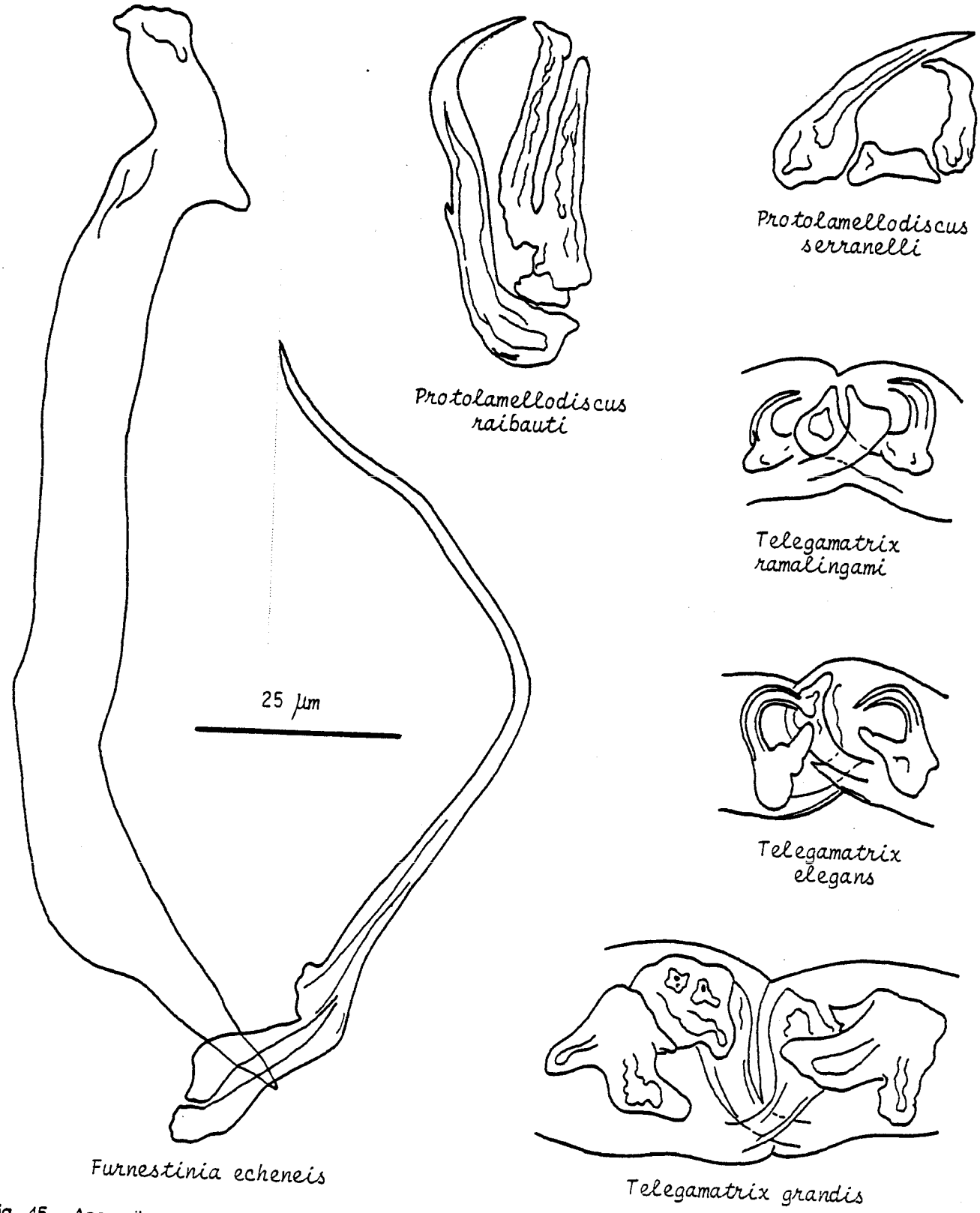


Fig. 45 - Appareil copulateur mâle des espèces des genres *Furnestinia* Euzet et Audouin, 1959 (à gauche), *Protolamellodiscus* Oliver, 1969 (en haut) et *Telegamatrix* Ramalingam, 1955 (à droite) (*Telegamatrix* d'après BYCHOWSKY et NAGIBINA, 1976).

Holotype: Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Collection helminthologique, n°161 Z-Tb 122.

Hôtes et localités: *Serranus cabrilla* (Linnaeus, 1758) (*Serranidae*): Méditerranée occidentale: Golfe du Lion: Sète (Hérault) (EUZET et OLIVER, 1965; OLIVER, 1969), Banyuls-sur-Mer (Pyrénées-Orientales) (OLIVER, 1969); Mer Adriatique: Yougoslavie: baie de Kotor (RADUJKOVIC, 1986).

Serranus hepatus (Linnaeus, 1758) (*Serranidae*): Méditerranée occidentale: Golfe du Lion: Sète (Hérault) (EUZET et OLIVER, 1965; OLIVER, 1969), Banyuls-sur-Mer (Pyrénées-Orientales) (OLIVER, 1969).

Serranus scriba (Linnaeus, 1758) (*Serranidae*): Méditerranée occidentale: Golfe du Lion: Sète (Hérault) (EUZET et OLIVER, 1965; OLIVER, 1969), Banyuls-sur-Mer (Pyrénées-Orientales) (OLIVER, 1969); Méditerranée orientale: Tunisie: Iles Kerkennah (EUZET, 1984).

2– *Protolamellodiscus convolutus* (Yamaguti, 1953) comb. nov.

Syn.: *Lamellodiscus convolutus* Yamaguti, 1953

Hôte et localité: *Nemipterus hexodon* (Quoy et Gaymard, 1824) = *Synagris taeniopterus* Valenciennes, 1830 (*Nemipteridae*): Mer de Java: Macassar (YAMAGUTI, 1953).

3– *Protolamellodiscus raibauti* Oliver et Radujkovic, 1987 (fig. 45)

Holotype et Paratypes: Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Collection helminthologique, n°43 HC-Tj 174-176.

Hôte et localités: *Diplodus annularis* (Linnaeus, 1758) (*Sparidae*): Mer Adriatique: Yougoslavie: Baie de Kotor: Rose; Méditerranée: Golfe du Lion: Banyuls-sur-Mer (OLIVER et RADUJKOVIC, 1987).

2.4.3.5- GENRE *TELEGAMATRIX* RAMALINGAM, 1955 (fig. 45)

Diagnose: *Lamellodiscinae* Oliver, 1969.- Hapteur avec trois barres transversales (deux latérales dorsales et une médiane ventrale) en connexion; deux paires d'hamuli (constituées chacune par un hamulus dorsal et un hamulus ventral) disposées à l'extrémité externe de la barre transversale latérale située du même côté; deux lamellodisques (un dorsal et un ventral) du type *Lamellodiscus*.- Trois paires d'organes glandulaires céphaliques.- Deux paires de taches oculaires.- Appendice sexuel, plus ou moins développé, portant l'appareil copulateur et le vagin à son extrémité, extensible et permettant la copulation à distance ainsi qu'une fixation secondaire pendant la copulation.- Vagin présent.- Parasites de Téléostéens (Clupéiformes et Perciformes) marins.- 4 espèces.

YAMAGUTI (1963: 944) et YOUNG (1969) ne retiennent pas ce genre et considèrent que RAMALINGAN (1955) a étudié des individus ayant subi une déformation post-mortem. Les détails de la description et la précision des figures originales permettent de penser que les observations de RAMALINGAM (1955) correspondent bien à sa forme originale. BYCHOWSKY et NAGIBINA (1976) confirment la validité de ce genre. Ces auteurs rectifient la description de l'espèce-type et montrent que les deux caecums digestifs ne se réunissent pas à la partie postérieure bien qu'ils soient très rapprochés l'un de l'autre. RAMALINGAM (1955) avait signalé la présence d'un testicule pré-ovarien; peut-être y a-t-il eu confusion entre le réceptacle séminal pré-ovarien et le testicule qui est habituellement post-ovarien.

1– Espèce-type: *Telegamatrix pellona* Ramalingam, 1955

Cotypes: Zoological Survey of India (Calcutta) et Département de Zoologie de l'Université de Madras.

Hôtes et localités: *Ilisha melastoma* (Schneider, 1801) = *Ilisha* (*Pellona*) *indica* (Swainson, 1839) (*Clupeidae*): Océan Indien: Golfe du Bengale: Madras (RAMALINGAM, 1955).

2– *Telegamatrix elegans* Bychowsky et Nagibina, 1976 (fig. 45)

Holotype: Institut de Zoologie de l'Académie des Sciences d'U.R.S.S., Collection du Laboratoire de Parasitologie, n°Mon 5886.

Hôte et localité: *Gazza minuta* (Bloch, 1797) (*Leiognathidae*): Mer de Chine méridionale: île Hainan (BYCHOWSKY et NAGIBINA, 1976).

3– *Telegamatrix grandis* Bychowsky et Nagibina, 1976 (fig. 45)

Holotype: Institut de Zoologie de l'Académie des Sciences d'U.R.S.S., Collection du Laboratoire de Parasitologie, n°Mon 5800.

Hôte et localité: *Gazza minuta* (Bloch, 1797) (*Leiognathidae*): Mer de Chine méridionale: île Hainan (BYCHOWSKY et NAGIBINA, 1976).

4– *Telegamatrix ramalingami* Bychowsky et Nagibina, 1976 (fig. 45)

Holotype: Institut de Zoologie de l'Académie des Sciences d'U.R.S.S., Collection du Laboratoire de Parasitologie, n°Mon 5907.

Hôte et localité; *Gazza minuta* (Bloch, 1797) (*Leiognathidae*): Mer de Chine méridionale: île Hainan (BYCHOWSKY et NAGIBINA, 1976).

2.4.4.- SOUS-FAMILLE DES *RHABDOSYNOCHINAE* NOV. SUB-FAM. (fig. 19 et 46)

Diagnose: *Diplectanidae* Bychowsky, 1957.- Hapteur avec trois barres transversales (deux latérales dorsales et une médiane ventrale) en connexion; deux paires d'hamuli (constituées chacune par un hamulus dorsal et un hamulus ventral) disposées à l'extrémité externe de la barre transversale latérale dorsale située du même côté; deux placodisques latéraux (un de chaque côté); 14 crochetons marginaux.- Trois paires d'organes glandulaires céphaliques. Bourses glandulaires haptoriales absentes.- Deux paires de taches oculaires.- Canal déférent n'entourant pas la caecum digestif gauche. Appareil copulateur mâle constitué par un pénis complexe avec pièce accessoire.- Vagin présent; ouverture du vagin submédiane.- Œufs *in utero* arrondis avec filament polaire.- Parasite d'un Perciforme (*Centropomidae*) marin et d'eau douce.

Un genre: *Rhabdosynochus* Mizelle et Blatz, 1941 (fig. 46).

A la suite de BYCHOWSKY (1957: 359) nous avions conservé dans un travail précédent (OLIVER, 1982) la sous-famille des *Rhamnocercinae* Monaco, Wood et Mizelle, 1954 parmi les *Diplectanidae* Bychowsky, 1957. En accord avec la conception de HARGIS (1955 et 1959), de BAER et EUZET (1961) et de YAMAGUTI (1963: 103-104), nous considérions que la sous-famille des *Rhamnocercinae* Monaco, Wood et Mizelle, 1954 comprenait les genres *Rhamnocercus* Monaco, Wood et Mizelle, 1954 et *Rhabdosynochus* Mizelle et Blatz, 1941.

Compte-tenu des critères que nous proposons pour séparer les super-familles du sous-ordre des *Diplectaninea* nov. sub-ord., les genres *Rhamnocercus* Monaco, Wood et Mizelle, 1954 et *Rhabdosynochus* Mizelle et Blatz, 1941 doivent être séparés à cause de la morphologie de l'intestin de ces deux taxa.

Le genre *Rhamnocercus* Monaco, Woodd et Mizelle, 1954 a un intestin en anneau (HARGIS, 1955; EUZET, 1986, *in verbis*). De ce fait la sous-famille des *Rhamnocercinae* Monaco, Wood et Mizelle, 1954 (restreinte à l'unique genre *Rhamnocercus* Monaco, Wood et Mizelle, 1954) doit être transférée dans la super-famille des *Heterotesioidea* Euzet et Dossou, 1979 et élevée au rang de famille: *Rhamnocercidae* Monaco, Wood et Mizelle, 1954.

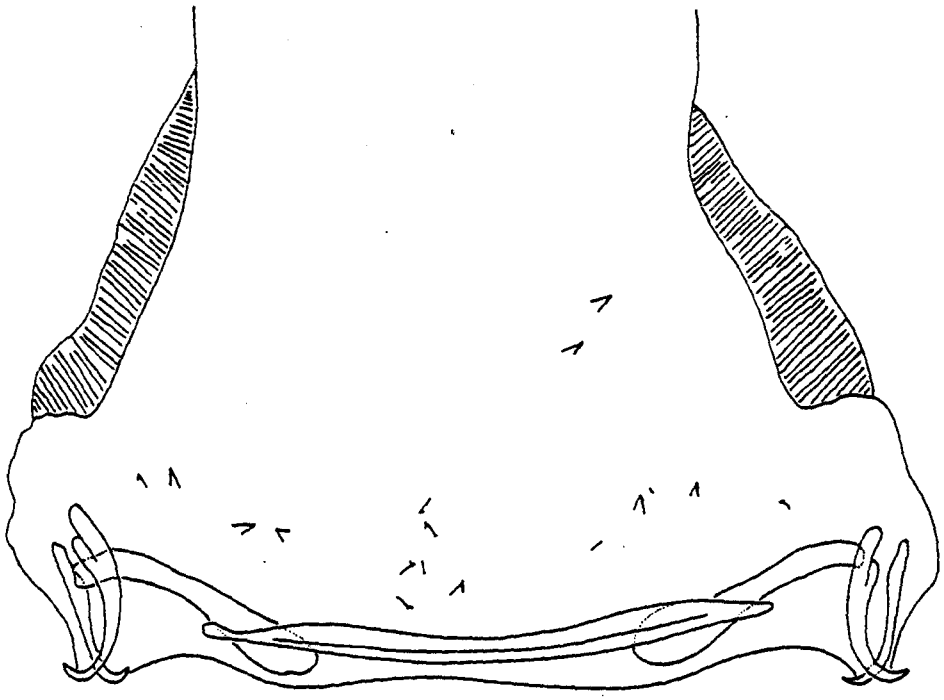


Fig. 46 - Armature du hapteur de la sous-famille des *Rhabdosynochinae* nov. sub-fam. : genre *Rhabdosynochus* Mizelle et Blatz, 1941.

Par l'ovaire entourant le caecum digestif droit, l'intestin formé de deux caecums séparés, la disposition de l'armature du hapteur (3 barres transversales, dont une médiane ventrale et 2 latérales dorsales, et 2 paires d'hamuli disposées à l'extrémité externe de la barre latérale située du même côté), le genre *Rhabdosynochus* Mizelle et Blatz, 1941 est un *Diplectanidae* typique. Au sein de la famille des *Diplectanidae* Bychowsky, 1957, le genre *Rhabdosynochus* Mizelle et Blatz, 1941 se différencie par ses organes adhésifs accessoires latéraux (placodisques) qui nous paraissent suffisants pour justifier la création de la sous-famille des *Rhabdosynochinae* nov. sub-fam.

2.4.4.1- GENRE *RHABDOSYNOCHUS* MIZELLE ET BLATZ, 1941, EMEND. HARGIS, 1955 (fig. 46)

Diagnose: *Rhabdosynochinae* nov. sub-fam.- Hapteur avec trois barres transversales (deux latérales dorsales et une médiane ventrale) en connexion; deux paires d'hamuli (constituées chacune par un hamulus dorsal et un hamulus ventral) disposées à l'extrémité externe de la barre transversale latérale dorsale située du même côté; deux placodisques (un de chaque côté); 14 crochetons marginaux.- Trois paires d'organes glandulaires céphaliques. Bourses glandulaires haptoriales absentes.- Deux paires de taches oculaires.- Pénis sclérifié complexe avec pièce accessoire. Canal déférent n'entourant pas le caecum digestif.- Vagin présent; ouverture du vagin submédiane.- Œufs *in utero* arrondis avec un court filament polaire.- Parasite d'un Perciforme (*Centropomidae*) marin et d'eau douce.

Créé dans la sous-famille des *Tetraonchinae* Monticelli, 1903, ce genre est placé par HARGIS (1955 et 1959) dans la sous-famille des *Diplectaninae* Monticelli, 1903. BYCHOWSKY (1957: 348) le situe dans la sous-famille des *Ancyrocephalinae* Bychowsky, 1937 (= *Tetraonchinae* Monticelli, 1903 *partim*) tandis que YAMAGUTI (1963: 103) le replace parmi les *Diplectanidae* Bychowsky, 1937 dont il possède effectivement les caractères.

1– Espèce-type: *Rhabdosynochus rhabdosynochus* Mizelle et Blatz, 1941

Cotypes: United States National Museum of Natural History, Helminthological Collection, n°36.822.

Hôte et localités: *Centropomus undecimalis* (Bloch, 1792) (*Centropomidae*): Océan Atlantique: Golfe du Mexique: Floride: Tampa Bay (HARGIS, 1955), Texas: Port Aransas (SEAMNSTER et MONACO, 1956); Amérique du Nord: Floride: State Park: Myakka River (MIZELLE et BLATZ, 1941).

2.4.5.- SOUS-FAMILLE DES *MURRAYTREMATOIDINAE* OLIVER, 1982 (fig. 19 et 47)

Syn.: *Ancyrocephalinae* Bychowsky, 1937, *partim*

Diagnose: *Diplectanidae* Bychowsky, 1957.- Hapteur avec trois barres transversales (deux latérales dorsales et une médiane ventrale) en connexion ou seulement deux barres transversales (latérales dorsales); deux paires d'hamuli (constituées chacune par un hamulus dorsal et un hamulus ventral) disposées à l'extrémité externe de la barre transversale latérale dorsale située du même côté; pas d'organes adhésifs accessoires; 14 crochetons marginaux.- Trois, quatre ou plusieurs paires d'organes glandulaires céphaliques. Cellules glandulaires dans le pédoncule haptorial présentes ou absentes.- Canal déférent entourant ou non le caecum digestif gauche. Vésicule séminale présente ou non. Appareil copulateur mâle constitué par un pénis, un cirre ou un appareil complexe, avec ou sans pièce accessoire. Réservoir(s) prostatique(s) présent(s) ou absent(s).- Vagin présent ou absent.- Œufs *in utero* ovoïdes sans filament polaire. Parasites de Téléostéens (Anguilliformes, Perciformes, Pleuronectiformes) marins.

Trois genres; genre-type: *Murraytrematoides* Yamaguti, 1958.

Le genre *Murraytrematoides* Yamaguti, 1958 est retenu comme genre-type en raison de ses caractères "Diplectanidiens" évidents: trois barres transversales (1 médiane ventrale et 2 latérales dorsales) en connexion et deux paires d'hamuli disposées à l'extrémité externe de la barre transversale latérale dorsale située du même côté.

Après avoir proposé (OLIVER, 1982) la création de la sous-famille des *Murraytrematoidinae* Oliver, 1982, nous avons eu connaissance des observations de LEBEDEV (1981 et lettre du 17 mars 1982) que nous utilisons pour considérer le genre *Geneticoenteron* Yamaguti, 1958 comme synonyme du genre *Murraytrematoides* Yamaguti, 1958. YAMAGUTI (1958) décrit le genre *Geneticoenteron* à la page 67 et le genre *Murraytrematoides* à la page 69. Nous proposons de conserver le genre *Murraytrematoides* Yamaguti, 1958 comme genre-type car le genre *Geneticoenteron* Yamaguti, 1958 est associé, dans la description originale, à la présence (erronée) d'un canal génito-intestinal.

Les organes adhésifs accessoires ayant été considérés comme caractéristiques de la famille des *Diplectanidae* Bychowsky, 1957, leur absence a généralement amené les auteurs à placer les genres constituant la sous-famille des *Murraytrematoidinae* Oliver, 1982 parmi les *Ancyrocephalinae* Bychowsky, 1937. Toutefois EUZET et DOSSOU (1979) considèrent que le genre *Murraytrematoides* Yamaguti, 1953 devrait être classé dans la famille des *Diplectanidae* Bychowsky, 1957 et que le genre *Allomurraytrema* Yamaguti, 1963, (c'est-à-dire *Lobotrema* Tripathi, 1957) en est voisin. BYCHOWSKY et NAGIBINA (1977) ont clarifié la position systématique de ces genres dépourvus d'organes adhésifs accessoires en mettant en évidence leurs caractères de *Diplectanidae* Bychowsky, 1957. L'absence d'organes adhésifs accessoires différencie suffisamment ces *Diplectanidae* Bychowsky, 1957 pour les rassembler dans une sous-famille particulière: *Murraytrematoidinae* Oliver, 1982.

Clé de détermination des genres:

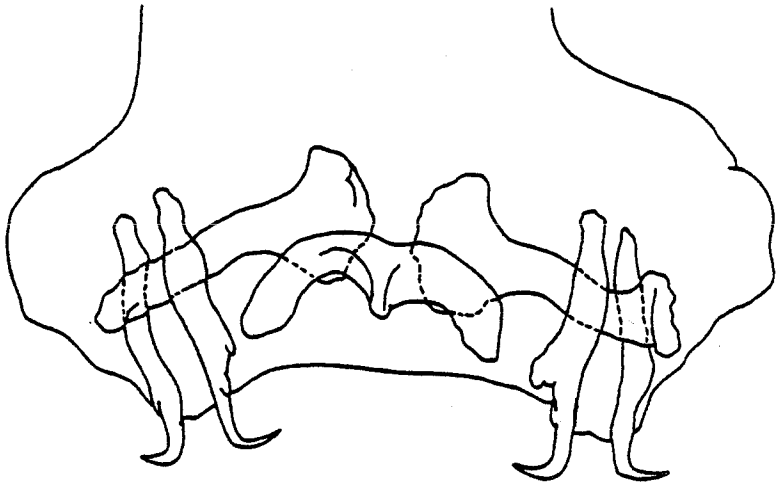
1	- 2 barres transversales:	*Lobotrema*
	- 3 barres transversales:	2
2	- barres transversales en connexion:	*Murraytrematoides*
	- barres transversales séparées et reliées par des fibres musculaires:	*Murraytrema*

2.4.5.1- GENRE *MURRAYTREMATOIDES* YAMAGUTI, 1958 (fig. 47 et 48)

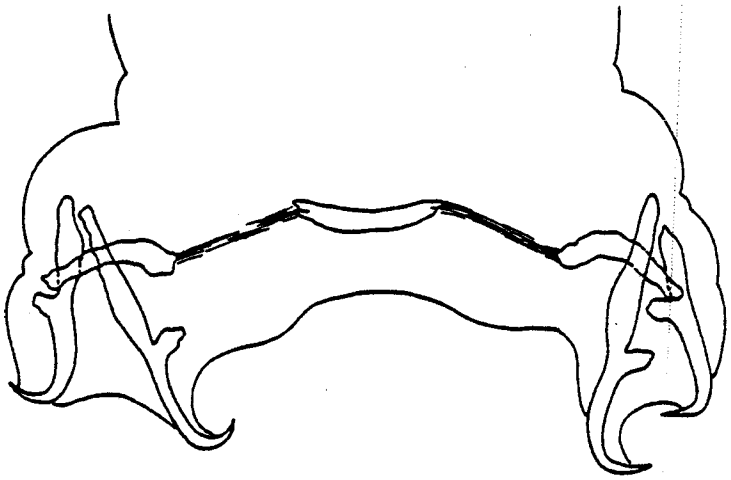
Syn.: *Geneticoenteron* Yamaguti, 1958

Diagnose: *Murraytrematoidinae* Oliver, 1982.- Hapteur avec trois barres transversales (deux latérales dorsales et une médiane ventrale) en connexion, deux paires d'hamuli (constituées chacune par un hamulus dorsal et un hamulus ventral) disposées à l'extrémité externe de la barre transversale latérale dorsale située du même côté.- Quatre ou plusieurs paires d'organes glandulaires céphaliques.- Taches oculaires présentes (deux paires) ou absentes.- Canal déférent entourant ou non le caecum digestif gauche.- Vésicule séminale bien différenciée ou non. Appareil copulateur mâle avec ou sans pièce accessoire. Canal déférent entourant ou non le caecum digestif gauche. Vagin présent ou absent.- Œuf *in utero* avec filament polaire.- Parasites de Perciformes et Anguilliformes marins.- 5 espèces.

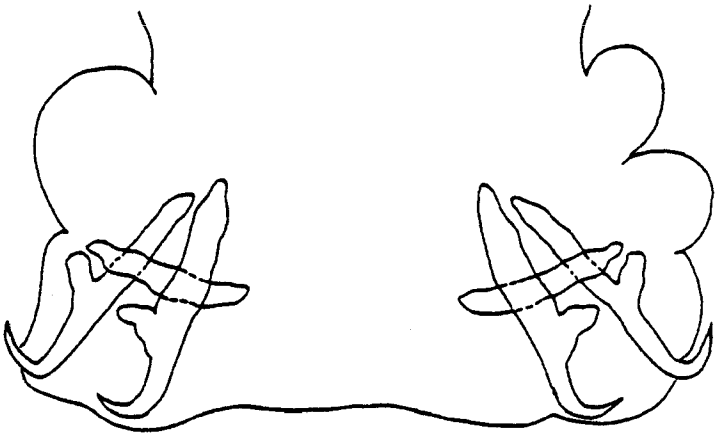
LEBEDEV (1982) a constaté sur les spécimens-type du genre *Geneticoenteron* l'absence de canal génito-intestinal. Ce caractère sépare fondamentalement les deux sous-classes de Monogènes: *Monopisthocotylea* Odhner, 1912 et *Polyopisthocotylea* Odhner, 1912. Apparemment le canal vaginal a été pris pour un canal génito-intestinal. LEBEDEV (*in litteris*, 17.03.1982) a également observé l'ovaire entourant le caecum digestif et l'absence d'ovocytes dans le caecum digestif. Les autres



Murraytrematoides



Murraytrema



Lobotrema

Fig. 47 - Armature du hapteur des genres de la sous-famille de *Murraytrematoidinae* Oliver, 1982.

caractères signalés dans le genre *Geneticoenteron* Yamaguti, 1958 ne semblent pas justifier de le différencier du genre *Murraytrematoides* Yamaguti, 1953 avec lequel nous le mettons en synonymie, bien que le canal déférent ait été décrit en position intercaecale.

1– Espèce-type: *Murraytrematoides ditrematis* Yamaguti, 1958

Hôte et localité: *Ditrema temmincki* Bleeker, 1853 (*Embiotocidae*): Mer intérieure du Japon (YAMAGUTI, 1958).

2– *Murraytrematoides bychowskii* (Nagibina, 1976) comb. nov. (fig. 48)

Syn.: *Diplectanum bychowskii* Nagibina, 1976

Holotype et Paratypes: Institut de Zoologie de l'Académie des Sciences d'U.R.S.S. (Léningrad), Collection du Laboratoire de Parasitologie, n° Mon 5115-5118.

Hôtes et localité: *Polynemus plebeius* Broussonnet, 1782, *Polynemus sextarius* Bloch et Schneider, 1801 (*Polynemidae*): Mer de Chine méridionale: île Hainan (NAGIBINA, 1976).

L'absence d'organes adhésifs accessoires (que nous avons pu constater sur les préparations de l'Institut de Zoologie de Léningrad) et la morphologie des pièces de l'armature du hapteur nous conduisent à transférer cette espèce dans le genre *Murraytrematoides* Yamaguti, 1958.

3– *Murraytrematoides kuhliae* Yamaguti, 1968 (fig. 47-48)

Holotype: United States National Museum of Natural History, 1897 (*Kuhliidae*): Océan Pacifique: île Hawaii (YAMAGUTI, 1968).

4– *Murraytrematoides lateolabracis* (Yamaguti, 1958) comb. nov.

Syn.: *Geneticoenteron lateolabracis* Yamaguti, 1958

Hôte et localité: *Lateolabrax japonicus* (Cuvier, 1828) (*Moronidae*) : Mer intérieure du Japon (YAMAGUTI, 1958).

5– *Murraytrematoides pricei* (Caballero, Bravo-Hollis et Grocott, 1955) Yamaguti, 1963

Syn.: *Murraytrema pricei* Callabero, Bravo-Hollis et Grocott, 1955

Holotype: Universitad nacional autónoma de México, Instituto de Biologiá, Collección helmitológica, n°213-1.

Hôte et localité: *Muraenesox coniceps* Jordan et Gilbert, 1881 (*Muraenesocidae*): Océan Pacifique: Golfe de Panama: Puerto Amador (CABALLERO *et al.*, 1955).

CABALLERO *et al.* (1955) n'ont pas observé le vagin,ni l'ouverture vaginale chez cette espèce.

2.4.5.2- GENRE *LOBOTREMA* TRIPATHI, 1959 (fig. 47-48)

Syn.: *Pseudomurraytrema* Yamaguti, 1958, préoccupé
Allomurraytrema Yamaguti, 1963

Diagnose: *Murraytrematoidinae* Oliver, 1982.- Hapteur avec deux barres transversales latérales à l'extrémité externe de chacune desquelles se trouve une paire d'hamuli (constituée par un hamulus dorsal et un hamulus ventral); 14 crochetons marginaux.- Quatre paires d'organes glandulaires céphaliques.- Bourses ou cellules glandulaires présentes dans le pédoncule haptorial.- Taches oculaires (deux paires) ou grains pigmentaires épars présents.- Canal déférent entourant le caecum digestif gauche. Vésicule séminale présente. Appareil copulateur mâle complexe ou pénis avec ou sans pièce accessoire. Réservoir prostatique présent ou absent.- Vagin présent.- Réceptacle séminal présent.- Parasites de Téléostéens (Perciformes et Pleuronectiformes) marins et d'eau douce.- 7 espèces.

YAMAGUTI (1958) crée le genre *Pseudomurraytrema* Yamaguti, 1958. Ce genre étant préoccupé par le genre *Pseudomurraytrema* Bychowsky, 1957 il le nomme ensuite (YAMAGUTI, 1963: 54) *Allomurraytrema* Yamaguti, 1963. Dans ce dernier ouvrage YAMAGUTI (1963: 70) considère le genre *Lobotrema* Tripathi, 1959 comme un genre distinct et valide. BYCHOWSKY et NAGIBINA (1977) démontrent que les genres *Lobotrema* Tripathi, 1959 et *Allomurraytrema* Yamaguti, 1963 sont synonymes mais retiennent ce dernier, en contradiction avec la règle d'antérioriré. Ces auteurs relèvent chez ce genre la présence du caractère fondamental des *Diplectanidae* Bychowsky, 1957 dans

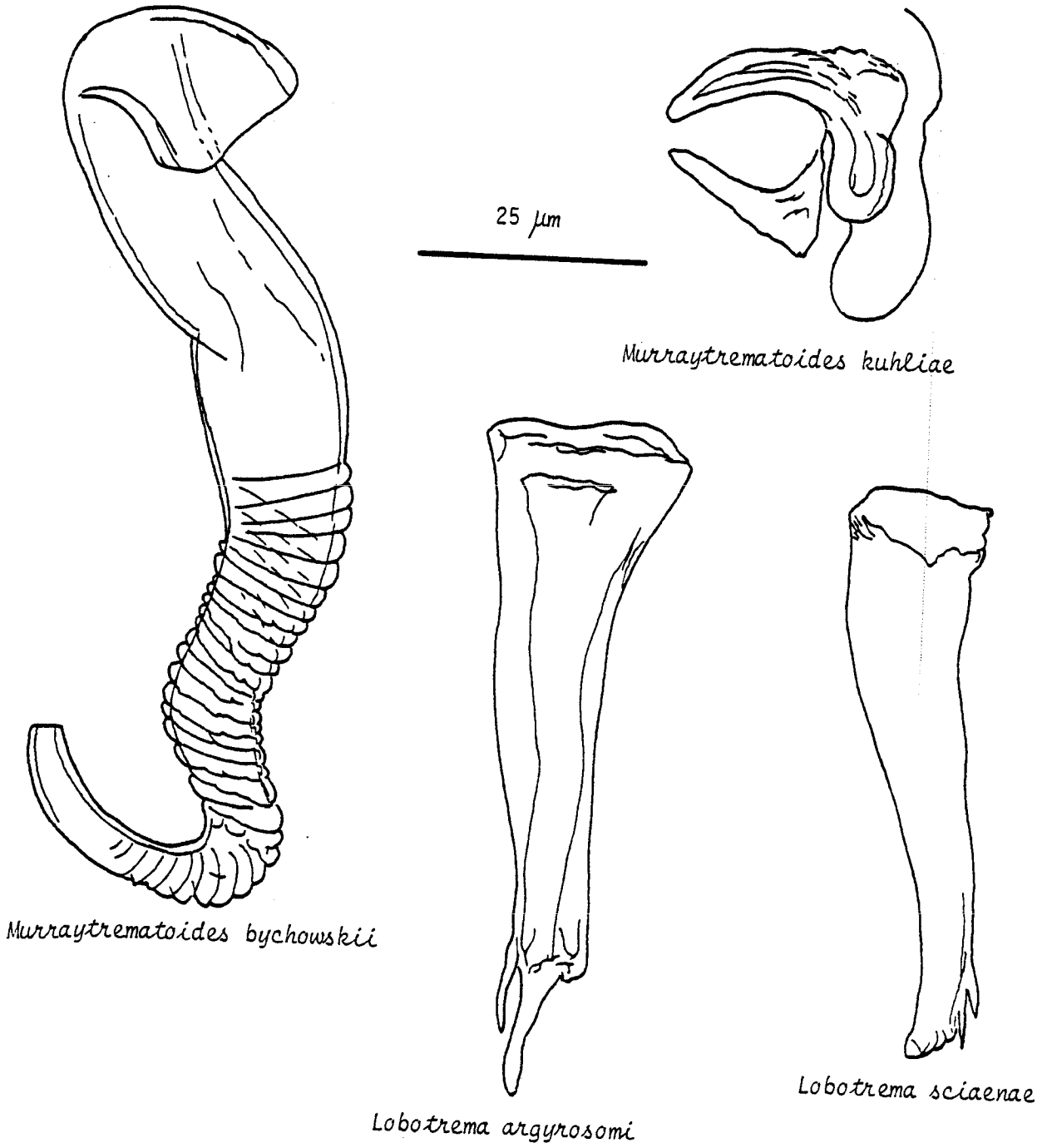


Fig. 48 - Pénis de quelques espèces de la sous-famille des *Murraytrematoidinae* Oliver, 1982.

la disposition des hamuli sur les barres transversales dorsales.

1– Espèce-type: *Lobotrema madrasi* Tripathi, 1959

Syn.: *Allomurraytrema madrasi* (Tripathi, 1959) Bychowsky et Nagibina, 1977.

Hôte et localité: *Euryglossa orientalis* (Bloch et Schneider, 1801) = *Brachirus orientalis* (Bloch et Schneider, 1801) = (?) *Brachiurus orientalis* (*Soleidae*): Océan Pacifique: Golfe du Bengale: Côte de Coromandel: Madras (TRIPATHI, 1959).

2– *Lobotrema argyrosomi* (Bychowsky et Nagibina, 1977) comb. nov. (fig. 48)

Syn.: *Allomurraytrema argyrosomi* Bychowsky et Nagibina, 1977

Holotype et Paratypes: Institut de Zoologie de l'Académie des Sciences d'U.R.S.S., Collection du Laboratoire de Parasitologie, n° Mon 5202.

Hôte et localité: *Argyrosomus indicus* (Tang, 1937) (*Sciaenidae*): Mer de Chine méridionale: île Hainan (BYCHOWSKY et NAGIBINA, 1977).

3– *Lobotrema caballeroi* Gupta et Sharma, 1984

Hôte et localité: *Cynoglossus arel* (Schneider, 1801) = *Cynoglossus macrolepidotus* (Bleeker, 1801) (*Cynoglossidae*): Océan Indien: Golfe de Mannar: Ile de Pamban (GUPTA et SHARMA, 1984).

Le manque de précisions de la description et des dessins originaux et l'absence de type ne permettent pas une identification rigoureuse sans équivoque, d'autant plus que les auteurs précisent ne pas connaître d'autre espèce du genre *Lobotrema* Tripathi, 1959 en dehors de l'espèce-type. L'absence de fibres annulaires dans le hapteur semble permettre de la différencier de *Lobotrema youngi* Gupta et Sharma, 1984. Pour les séparer des autres espèces du genre *Lobotrema* Tripathi, 1959 on peut tenir compte, avec prudence, de la différence d'hôtes.

4– *Lobotrema kumari* nom. nov.

Syn.: *Lobotrema sciaenae* Kumar et Agarwal, 1980

Hôte et localité: *Johnius coitor* (Hamilton Buchanam, 1822) = *Sciaena coitor* Day, 1876 (*Sciaenidae*): Inde: Gange: Varanasi (Bénarès) (KUMAR et AGARWAL, 1980).

Le nom de l'espèce (*sciaeneae*) créée par KUMAR et AGARWAL (1980) contient un E intrusif. Il doit être corrigé en *sciaenae* et devient un homonyme plus récent de *Lobotrema sciaenae* (Bychowsky et Nagibina, 1976) comb. nov. Ayant informé les Docteurs KUMAR et AGARWAL de cette situation, nous les avons priés de proposer une nouvelle dénomination. Leur réponse ne nous étant pas parvenue à ce jour, nous proposons de nommer cette espèce *Lobotrema kumari* nom. nov. en hommage au premier de ces auteurs.

5– *Lobotrema sciaenae* (Bychowsky et Nagibina, 1977) comb. nov. (fig. 47-48)

Syn.: *Allomurraytrema sciaenae* Bychowsky et Nagibina, 1977

Holotype et Paratype: Institut de Zoologie de l'Académie des Sciences d'U.R.S.S., Collection du Laboratoire de Parasitologie, n° Mon 5190.

Hôte et localité: *Johnius dussumieri* (Valenciennes, 1833) = *Umbrina dussumieri* Valenciennes, 1833 (*Sciaenidae*): Mer de Chine méridionale: île Hainan (BYCHOWSKY et NAGIBINA, 1977).

6– *Lobotrema spari* (Yamaguti, 1958) comb. nov.

Syn.: *Pseudomurraytrema spari* Yamaguti, 1958
Allomurraytrema spari (Yamaguti, 1958) Yamaguti, 1963
Allomurraytrema robustum Byrnes, 1986 *partim, nec* (Murray, 1931)
Ancyrocephalus robustus Byrnes, 1986 *partim, nec* (Murray, 1931)
Murraytrema robustum Byrnes, 1986 *partim, nec* (Murray, 1931)

Hôtes et localités: *Acanthopagrus schlegeli* (Bleeker, 1853) = *Sparus macrocephalus* Basilewsky, 1855 (*Sparidae*): Mer Intérieure du Japon (YAMAGUTI, 1958).

Acanthopagrus australis (Günther, 1859) (*Sparidae*): Océan Pacifique: Australie: New South Wales: Coffs Harbour (ROUBAL, 1981), Eden, New Castle, Coffs Harbour; Queensland: Brisbane, Gladstone, Townsville (BYRNES, 1986 et 1987 *in litteris*).

Acanthopagrus berda (Forsskål, 1775) (*Sparidae*): Océan Pacifique: Australie: Queensland: Yeppoon, Lucinda; Océan Indien: Australie: Queensland: Karumba; Territoire du Nord: Bing Bong, Darwin; Australie occidentale: Broome, Point Samson (BYRNES, 1986 et 1987 *in litteris*).

Acanthopagrus butcheri (Munro, 1949) (*Sparidae*): Océan Pacifique: Australie: Nouvelles Galles du sud: Eden; Victoria: Lakes Entrance; Tasmanie: Swansea; Océan Indien: Australie: Australie occidentale: Perth, Stokes Inlet; Australie méridionale: Port Lincoln, Coorong; Victoria: Melbourne (BYRNES, 1986 et 1987 *in litteris*).

Acanthopagrus latus (Houttuyn, 1782) (*Sparidae*): Océan Indien: Australie occidentale: Broome, Point Samson, Carnarvon (BYRNES, 1986 et 1987 *in litteris*).

BYRNES (1986) considère que cette espèce est synonyme de *Murraytrema robustum* (Murray, 1931) Price, 1937 qu'il transfère dans le genre *Allomurraytrema* Yamaguti, 1963. Nous venons de rappeler que BYCHOWSKY et NAGIBINA (1977) ont démontré la synonymie des genres *Allomurraytrema* Yamaguti, 1963 et *Lobotrema* Tripathi, 1959, ce dernier ayant priorité.

L'espèce retrouvée par BYRNES (1986), déjà vue par ROUBAL (1981), appartient effectivement au genre *Lobotrema* Tripathi, 1959 = *Allomurraytrema* Yamaguti, 1963. Correspond-elle vraiment à celle décrite par MURRAY (1931)? Le dessin de MURRAY (1931, pl. XX, fig. 4) représente nettement 3 barres transversales séparées, exactement comme chez *Murraytrema bychowskyi* nom. nov. = *Murraytrema pricei* Bychowsky et Nagibina, 1977. Si, comme le suppose BYRNES (1986), MURRAY avait pris le ligament réunissant les deux barres latérales pour une barre médiane, cette denière aurait été figurée en contact avec les barres latérales. Ce détail, ainsi que l'identification vraisemblablement erronée de l'hôte, nous laisse penser que l'espèce décrite par MURRAY (1931) est une espèce distincte qu'il serait intéressant de retrouver.

7– *Lobotrema youngi* Gupta et Sharma, 1984

Hôte et localité: *Pseudorhombus triocellatus* (Schneider, 1801) (*Bothidae*): Océan Indien: Golfe de Mannar: Mandapam (GUPTA et SHARMA, 1984).

L'absence de type et l'insuffisance de la description et des dessins originaux ne permettent pas une identification absolument certaine. En outre les auteurs précisent ne pas connaître d'autre espèce appartenant au genre *Lobotrema* Tripathi, 1959 en dehors de l'espèce-type. La présence de fibres musculaires annulaires dans le hapteur paraît être le critère le mieux assuré pour distinguer cette espèce au sein du genre *Lobotrema* Tripathi, 1959. On peut éventuellement, mais avec beaucoup de circonspection, utiliser la différence d'hôtes.

2.4.5.3- GENRE *MURRAYTREMA* PRICE, 1937, EMEND. BYCHOWSKY et NAGIBINA, 1977 (fig. 47)

Diagnose: *Murraytrematoidinae* Oliver, 1982.- Hapteur avec trois barres transversales (deux latérales dorsales et une médiane ventrale) distantes l'une de l'autre mais reliées par des fibres musculaires; deux paires d'hamuli (chacune constituée par un hamulus dorsal et un hamulus ventral) disposées à l'extrémité externe de la barre transversale latérale dorsale située du même côté, 14 crochetons marginaux.- Trois ou quatre paires d'organes glandulaires céphaliques.- Taches oculaires (deux paires) ou grains pigmentaires présents.- Canal déférent entourant ou non le caecum digestif gauche et formant une vésicule séminale dans sa partie terminale. Pénis avec ou sans pièce accessoire. Réservoir prostatique présent.- Vagin présent.- Réceptacle séminal présent. Œufs *in utero* ovoïdes avec un filament polaire court.- Parasites de Perciformes (*Sciaenidae, Sparidae*) marins et d'eau saumâtre.- 2 espèces.

BYCHOWSKY (1957: 253-254) relève la similitude existant dans la disposition des barres transversales et des hamuli chez *Murraytrema robustum* (Murray, 1931) Price, 1937 et chez les *Diplectanidae* Bychowsky, 1957. Cet auteur crée le genre *Pseudomurraytrema* Bychowsky, 1957 pour l'espèce décrite sous le nom de *Murraytrema copulatum* Mueller, 1938. Le genre *Pseudomurraytrema* Bychowsky, 1957 est devenu le genre-type de la famille des *Pseudomurraytrematidae* Kritsky, Mizelle et Bilqees, 1978. Par la suite BYCHOWSKY et NAGIBINA (1977) démontrent clairement les caractères de *Diplectanidae* Bychowsky, 1957 du genre *Murraytrema* Price, 1937.

1– Espèce-type: *Murraytrema robustum* (Murray, 1931) Price, 1937

Syn.: *Ancyrocephalus robustus* Murray, 1931
Allomurraytrema robustum Byrnes, 1986 *partim, nec* (Murray, 1931)

Hôte et localité: *Acanthopagrus australis* (Günther, 1859 = *Sparus australis* Günther, 1853 (*Sparidae*) ou (?) *Acanthopagrus butcheri* (Munro, 1949) (*Sparidae*): Océan Pacifique: Australie: Victoria: Werribbe River (MURRAY, 1931).

BYRNES (1986) suppose que l'hôte original serait vraisemblablement *Acanthopagrus butcheri* (Munro, 1949) décrit postérieurement au travail de MURRAY (1931). La répartition géographique de ces deux poissons que donne BYRNES (1986) est plus conforme à cette interprétation.

La description originale ne précise pas si l'ovaire entoure ou non le caecum digestif droit. La figure accompagnant cette description montre une boucle de l'ovaire au niveau du caecum digestif qui suggère que l'ovaire entoure effectivement le caecum droit. Cette espèce peut être distincte de *Lobotrema spari* (Yamaguti, 1958) comme nous l'avons indiqué à propos de cette dernière.

2– *Murraytrema bychowskyi* nom. nov. (fig. 47)

Syn.: *Murraytrema pricei* Bychowsky et Nagibina, 1977, préoccupé.

Holotype et Paratype: Institut de Zoologie de l'Académie des Sciences d'U.R.S.S., Collection du Laboratoire de Parasitologie, n° Mon 5176.

Hôte et localité: *Nibea albiflora* (Richardson, 1846) (*Sciaenidae*): Mer Jaune: Tsindao (BYCHOWSKY et NAGIBINA, 1977).

CABALLERO *et al.* (1955) ont utilisé le nom spécifique *pricei* pour désigner une espèce qu'ils ont placée dans le genre *Murraytrema* Price, 1937 et que YAMAGUTI (1963: 73) a transférée dans le genre *Murraytrematoides* Yamaguti, 1958. Le binomen *Murraytrema pricei*, partie intégrante du concept de CABALLERO *et al.* (1955), préoccupe à tout jamais l'épithète *pricei* au sein du genre *Murraytrema*, même après le transfert taxinomique. Nous proposons de nommer l'espèce décrite par BYCHOWSKY et NAGIBINA (1977): *Murraytrema bychowskyi* nom. nov. que nous dédions à la mémoire du Professeur B.I. BYCHOWSKY de l'Institut de Zoologie de Léningrad (U.R.S.S.).

REMARQUES SUR DEUX ESPECES ATTRIBUEES AU GENRE MURRAYTREMA *PRICE, 1937*

PAPERNA (1965) a décrit sous le nom de *Murraytrema grandicirrum* un parasite d'*Amphiprion bicintus* (Rüppel, 1828) dans le Golfe d'Aqaba et nous a précisé (1984, *in litteris*) que l'orthographe *grandigirrum* est une erreur typographique. La figure originale et les précisions de cet auteur indiquent que l'articulation des hamuli sur les barres transversales ne répond pas au type "*Diplectanidae*", mais correspond à l'organisation du hapteur du genre *Pseudomurraytrema* Bychowsky, 1957 dans lequel cette espèce doit être transférée.

AGRAWAL et SINGH (1985) ont décrit chez *Clupisoma garua* (Hamilton-Buchanam) (*Schilbidae*) un Monogène qu'ils rapportent au genre *Murraytrema* Price, 1937: *Murraytrema gorakhpurense* Agrawal et Singh, 1985. L'armature du hapteur comprend trois barres transversales et deux paires d'hamuli; chaque hamulus est disposé à l'extrémité de la barre transversale correspondante. Cette disposition rappelle celle des *Pseudomurraytrematidae* Kritsky, Mizelle et Bilqees, 1978 mais ici la barre médiane est dorsale. En outre cette espèce possède un ovaire inter-caecal, un vagin dont l'ouverture est située sur le bord latéral du corps et un intestin formé par deux caecums séparés. Ce parasite ne serait ni un *Diplectanidae*, ni un *Diplectaninea*; sa position générique est à revoir ainsi que sa description.

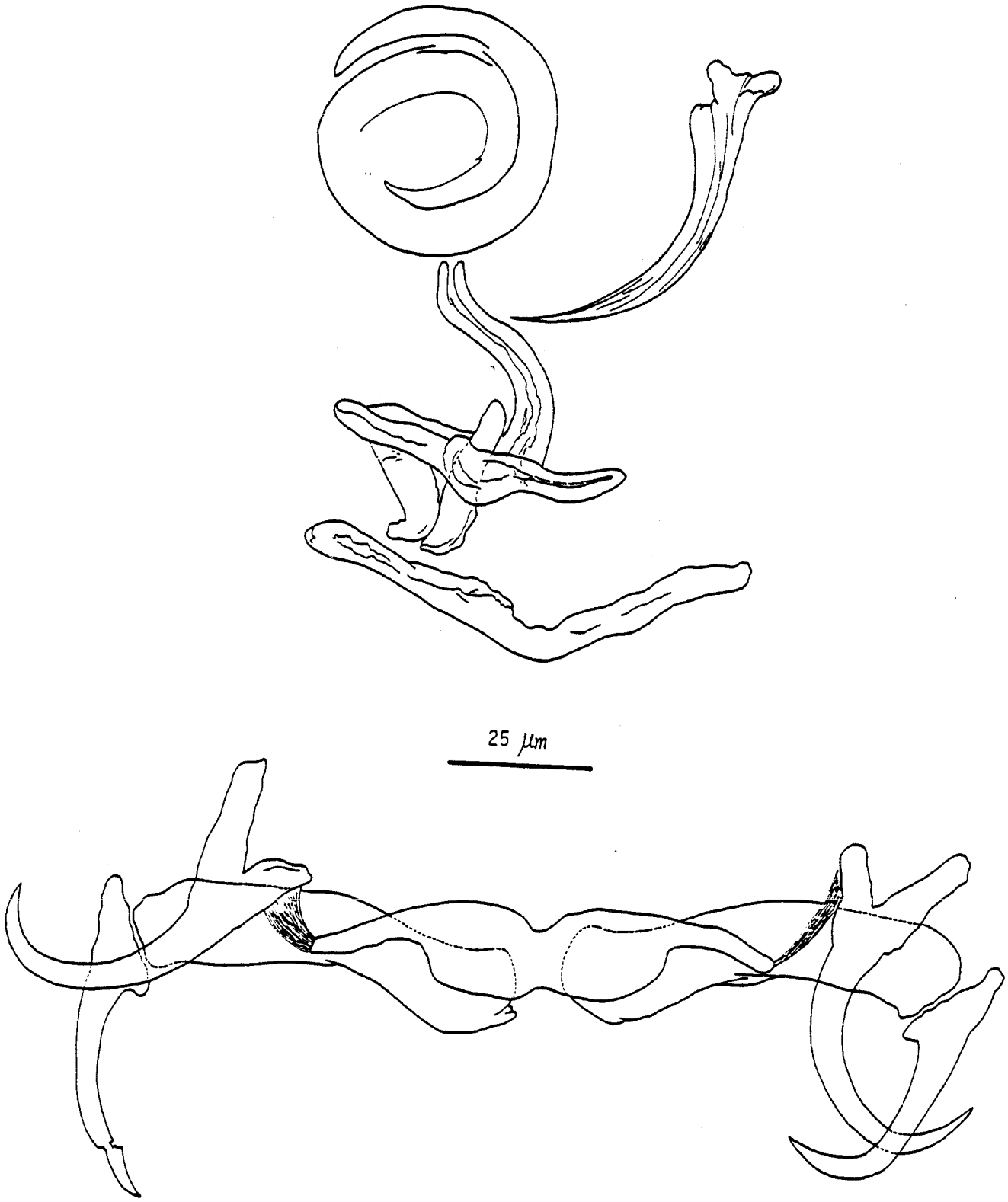


Fig. 49 - *Nasobranchitrema pacificum* Yamaguti, 1965 : appareil copulateur mâle (en haut) et armature du hapteur (en bas).

2.4.5.4- DISCUSSION SUR LA SOUS-FAMILLE DES *MURRAYTREMATOIDINAE* OLIVER, 1982

YAMAGUTI (1965), en décrivant le genre *Nasobranchitrema* Yamaguti, 1965, est le premier à considérer comme un *Diplectanidae* Bychowsky, 1957 un genre dépourvu d'organes adhésifs accessoires mais possédant un hapteur muni de trois barres transversales et de deux paires d'hamuli disposées, chacune à l'extrémité externe de la barre transversale latérale dorsale située du même côté. Dans un travail ultérieur, YAMAGUTI (1968) maintient le genre *Nasobranchitrema* Yamaguti, 1965 parmi les *Diplectanidae* Bychowsky, 1957 et le genre *Murraytrematoides* Yamaguti, 1958 parmi les *Ancyrocephalinae* Bychowsky, 1937. Cette conception peut paraître surprenante car le genre *Murraytrematoides* Yamaguti, 1958 possède une armature du hapteur du type *Diplectanidae* et l'ovaire entoure le caecum digestif droit, alors que ce n'est pas le cas dans le genre *Nasobranchitrema* Yamaguti, 1965. Ce dernier caractère et l'absence d'organes adhésifs accessoires conduisent YOUNG (1968) à transférer le genre *Nasobranchitrema* Yamaguti, 1965 dans la sous-famille des *Ancyrocephalinae* Bychowsky, 1937.

D'après la conception de la division de l'ordre des *Dactylogyridea* Bychowsky, 1933 que nous avons proposée au début de cette partie, la présence d'un ovaire inter-caecal dans le genre *Nasobranchitrema* Yamaguti, 1965 le sépare totalement de la famille des *Diplectanidae* Bychowsky, 1957. Comme nous avons pu le constater sur la préparation-type, les hamuli ventraux du genre *Nasobranchitrema* Yamaguti, 1965 ne sont pas "encore" à l'extrémité externe des barres transversales latérales dorsales (bien qu'ils soient "en cours de migration") et restent rattachés à la barre médiane par des fibres musculaires (fig. 49). L'appareil copulateur mâle (fig. 49) est d'un type différent de ceux que l'on rencontre chez les *Diplectanidae* Bychowsky, 1957. On peut également noter que le genre *Nasobranchitrema* Yamaguti, 1965 est parasite d'*Acanthuridae*, une famille hébergeant des *Ancyrocephalidae* Bychowsky et Nagibina, 1978.

2.4.6.- DISCUSSION SUR LA FAMILLE DES *DIPLECTANIDAE* BYCHOWSKY, 1957

Depuis l'individualisation des Diplectanidés au sein des *Monopisthocotylea* Odhner, 1912, d'abord comme sous-famille (*Diplectaninae* Monticelli, 1903), puis comme famille (*Diplectanidae* Bychowsky, 1957), le caractère essentiel confirmant l'unité de ce taxon a été la présence d'organes adhésifs accessoires. Deux caractères complémentaires étant, d'une part, trois barres transversales en connexion et deux paires d'hamuli disposées à l'extrémité externe des barres latérales et, d'autre part, l'ovaire entourant le caecum digestif droit.

Déjà pressenti par BYCHOWSKY (1957: 253-254), puis confirmé par BYCHOWSKY et NAGIBINA (1977), le critère fondamental permettant d'identifier la famille des *Diplectanidae* Bychowsky, 1957 est la présence, typiquement, de trois barres transversales (une médiane ventrale et deux latérales dorsales) en connexion et deux paires d'hamuli (chacune constituée par un hamulus dorsal et un hamulus ventral) disposées à l'extrémité externe de la barre transversale latérale dorsale située du même côté (les hamuli dorsaux étant articulés sur l'extrémité externe de la barre dorsale située du même côté; les hamuli ventraux étant reliés par des fibres musculaires à l'extrémité externe de la barre dorsale située du même côté).

La position de l'ovaire (inter-caecal) nous a permis d'exclure de la famille des *Diplectanidae* Bychowsky, 1957 le genre *Nasobranchitrema* Yamaguti, 1965 (fig. 49). Malgré la présence de squamodisques, le nombre et la disposition des barres transversales et des hamuli a également permis d'exclure le genre *Diplectanocotyla* Yamaguti, 1953 (RAKOTOFIRINGA et OLIVER, 1987) (fig. 50). Par contre le genre *Lobotrema* Tripathi, 1957 doit être maintenu dans la famille des *Diplectanidae* Bychowsky, 1957 car la présence de deux barres transversales résulte de la transformation du nombre typique de trois par suite de la disparition de la barre transversale médiane ventrale.

La disposition des barres transversales et des hamuli permettent de différencier les *Diplectanidae* Bychowsky, 1957 dépourvus d'organes adhésifs accessoires, c'est-à-dire la sous-famille des *Murraytrematoidinae* Oliver, 1982, et la famille des *Pseudomurraytrematoidinae* Kritsky, Mizelle et Bilqees, 1978.

La morphologie de l'intestin et l'armature du hapteur des différents genres qui la constituent, entraînent l'éclatement de la famille des *Pseudomurraytrematidae* Kritsky, Mizelle et Bilqees, 1978 en trois familles réparties dans les deux super-familles que nous avons distinguées dans le nouveau sous-ordre des *Diplectaninea*:

- *Pseudomurraytrematidae* Kritsky, Mizelle et Bilqees, 1978: *Heterotesioidea* Euzet et Dossou, 1979;
  3 barres transversales (1 médiane ventrale et 2 latérales dorsales) et 2 paires d'hamuli (2 hamuli dorsaux, chacun articulé sur l'extrémité externe de la barre dorsale située du même côté, et 2 hamuli ventraux, chacun articulé sur une extrémité de la barre ventrale); lobes céphaliques absents; intestin en anneau; vagin (latéral, sublatéral ou submédian) s'ouvrant à droite,.

  Nous limitons cette famille au seul genre *Pseudomurraytrema* Bychowsky, 1957.

  Genre-type: *Pseudomurraytrema* Bychowsky, 1957.

- *Heterotesiidae* Euzet et Dossou, 1979: *Heterotesioidea* Euzet et Dossou, 1979; 2 barres transversales (1 ventrale et 1 dorsale) et 2 paires d'hamuli (2 hamuli dorsaux, chacun articulé sur une extrémité de la barre dorsale, et 2 hamuli ventraux, chacun articulé sur une extrémité de la barre ventrale); lobes céphaliques absents; intestin en anneau; vagin s'ouvrant latéralement à droite.

  Genre-type: *Heterotesia* Euzet et Dossou, 1979
  Myzotrema Rogers, 1967

  Nous plaçons le genre *Myzotrema* Rogers, 1967 dans la famille des *Heterotesiidae* Euzet et Dossou, 1979 dont il possède l'anatomie; il faut noter que la morphologie des hamuli diffère entre ces deux genres.

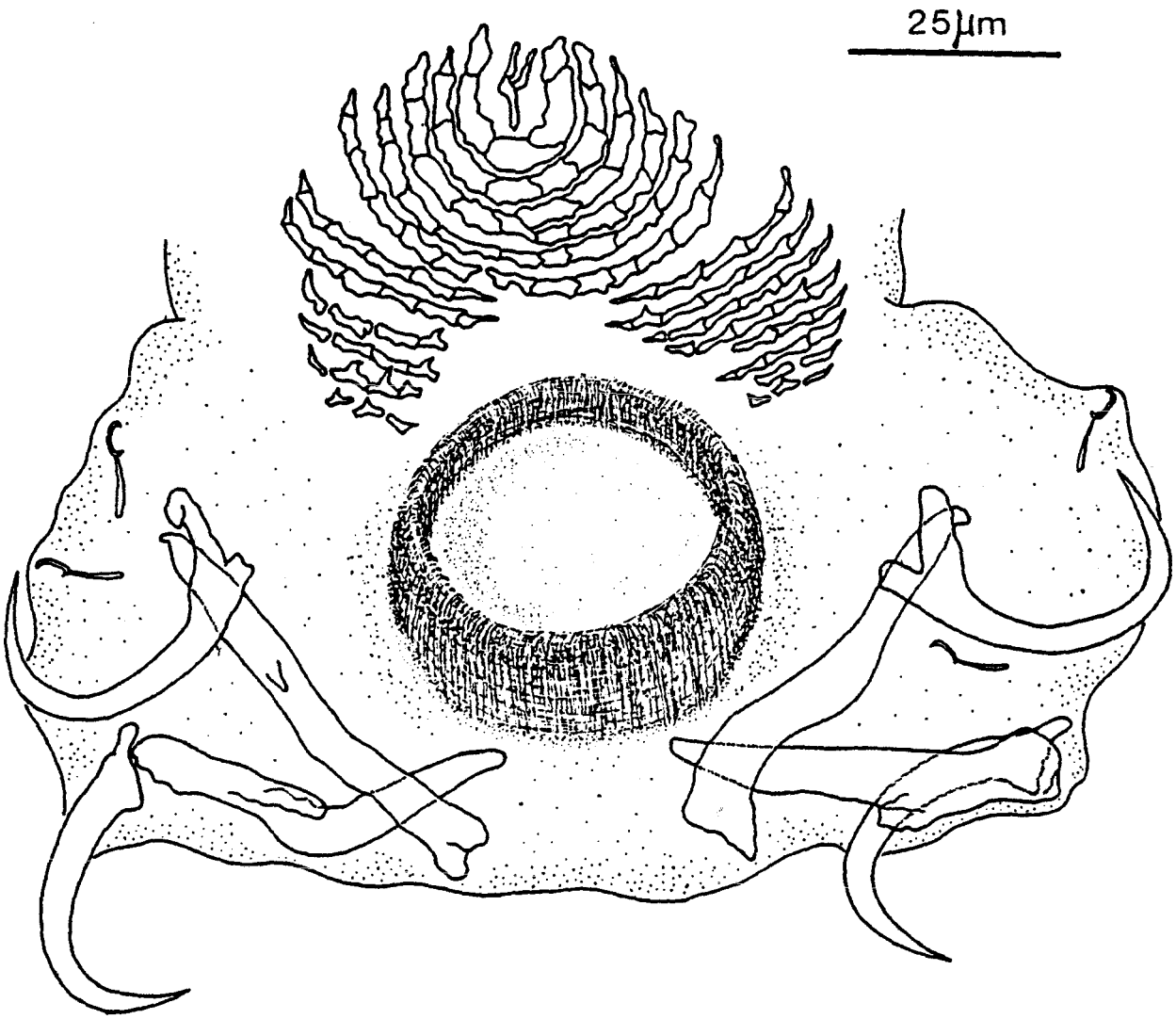


Fig. 50 - Armature du hapteur du genre *Diplectanocotyla* Yamaguti, 1953.

– *Anonchohaptoridae* nov. fam.: *Diplectanoidea* nov. sup-fam.; pas de sclérites haptoriaux; lobes céphaliques présents ou absents; intestin formé par deux caecums non réunis à la partie postérieure du corps.

Genre-type: *Anonchohaptor* Mueller, 1938
Icelanonchohaptor Leiby, Kritsky et Peterson, 1972.

DOSSOU (1985: 94) pose la question: "Peut-on baser une systématique des Monogènes Monopisthocotylea et plus particulièrement des Dactylogyridae, sur la morphologie de l'appareil copulateur?".

Répondre affirmativement à cette question remettrait en cause la systématique d'une grande partie de la sous-classe des *Monopisthocotylea* pour laquelle la morphologie de l'appareil copulateur a été généralement utilisée comme critère spécifique tandis que le hapteur a été retenu comme critère supra-spécifique.

Comme nous l'avons mentionné plus haut, le problème est de déterminer si la morphologie des génitalia a une valeur phylétique supérieure à celle du hapteur (avec les organes adhésifs accessoires en ce qui concerne la famille des *Diplectanidae* Bychowsky, 1957). Quels éléments doivent être utilisés comme critères spécifiques et lesquels doivent être retenus comme critères supra-spécifiques?

Il existe des cirres spiralés dans les genres *Diplectanum* Diesing, 1858 et *Pseudodiplectanum* Tripathi, 1957, mais également chez plusieurs genres de la famille des *Dactylogyridae* Bychowsky, 1933. On connait la présence d'un appareil copulateur mâle en lyre avec une pièce accessoire chez le genre *Lamellodiscus* Johnston et Tiegs, 1922, chez *Protolamellodiscus raibauti* Oliver et Radujkovic, 1987, mais aussi chez *Diplectanum kuhliae* Yamaguti, 1968.

Utiliser les types morphologiques comme base systématique aboutirait à rassembler dans un même genre des espèces phylétiquement plus ou moins éloignées et à construire des taxa composites comme l'ont fait BEVERLEY-BURTON et SURIANO (1981), puis KRITSKY et BEVERLEY-BURTON (1986).

La séparation des espèces repose sur l'existence de barrières d'isolement reproductif qui se manifestent par la variabilité de la morphologie des génitalia.

Les genres ne sont pas de simples "tiroirs de rangement". Les genres sont des "unités évolutives, c'est-à-dire phylogénétiques, génétiques et écologiques" (DUBOIS, 1981); ce sont des "unités évolutives réelles existant comme telles dans la nature, et non pas des abstractions de l'esprit humain" (DUBOIS, 1982).

Le développement post-larvaire, que nous aborderons plus loin, permet de démontrer (en s'appuyant sur le Principe de HAECKEL) que les organes adhésifs accessoires, et par conséquent le hapteur, ont une signification phylétique. C'est pourquoi nous leur attribuons une valeur supra-spécifique (générique et même sub-familiale). Les groupes morphologiques établis d'après les organes adhésifs accessoires pourraient éventuellement traduire une étape dans le processus de géniation (= formation ou naissance d'un genre, d'après DUBOIS, 1981).

Par sa fonction et son ontogénèse l'appareil de fixation précède l'appareil copulateur. Une espèce ne peut prendre naissance qu'après l'apparition du genre auquel elle appartient.

Troisième partie

STRUCTURES SUPERFICIELLES, REPRODUCTION ET DEVELOPPEMENT DES DIPLECTANIDAE

La connaisance des structures superficielles des *Diplectanidae* a été approfondie chez les adultes et l'oncomiracidium de *Diplectanum aequans* à l'aide du microscope électronique à balayage. Certains des résultats obtenus ont eu des conséquences sur notre conception de la systématique de la famille.

Dans la reproduction, nous nous sommes intéressé à la protandrie, aux pseudospermatophores, aux œufs. Après l'étude morpho-anatomique des oncomiracidiums nous avons suivi leur installation sur les hôtes, ainsi que leur développement post-larvaire aboutissant à la fixation des adultes, dont une conséquence directe est représentée par l'action pathogène exercée sur les branchies des hôtes.

3.1.- STRUCTURES SUPERFICIELLES CHEZ LES *DIPLECTANIDAE*

Grâce à la restitution du relief et aux grossissements atteints, la microscopie électronique à balayage permet d'améliorer les descriptions morphologiques des espèces étudiées.

Chez les Monogènes ces études sont encore peu nombreuses et parfois fragmentaires. Elles concernent surtout les *Polyopisthocotylea* (BRESCIANI, 1973; MORRIS, 1973; WRIGHT et DECHTIAR, 1974; HALTON, 1979; OLIVER, 1981). Cinq espèces seulement de *Monopisthocotylea* (*Urocleidus adspectus* Mueller, 1936, *Benedenia* sp., *Entobdella soleae* (Van Beneden et Hesse, 1863), *Diplectanum aequans* et *Onchocleidus cyanellus* Mizelle, 1938) ont été étudiées avec cette technique (CONE, 1979; CONE et BEVERLEY-BURTON, 1981; LYONS, 1973a; MAILLARD *et al.*, 1982; OLIVER, 1976a; DUOBINIS-GRAY *et al.*, 1985).

3.1.1.- STRUCTURES SUPERFICIELLES CHEZ *DIPLECTANUM AEQUANS* (fig. 51-75)

L'abondance des spécimens disponibles et l'affinement de la technique de préparation des échantillons au moyen d'un appareil à point critique, ont permis de compléter les observations antérieures (OLIVER, 1976).

3.1.1.1- **Le corps**

A la partie postérieure de l'animal se différencie le hapteur fortement élargi (H, fig. 51).

La bouche (B, fig. 51-52 et 54-56) ventrale et médiane, est située près de l'extrémité antérieure du corps. Elle forme une fente transversale bordée par une lèvre postérieure (L, fig. 54-56).

Chez certains individus, le pharynx, le pénis et le bulbe musculaire du pénis forment des boursouflures à la surface du corps (OLIVER, 1976).

Chez *Diplectanum aequans* la séparation entre l'orifice mâle et l'ouverture de l'utérus signalée par SUAN *et al.* (1983) n'a pas été retrouvée.

3.1.1.2- **Les formations tégumentaires**

Ces formations recouvrent tout le corps. Elles comprennent des écailles typiques (Ec, fig. 51 et 53) et des éléments de forme et de taille variables (Sc, fig. 51-52 et 54-56) ressemblant à des plaquettes sur les coupes ultrafines (SHAW, 1980).

Sur le corps des jeunes *Diplectanum aequans* on distingue trois zones qui diffèrent entre elles par l'aspect des éléments tégumentaires:

– une zone postérieure, au contact du hapteur, entièrement couverte d'écailles tégumentaires imbriquées comme les écailles d'un poisson (fig. 51 et 53). La partie distale des écailles est subtriangulaire et bordée d'un léger bourrelet (fig. 53); le sommet est arrondi et dirigé vers l'avant du corps. Ces écailles mesurent de 2,7 à 3,3µm de long sur 3,4 à 4µm de large;

– une zone moyenne, prolongeant la précédente et s'étendant jusqu'au niveau de la bouche. Cette zone hétérogène est recouverte d'écailles à peu près typiques, irrégulièrement dispersées parmi des éléments plus petits et de forme plus variable (fig. 51-52 et 54). Le passage de la zone postérieure à la zone moyenne se fait assez progressivement;

– une zone antérieure, située en avant de la bouche. Cette zone est couverte de plaquettes serrées les unescontre les autres (fig. 51-52 et 56).

Chez les individus plus grands, donc plus âgés, une zone d'aspect intermédiaire s'intercale entre la zone moyenne hétérogène et la bouche (fig. 52). Les plus grands éléments ressemblent encore à des écailles typiques (fig. 55).

Chez les adultes, les écailles tégumentaires, plus ou moins nombreuses, subsistent uniquement dans la région postérieure du corps où elles sont irrégulièrement dispersées (Ec, fig. 57). Dans certains cas elles apparaissent fixées sur des mamelons (Ma) couverts de petites papilles (pa, fig. 58).

3.1.1.3- **Le hapteur**

Le hapteur (H, fig. 51 et 59) constitue l'appareil de fixation. Il comprend deux paires d'hamuli (h, fig. 51 et 59) réunies par trois barres transversales articulées et deux organes adhésifs accessoires: les squamodisques, dont l'un est dorsal et l'autre ventral (Sq, fig. 51 et 60-63).

Les pointes des hamuli (h) et des crochetons marginaux (c, fig. 51 et 59) sont seules visibles; les autres parties de ces éléments, ainsi que les barres transversales reliant les hamuli, restent recouvertes par le tégument. Les pointes des hamuli de chaque paire sont toujours divergentes (fig. 51 et 59).

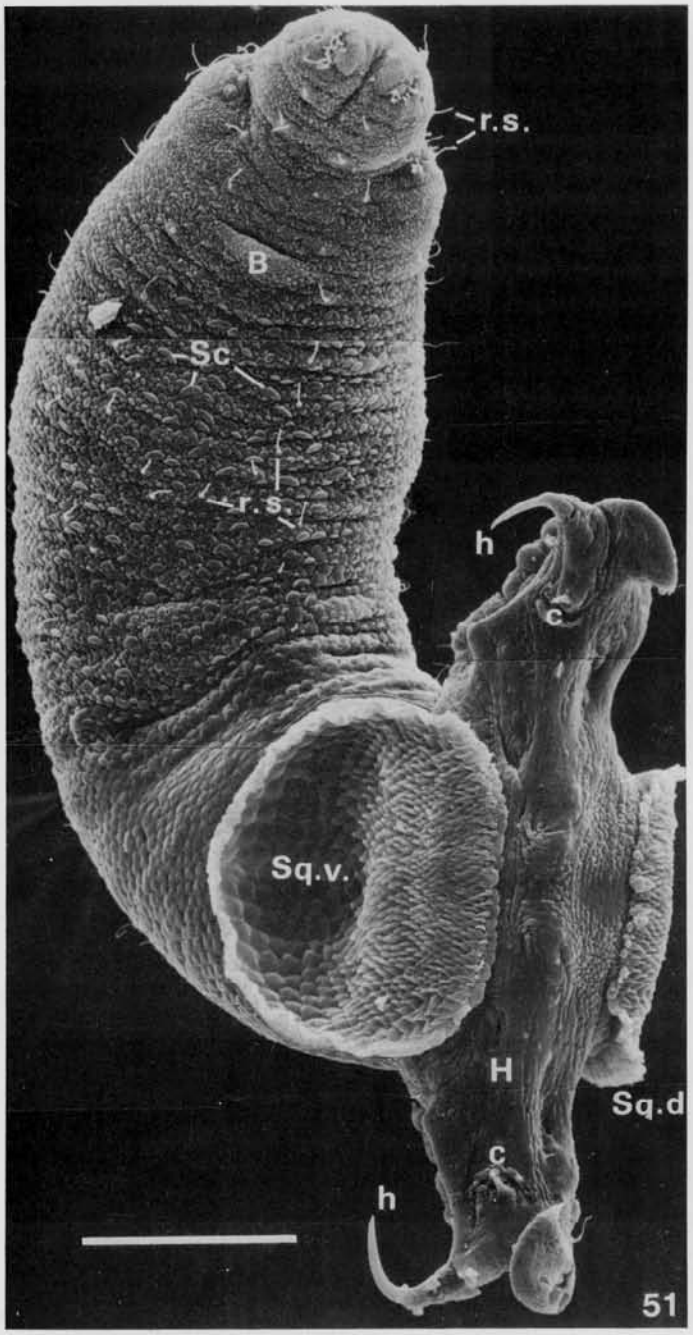
Les squamodisques (Sq, fig. 51, 57, 60) ont la forme d'une coupe plus ou moins creuse, bordée par un repli tégumentaire (R.t., fig. 57 et 60-61) plus ou moins développé. Les rangées de pièces sont, en général, indépendantes les unes des autres; cependant on peut observer le dédoublement d'une rangée (fig. 60 et 62: flèches).

Les premières rangées des squamodisques dessinent très nettement un U et les éléments qui les constituent ainsi que les premiers éléments des rangées suivantes, ressemblent aux écailles tégumentaires (fig. 61). La morphologie de ces éléments se modifie progressivement et le sommet triangulaire arrondi devient un éperon dressé verticalement à la surface du squamodisque (fig. 62-63). Dans la partie postérieure du squamodisque ces éperons semblent passer au travers des mailles d'un réseau (fig. 63, flèche) probablement constitué par le tégument du hapteur comme on peut le penser d'après les photographies de SHAW (1981).

3.1.1.4- **La région antérieure du corps**

Sur la face dorsale, à peu près à l'aplomb de la bouche, se trouvent des cupules correspondant sans doute à l'emplacement des taches oculaires, situées sous le tégument comme on peut le voir sur les coupes histologiques (OLIVER, 1968).

Certains individus portent à l'extrémité antérieure (fig. 64) deux bourrelets médians (



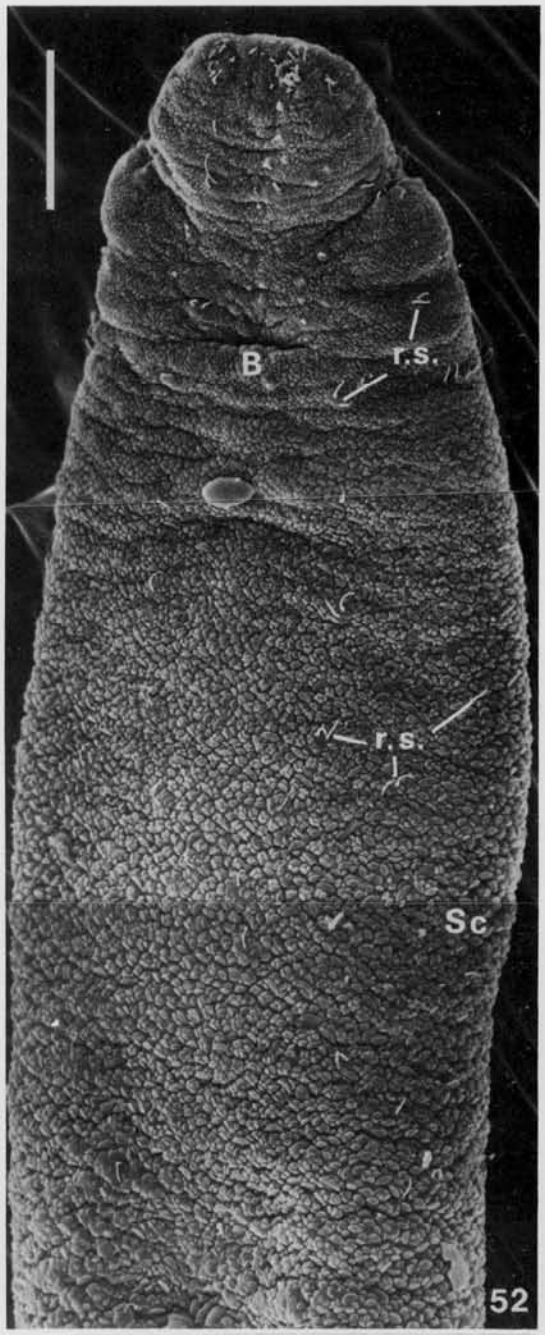


Fig. 51 - *Diplectanum aequans* : jeune individu, vue ventrale. B : bouche ; c : crocheton marginal ; Ec : écaille tégumentaire ; h : hamulus ; H : hapteur ; r.s. : récepteur sensoriel cilié ; Sc : sclérite tégumentaire ; Sq.d. : squamodisque dorsal ; Sq.v. : squamodisque ventral (échelle : 15 µm).

Fig. 52 - *Diplectanum aequans* : individu âgé, vue ventrale. B : bouche ; r.s. : récepteur sensoriel cilié ; Sc : sclérite tégumentaire (échelle : 20 µm).

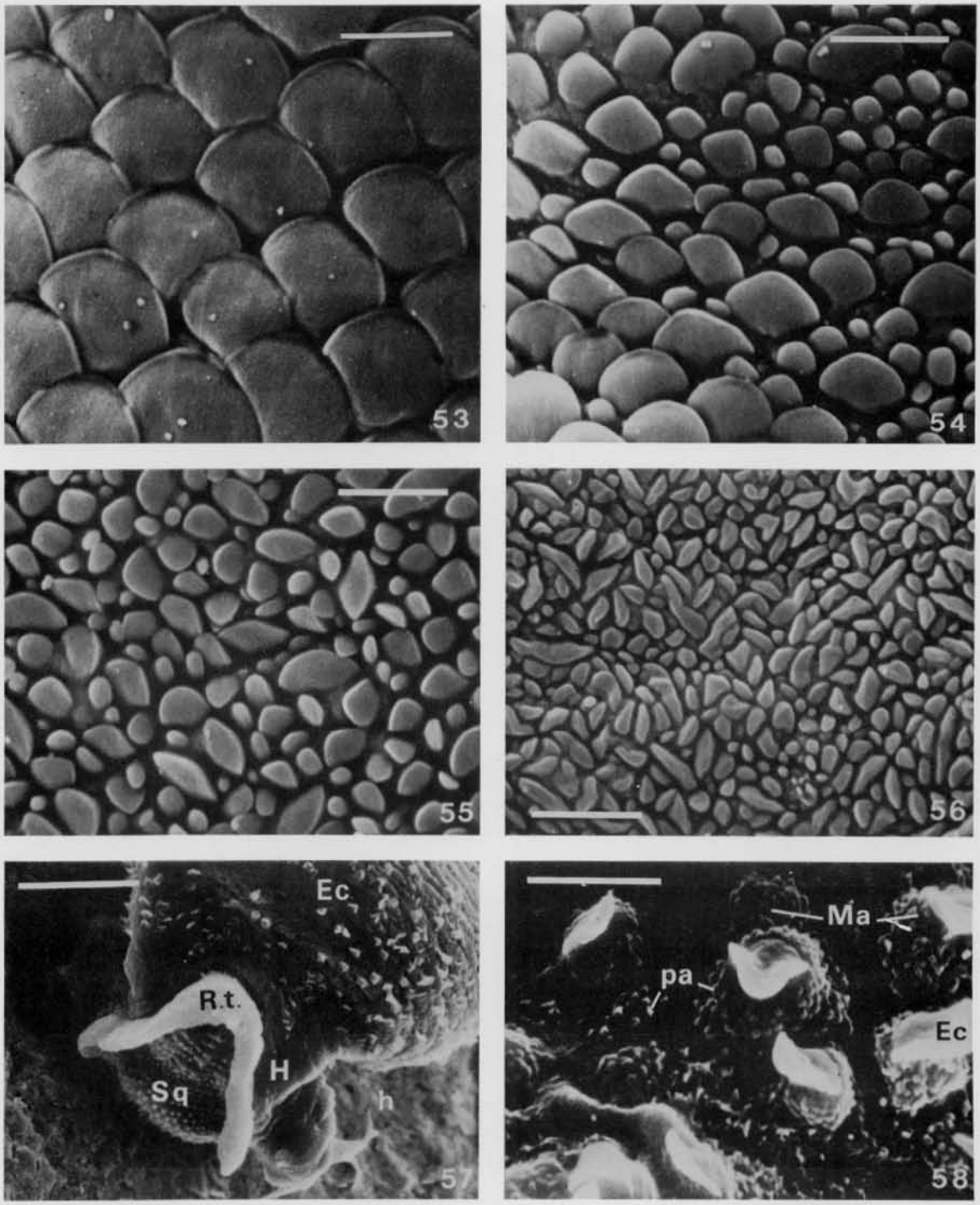


Fig. 53 - *Diplectanum aequans* : détail des écailles tégumentaires de la face ventrale de la région postérieure d'un jeune individu (échelle : 3 µm).

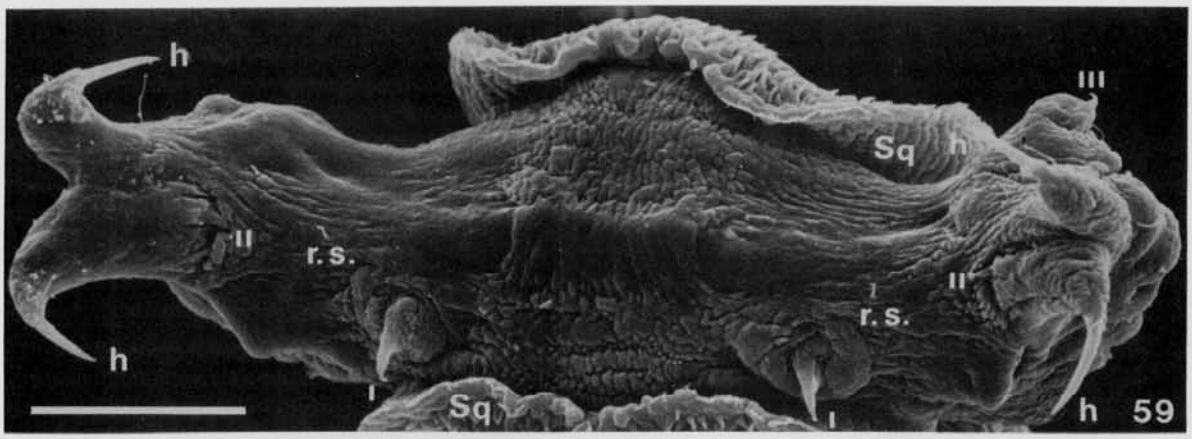
Fig. 54 - *Diplectanum aequans* : écailles et sclérites tégumentaires de la face ventrale de la zone de transition entre la région postérieure et la région moyenne chez un jeune individu (échelle : 3 µm).

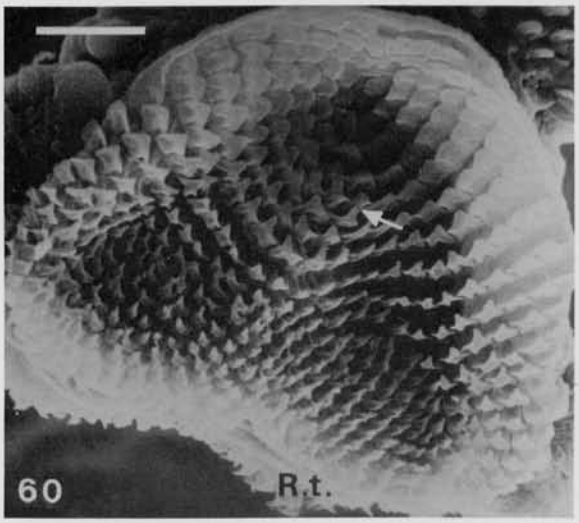
Fig. 55 - *Diplectanum aequans* : sclérites tégumentaires de la face ventrale de la région moyenne chez un jeune individu (échelle : 3 µm).

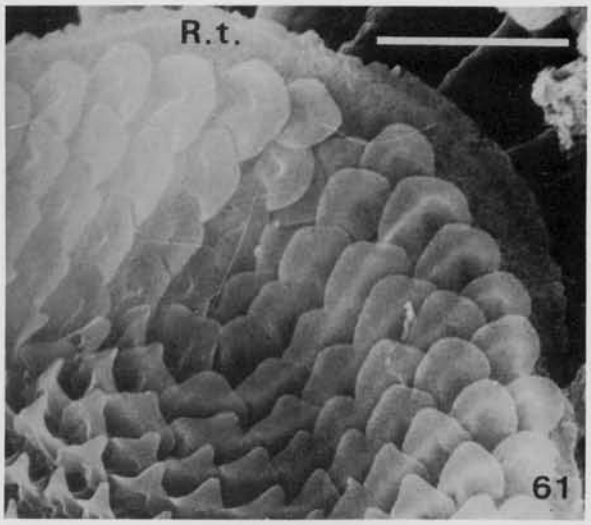
Fig. 56 - *Diplectanum aequans* : sclérites tégumentaires de la face ventrale de la région céphalique chez un jeune individu (échelle : 3 µm).

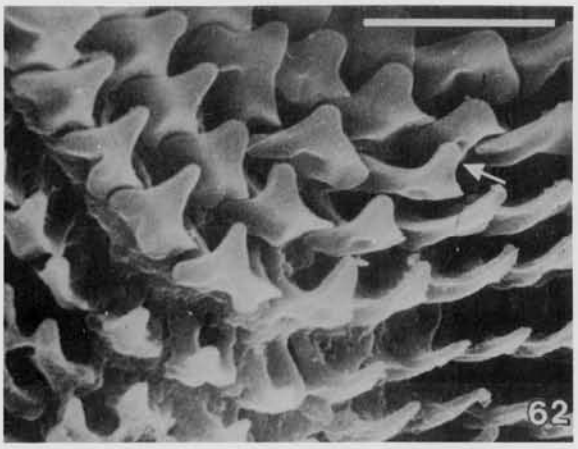
Fig. 57 - *Diplectanum aequans* : région postérieure d'un individu adulte. Ec : écailles tégumentaires, h : hamulus ; H : hapteur ; R.t. : repli tégumentaire ; Sq : squamodisque (échelle : 50 µm).

Fig. 58 : *Diplectanum aequans* : détail des écailles tégumentaires d'un individu adulte. Ec : écailles tégumentaires ; Ma : mamelon ; pa : papilles (échelle : 5 µm).









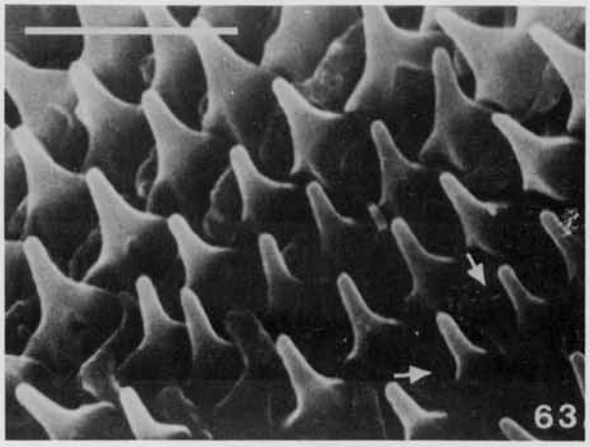


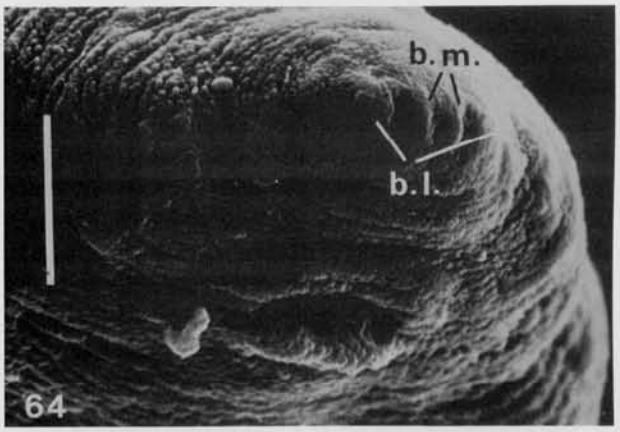
Fig. 59 - *Diplectanum aequans* : hapteur en vue frontale montrant les deux paires d'hamuli divergents (h). On aperçoit les crochetons marginaux I, II et III. Sq : squamodisques (échelle : 20 µm).

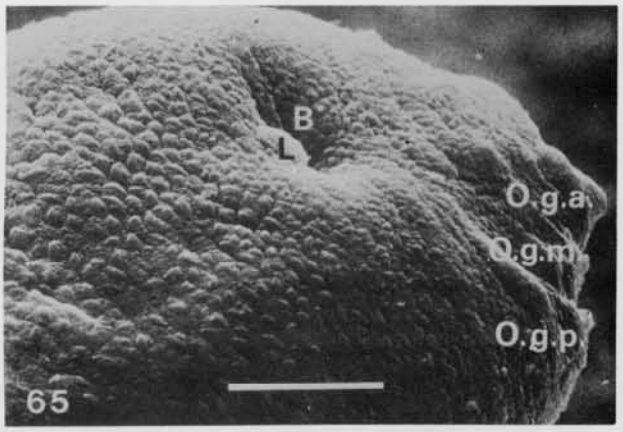
Fig. 60 - *Diplectanum aequans* : squamodisque vu de face montrant la variabilité de la morphologie des pièces. Noter que la cinquième rangée est dédoublée en son milieu (flèche). R.t. : repli tégumentaire (échelle : 20 µm).

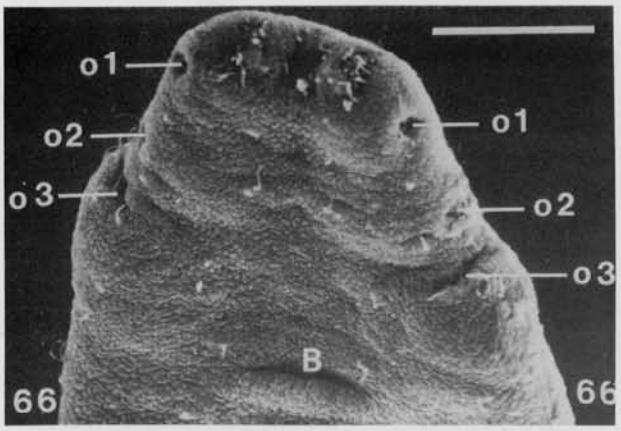
Fig. 61 - Détail de la région antérieure d'un squamodisque de *Diplectanum aequans* montrant les premières rangées dessinant un U. R.t. : repli tégumentaire (échelle : 10 µm).

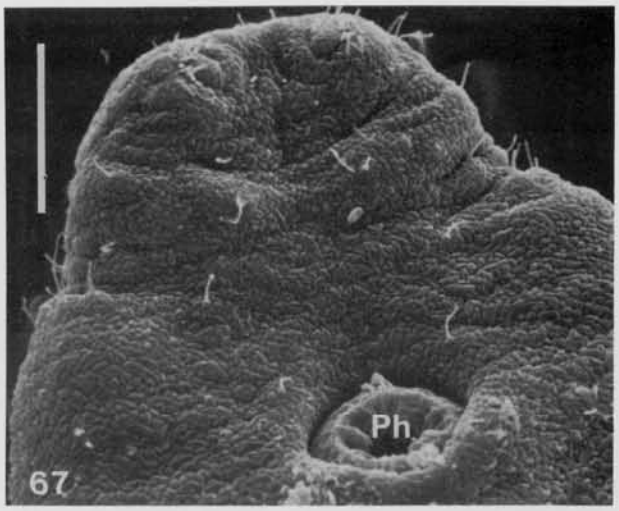
Fig. 62 - Détail des pièces de la région moyenne d'un squamodisque de *Diplectanum aequans* avec dédoublement d'une rangée (flèche) (échelle : 10 µm).

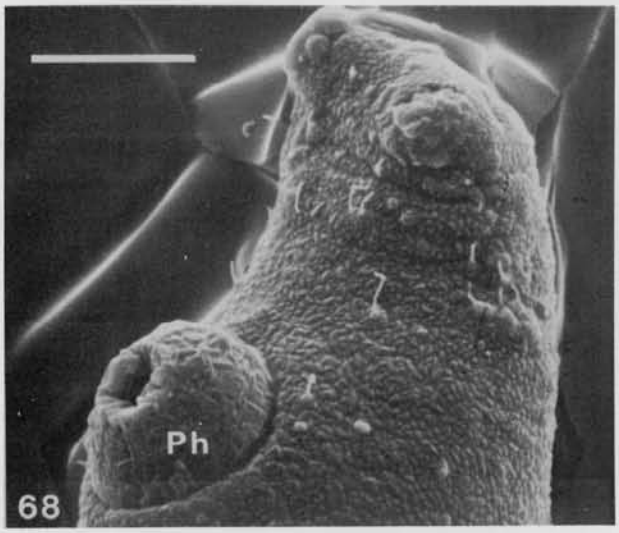
Fig. 63 - Détail des pièces de la région postérieure d'un squamodisque de *Diplectanum aequans*. Noter que certaines pièces paraissent passer au travers des mailles d'un réseau tégumentaire (?) (échelle : 5 µm).











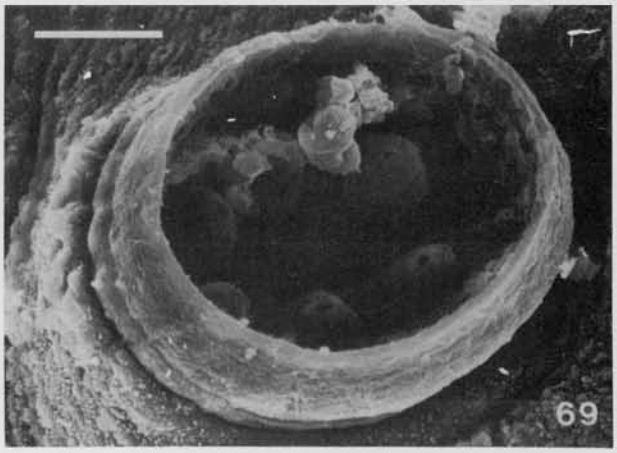


Fig. 64 - *Diplectanum aequans* : vue frontale de la région antérieure. B : bouche ; b.l. : bourrelets latéraux ; b.m. : bourrelets médians ; L : lèvre postérieure (échelle : 25 µm).

Fig. 65 - *Diplectanum aequans* : région antérieure. B : bouche ; L : lèvre postérieure ; O.g.a. : organe céphalique glandulaire antérieur ; O.g.m. : organe céphalique glandulaire moyen ; O.g.p. : organe céphalique glandulaire postérieur (échelle : 25 µm).

Fig. 66 - *Diplectanum aequans* : face ventrale de la région antérieure. B : bouche ; O1, O2, O3 : orifices des organes céphaliques glandulaires (échelle : 15 µm).

Fig. 67 - *Diplectanum aequans* : face ventrale de la région antérieure permettant d'apercevoir le pharynx (échelle : 15 µm).

Fig. 68 : *Diplectanum aequans* : pharynx évaginé (Ph) (échelle : 15 µm).

Fig. 69 : *Diplectanum aequans* : pharynx évaginé permettant d'observer les orifices des glandes pharyngiennes (échelle : 10 µm).

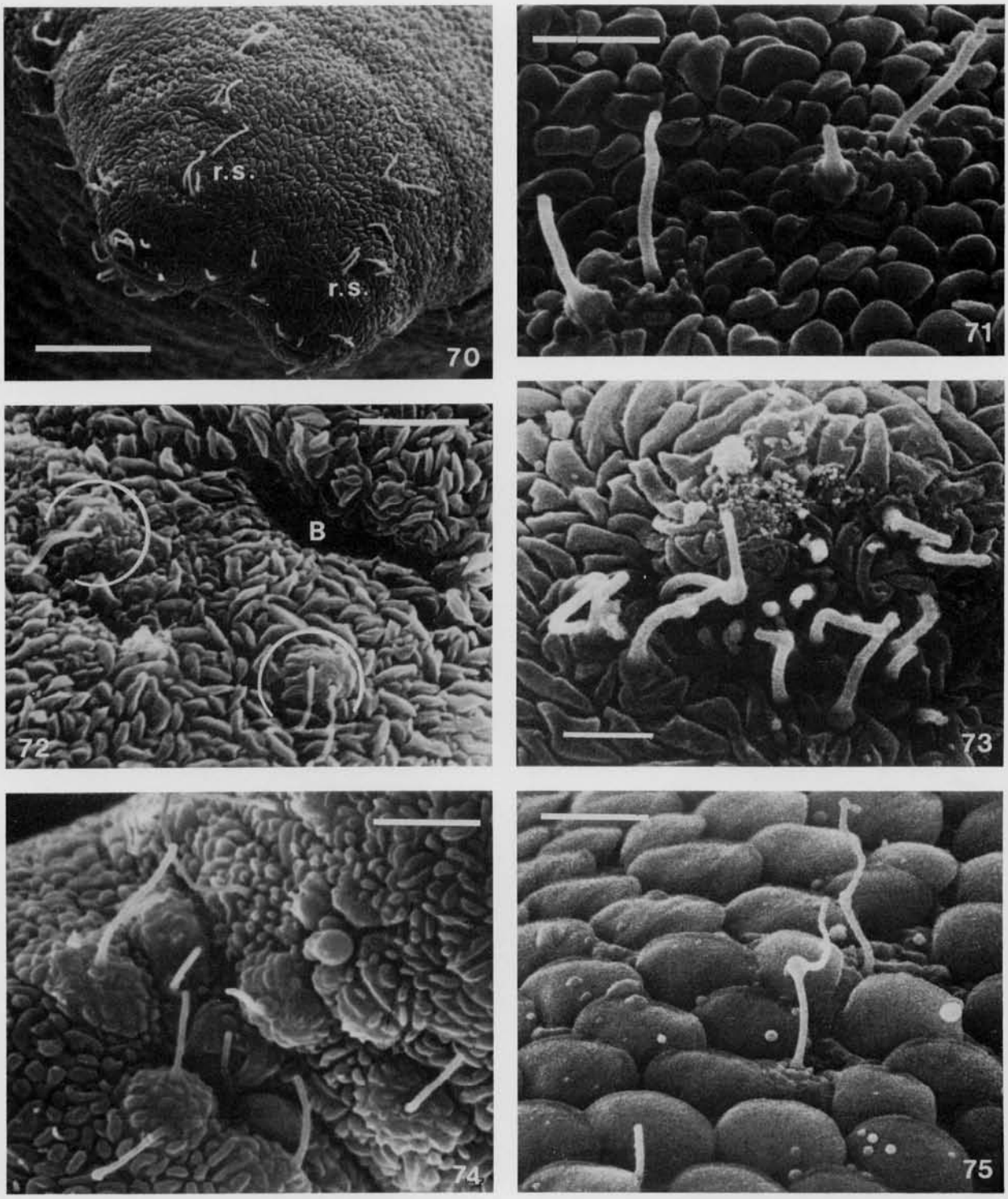


Fig. 70 - *Diplectanum aequans* : récepteurs sensoriels de la face dorsale de la région céphalique (échelle : 5 µm).
Fig. 71 - *Diplectanum aequans* : détail des deux paires de récepteurs sensoriels latéraux de la région antérieure d'un individu encore jeune (échelle : 2 µm).
Fig. 72 - *Diplectanum aequans* : récepteurs sensoriels doubles, fixés sur un mamelon (dans un cercle) en avant de la bouche d'un individu âgé (échelle : 10 µm).
Fig. 73 - *Diplectanum aequans* : récepteurs sensoriels multiples de l'orifice d'un organe céphalique glandulaire (échelle : 2 µm).
Fig. 74 - *Diplectanum aequans* : récepteurs sensoriels de l'orifice d'un organe céphalique glandulaire postérieur (échelle : 10 µm).
Fig. 75 - *Diplectanum aequans* : récepteurs sensoriels simples de la région postérieure couverte d'écailles tégumentaires d'un jeune individu (échelle : 3 µm).

par deux bourrelets latéraux (b.l.).

De chaque côté, les organes glandulaires céphaliques (O.g.a., O.g.m., O.g.p., fig. 65) peuvent former des boursouflures ou montrer leurs orifices (O1, O2, O3, fig. 66) par où sort leur sécrétion sous forme de bâtonnets auxquels nous avions attribué un rôle dans la fixation (OLIVER, 1970). EL NAGGAR et KEARN (1980) ont constaté un rôle adhésif de la sécrétion de ces organes.

La présence de trois orifices confirme l'existence de trois organes glandulaires céphaliques que l'on peut observer au microscope photonique, avec ou sans coloration, chez *Diplectanum aequans* et chez la plupart des *Diplectanidae*.

Le microscope électronique à balayage devrait permettre de confirmer le nombre d'organes glandulaires céphaliques de *Diplectanum bauchotae*, chez qui nous avons signalé quatre paires (OLIVER et PAPERNA, 1984), et du genre *Pseudolamellodiscus* chez lequel ils semblent être coalescents. EL NAGAR et KEARN (1983) ont mis en évidence trois organes glandulaires céphaliques chez l'oncomiracidium d'*Entobdella soleae* (Van Beneden et Hesse, 1863) alors que l'adulte possède une bande glandulaire de chaque côté de la région céphalique. Il faudrait comparer les oncomiracidiums et les adultes des espèces du genre *Pseudolamellodiscus* pour déterminer s'il y a éventuellement une transformation des organes glandulaires céphaliques au cours de l'ontogénèse.

La lèvre postérieure (L, fig. 64-66) de la bouche est plus ou moins développée. Assez souvent le pharynx (Ph, fig. 67) apparaît dans l'ouverture buccale et peut s'évaginer (Ph, fig. 68-69). Dans ce cas, on observe six orifices, chacun situé au sommet d'une masse arrondie (fig. 69). Sous le microscope photonique ces orifices apparaissent sous forme de six points réfringents à la partie postérieure du pharynx. Ils correspondent probablement au débouché des glandes pharyngiennes dont les cellules sécrétrices sont situées à la base et à l'extérieur du pharynx (Gl. ph., fig. 18).

3.1.1.5- **Les récepteurs sensoriels**

Tous les récepteurs sensoriels observés au microscope électronique à balayage sont uniciliés. Les cils sensoriels mesurent de 1,3 à 6,7µm de long.

Les récepteurs sensoriels sont disposés symétriquement par rapport à l'axe du corps, sur la face ventrale (r.s., fig. 51 et 52) et sur la face dorsale (fig. 70). Quelques uns se trouvent sur le hapteur, à proximité des hamuli et des crochetons marginaux (r.s., fig. 51 et 59). Sur la face ventrale les récepteurs sont disposés selon deux lignes longitudinales. Chez les jeunes individus chaque rangée comprend quatre récepteurs uniciliés en avant de la bouche, six récepteurs en arrière de la bouche. Dans la région moyenne ces lignes s'infléchissent vers le plan sagittal de l'animal, pour se diriger ensuite vers ses flancs. Le nombre de récepteurs semble augmenter avec l'âge du parasite (fig. 51 et 52). Ces récepteurs sont uniciliés chez les jeunes. Chez les individus âgés ils sont constitués par une paire de cils indépendants comprenant un cil "inclus" (émergeant d'un puits au fond duquel se trouve la racine ciliaire) et un cil "non inclus" (dont la racine ciliaire semble être située à la surface du tégument) (fig. 71). Dans certains cas, les deux paires situées en avant de la bouche paraissent constituées par deux cils "inclus" (fig. 72). A l'extrémité antérieure trois récepteurs uniciliés "non inclus" sont disposés en triangle (fig. 70). Sur la face dorsale de la région céphalique des individus âgés, les récepteurs sensoriels forment deux rangées parallèles, une de chaque côté du corps. On trouve d'abord un triplet constitué par une paire de récepteurs "non inclus" et un récepteur "inclus", ensuite un récepteur "inclus", à nouveau une paire de récepteurs "non inclus" (fig. 70).

Autour des orifices des organes glandulaires céphaliques, les récepteurs sensoriels sont nombreux, aussi bien chez les jeunes que chez les adultes (fig. 51-52 et 73-74). Au niveau des orifices des organes glandulaires céphaliques postérieurs, les cils sensoriels, situés sur des mamelons portant des papilles, sortent par un pore bordé d'une couronne de papilles. Chaque mamelon porte le plus souvent un cil, parfois deux (fig. 74).

Dans la zone des écailles les cils traversent le tégument par un pore entouré d'une couronne de papilles (fig. 75).

3.1.2.- STRUCTURES SUPERFICIELLES CHEZ *DIPLECTANUM ACULEATUM* (fig. 76-84)

Chez *Diplectanum aculeatum* l'organisation générale du corps est semblable à celle de *Diplectanum aequans*. L'appareil de fixation et les structures sensorielles diffèrent par quelques détails de cette dernière espèce. Au niveau du tiers antérieur de la face ventrale se trouve l'orifice génital (o.g., fig. 76). Il n'est pas possible de déterminer si la dépression (flèche) située un peu en arrière correspond également à une ouverture qui serait l'ouverture de l'utérus (fig. 76). On retrouverait ainsi la disposition signalée par SILAN *et al.* (1983) chez *Diplectanum aequans*.

3.1.2.1. **Les écailles tégumentaires**

Chez les individus étudiés, tous adultes, la présence d'écailles tégumentaires est limitée à la partie postérieure du corps et au niveau des hamuli sur le hapteur (Ec, fig. 76-80). La partie libre des écailles, dépourvue de bourrelet, est plus arrondie (fig. 79) que chez *Diplectanum aequans*; elles mesurent de 2,5 à 3,8µm de large. Chez cette espèce il ne semble pas y avoir de formations tégumentaires en avant de la zone des écailles.

3.1.2.2.- **Le hapteur**

Chaque squamodisque est discoïdal et légèrement déprimé au centre (Sq, fig. 76 et 78). Les éléments qui ornent leur surface sont identiques entre eux et ressemblent aux écailles tégumentaires. La disposition en U de la première rangée d'éléments (fig. 80) s'observe ici comme chez *Diplectanum aequans*.

Les hamuli sont divergents (fig. 77). La pointe des crochetons marginaux fait saillie au sommet de mamelons proéminents (c, fig. 78).

3.1.2.3- **La région antérieure du corps**

A l'extrémité antérieure du corps on retrouve les bourrelets (b) observés chez *Diplectanum aequans* ainsi que les 3 orifices des organes glandulaires céphaliques (O1, O2, O3, fig. 81).

Le pharynx est évaginable (fig. 82).

3.1.2.4- **Le tégument et les récepteurs sensoriels**

Les zones dépourvues d'écailles permettent d'observer la surface du tégument parcourue par un réseau de replis (fig. 79 et 83-84). Deux types de replis peuvent être distingués: d'une part de grands sillons transversaux, dont l'état de contraction des spécimens a pu augmenter l'importance, d'autre part, des replis secondaires, à orientation non privilégiée.

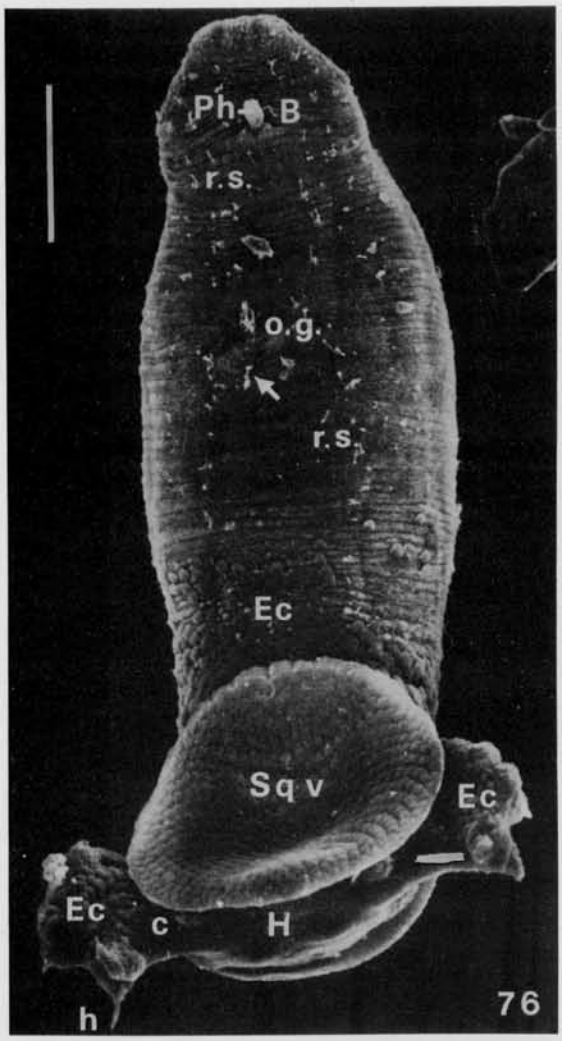
Les récepteurs sensoriels sont constitués par des cils, généralement rassemblés par paires disposées symétriquement par rapport à l'axe du corps suivant quatre lignes ventrales et une ligne latérale (r.s., fig. 76 et 81). La face dorsale n'a pas été observée.

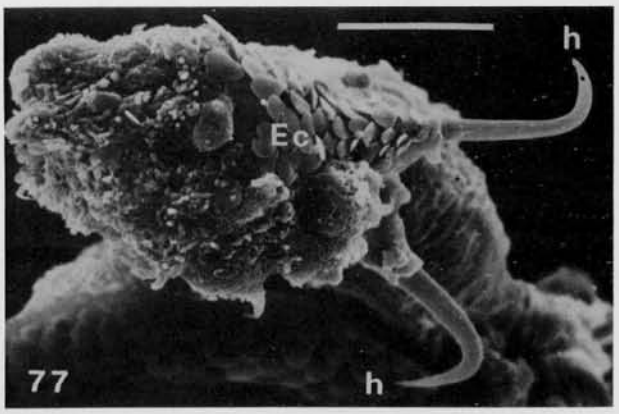
Comme chez *Diplectanum aequans*, l'un des cils d'une "paire" traverse le tégument par un orifice bordé par un bourrelet, tandis que l'autre, "non inclus", a une base renflée en ampoule (fig. 83 et 84).

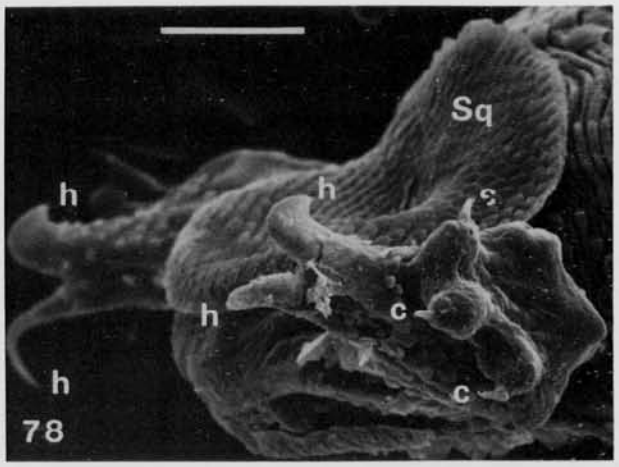
3.1.3- STRUCTURES SUPERFICIELLES CHEZ *DIPLECTANUM SCIAENAE* (fig. 85-88)

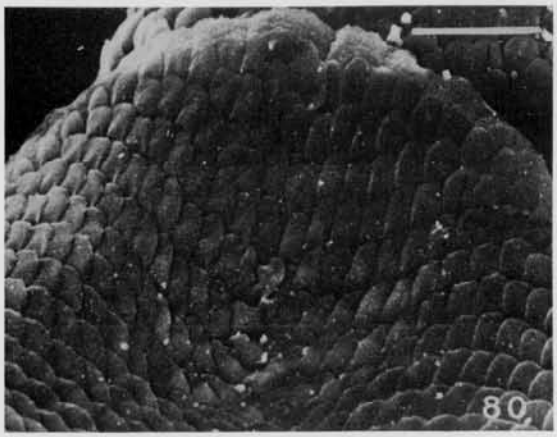
Les observations sur cette espèce, moins fréquente, sont limitées à quelques individus.

Les écailles tégumentaires forment, de chaque côté du corps, du hapteur jusqu'au niveau du pharynx, une bande latérale plus ou moins étendue vers l'axe du corps (Ec, fig. 85). Sur le hapteur les écailles occupent deux plages aux extrémités latérales de cet appareil, à la base des hamuli (Ec, fig. 85). La pointe des crochetons émerge au sommet de mamelons proéminents.









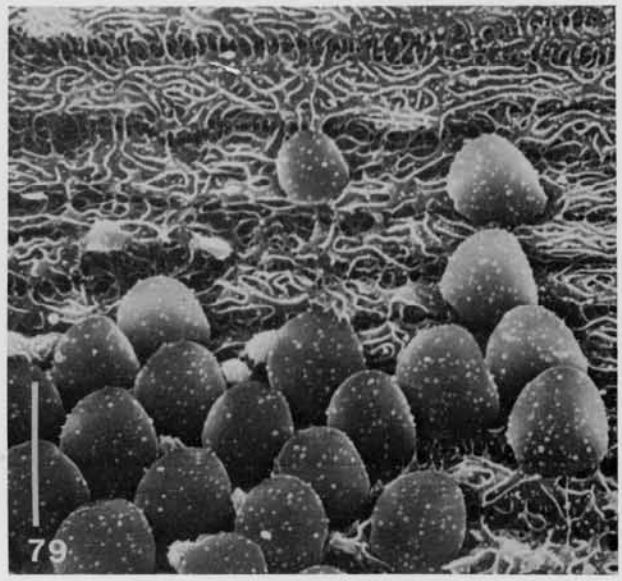


Fig. 76 - *Diplectanum aculeatum* : individu adulte, vue ventrale (échelle : 40 µm).
Fig. 77 - *Diplectanum aculeatum* : détail des hamuli divergents (échelle : 15 µm).
Fig. 78 - *Diplectanum aculeatum* : détail du hapteur (échelle : 25 µm).
Fig. 79 - *Diplectanum aculeatum* : détail des écailles tégumentaires. Le tégument apparaît sous forme d'un réseau de replis (échelle : 5 µm).
Fig. 80 - *Diplectanum aculeatum* : détail d'un squamodisque montrant les premières rangées en forme de U (échelle : 25 µm).
B : bouche ; c : crocheton marginal ; Ec : écailles tégumentaires ; h : hamulus ; H : hapteur ; o.g. : ouverture génitale ; Ph. : pharynx évaginé ; r.s. : récepteur sensoriel ; Sq : squamodisque ; Sq.v. : squamodisque ventral.

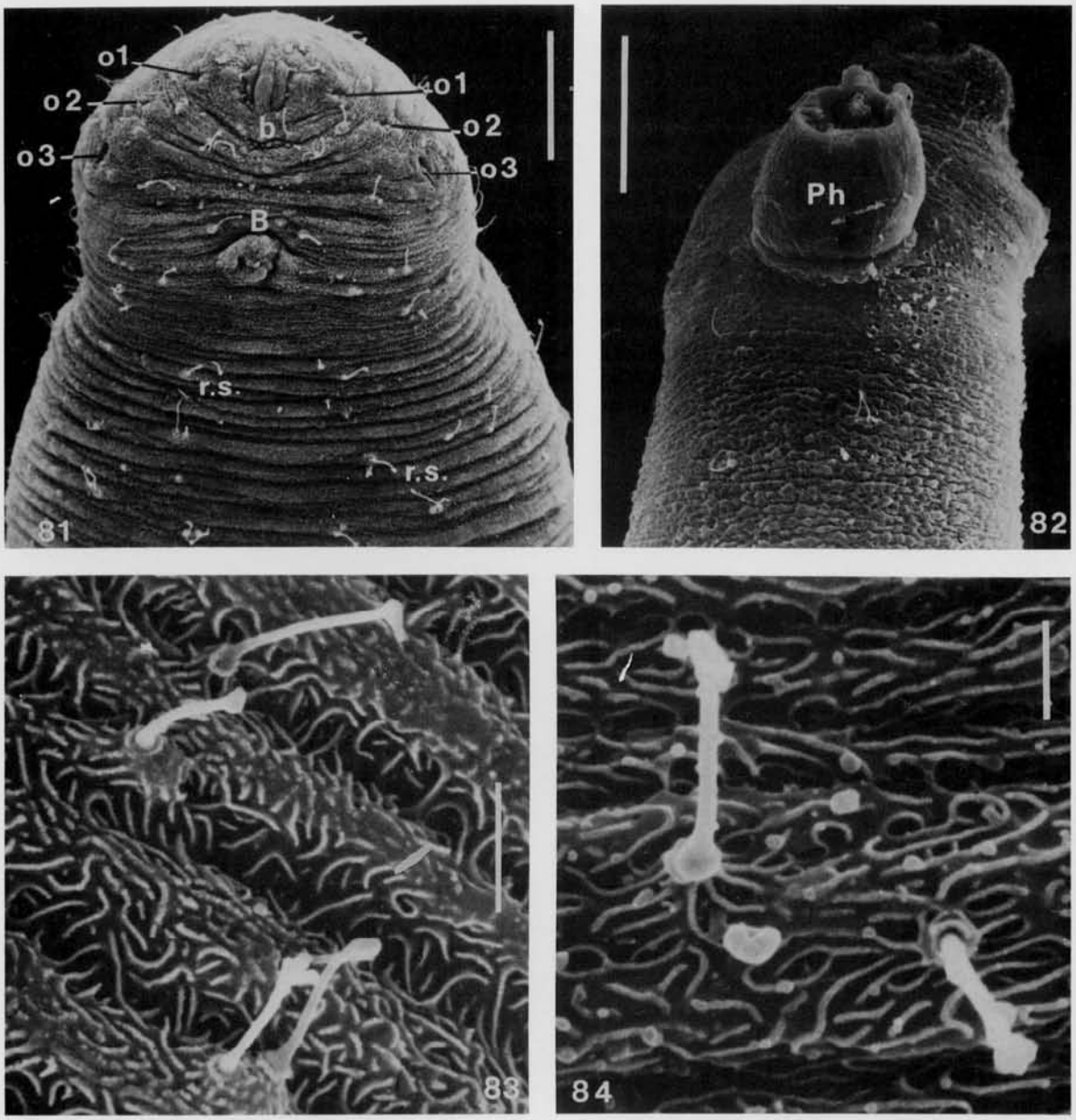


Fig. 81 - *Diplectanum aculeatum* : région antérieure, face ventrale. B : bouche ; b : bourrelets antérieurs ; O1, O2, O3 : orifices des organes céphaliques glandulaires ; r.s. : récepteurs sensoriels ciliés (échelle : 20 µm).

Fig. 82 - *Diplectanum aculeatum* : pharynx évaginé (Ph). Les pores situés sur la droite de la photographie représentent un artefact (échelle : 20 µm).

Fig. 83 - *Diplectanum aculeatum* : détail des récepteurs sensoriels ciliés et des replis superficiels du tégument (échelle : 3 µm).

Fig. 84 - *Diplectanum aculeatum* : détail des récepteurs sensoriels ciliés (inclus à droite et non inclus à gauche) et des replis superficiels du tégument (échelle : 1 µm).

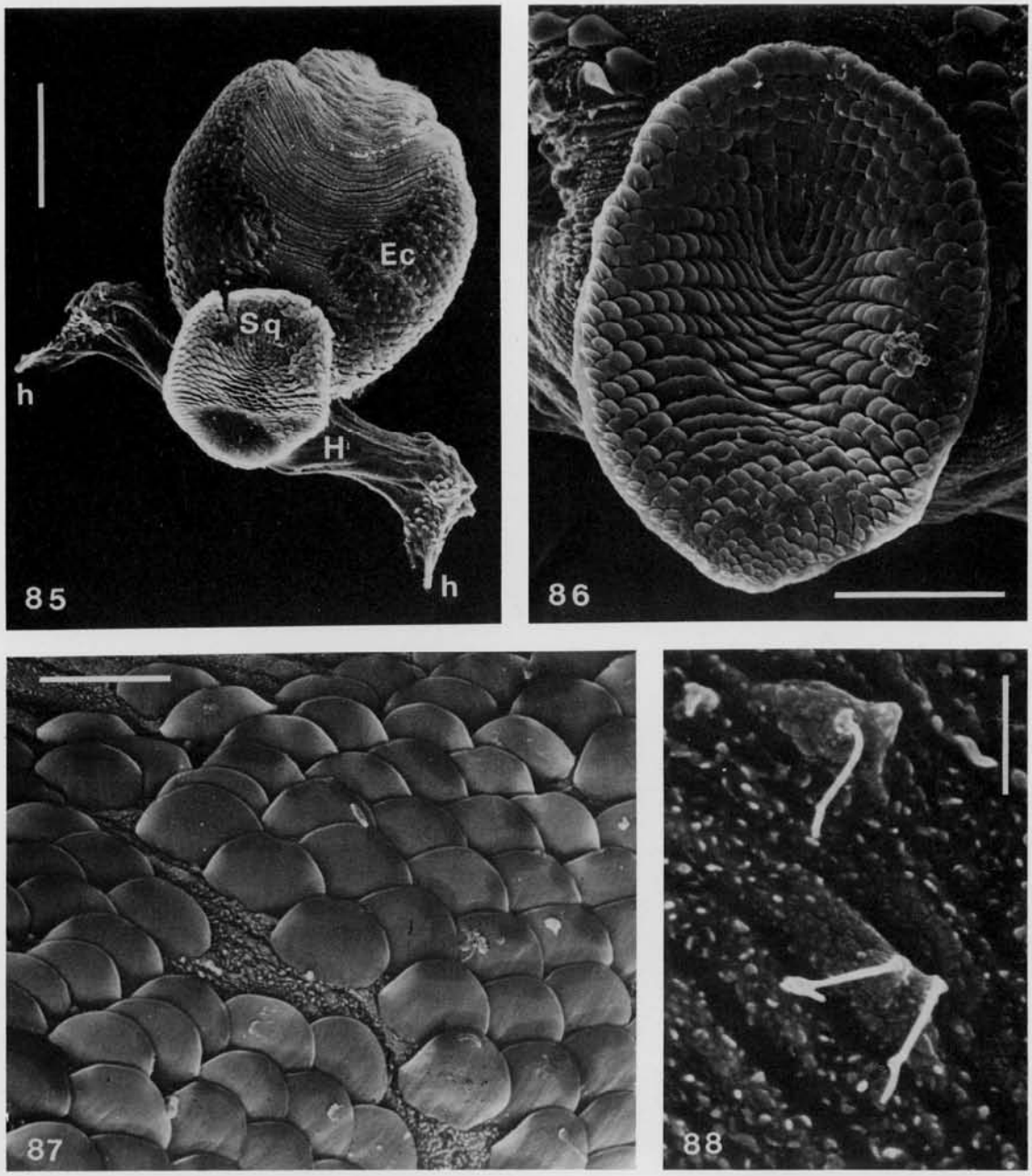


Fig. 85 - *Diplectanum sciaenae* : individu adulte, face ventrale. Ec : écailles tégumentaires ; h : hamulus ; H : hapteur ; Sq : squamodisque (échelle : 50 µm).
Fig. 86 - *Diplectanum sciaenae* : squamodisque (échelle : 30 µm).
Fig. 87 - *Diplectanum sciaenae* : écailles tégumentaires de la région postérieure du corps (échelle : 10 µm).
Fig. 88 - *Diplectanum sciaenae* : récepteurs sensoriels ciliés (échelle : 3 µm).

Les squamodisques (Sq, fig. 85-86) sont identiques à ceux de *Diplectanum aculeatum*; les pièces, toutes semblables, qui les recouvrent ressemblent aux écailles tégumentaires. On retrouve la disposition en U de la rangée antérieure de ces organes (fig. 86).

Les écailles tégumentaires (fig. 87) ressemblent à celles de *Diplectanum aequans*; elles mesurent de 8,5 à 9,5µm de large.

Le tégument est couvert de microvillosités. Les récepteurs sensoriels sont constitués par des "paires" de cils, chacun situé au sommet d'un mamelon (fig. 88), du moins chez les adultes.

3.1.4.- STRUCTURES SUPERFICIELLES CHEZ *CYCLOPLECTANUM BEVERLEYBURTONAE* (fig. 89-98)

L'organisation générale est du même type que chez les espèces du genre *Diplectanum* étudiées, mais le corps est plus trapu. Toutefois, l'angle d'incidence du faisceau contribue à donner une image "raccourcie" de l'animal (fig. 89).

3.1.4.1- **Le hapteur**

Le hapteur est proportionnellement moins large que dans les espèces précédentes (fig. 89-90).

Les squamodisques forment une sorte de coupe profonde bordée par un repli tégumentaire développé (R.t., fig. 90). Les premières rangées d'éléments constituant les squamodisques sont fermées (fig. 91) et dessinent un cercle. Par leur morphologie, ces pièces ressemblent moins aux écailles tégumentaires que celles du genre *Diplectanum*.

3.1.4.2- **Le tégument et les récepteurs sensoriels**

Le tégument ne présente pas de replis. Dans la moitié antérieure du corps il est percé de nombreux pores et montre un aspect spongieux (fig. 92). Dans la moitié postérieure du corps les pores sont plus petits et moins nombreux (fig. 93-94). Les plis transversaux parallèles sont peut-être dus à un phénomène de contraction provoqué par la fixation. Il faut noter cependant une diminution de leur profondeur, de la région postérieure du corps vers la région antérieure (fig. 89), et leur absence dans la région péribuccale (fig. 89 et 95).

Seuls des récepteurs sensoriels ciliés (r.s., fig. 95), disposés symétriquement par rapport à l'axe du corps, ont été mis en évidence. Les cils sensoriels mesurent de 2 à 3,6µm de long et sont situés au sommet de gros mamelons d'où ils émergent par un pore bordé d'un bourrelet (fig. 96). Ils sont plus nombreux au niveau des orifices des organes glandulaires céphaliques (fig. 97) et rares dans la région des écailles. Ces récepteurs sont uniciliés. Chez un individu, les récepteurs sensoriels situés en avant de la bouche sont constitués par deux cils sensoriels identiques (fig. 98).

3.1.4.3- **Les écailles tégumentaires**

La présence d'écailles tégumentaires a été observée sur la moitié postérieure du corps seulement. Elles sont dispersées sans ordre et "non recouvrantes". Leur extrémité distale arrondie (2µm de large environ) émerge d'une sorte de puits creusé dans le tégument (fig. 93 et 94). La plus petite distance séparant deux écailles varie de 1,2 à 3,5µm.

3.1.5.- STRUCTURES SUPERFICIELLES CHEZ *CYCLOPLECTANUM ECHINOPHALLUS* (fig. 99-102)

Le corps est plus élancé que chez *Cycloplectanum beverleyburtonae* (fig. 99). Il n'a pas été possible d'apercevoir les ouvertures génitales qui sont peut-être cachées par des plis profonds situés au milieu du corps (fig. 99).

3.1.5.1- Le hapteur

Le hapteur est relativement étroit comme chez l'espèce précédente.

Les squamodisques forment une coupe profonde (Sq., fig. 100) et les premières rangées "fermées" dessinent un O.

3.1.5.2- Le tégument et les récepteurs sensoriels

Comme chez *Cycloplectanum beverleyburtonae*, le tégument est "lisse" et les écailles tégumentaires sont localisées dans la moitié postérieure du corps (fig. 99); elles sont "non recouvrantes" et chacune d'entre elles est implantée dans une dépression du tégument (Ec., fig. 101).

Les récepteurs sensoriels observés sont tous uniciliés. Les cils de 1 à 4,3µm de long, sont situés au sommet d'un mamelon d'où ils émergent par un pore entouré d'un bourrelet (fig. 102).

3.1.6.- STRUCTURES SUPERFICIELLES CHEZ *FURNESTINIA ECHENEIS* (fig. 103-108)

L'organisation générale de *Furnestinia echeneis* rappelle celle des espèces précédentes, mais en diffère surtout au niveau du hapteur.

Deux orifices ont été observés sur la face ventrale: l'un, sublatéral,correspond à l'ouverture du vagin (Va, fig. 103-104), l'autre, médian, correspond à l'ouverture de l'atrium génital (A.g., fig. 103-104).

3.1.6.1- Le hapteur

Le hapteur (H., fig. 103 et 105-106) possède un seul organe adhésif accessoire hyperdéveloppé, formant une coupe profonde qui a pris une position terminale et se trouve dans le prolongement du corps (Lq, fig. 105). En vue frontale, les lamelles constituant l'armature du lamellodisque apparaissent nettement (fig. 106). Ces lamelles, caractéristiques de la sous-famille des *Lamellodiscinae*, sont homologues des pièces des squamodisques des *Diplectaninae*.

Les hamuli, peu développés et divergents, sont situés de chaque côté sur le bord du lamellodisque (h, fig. 105-106).

3.1.6.2- Le tégument et les récepteurs sensoriels

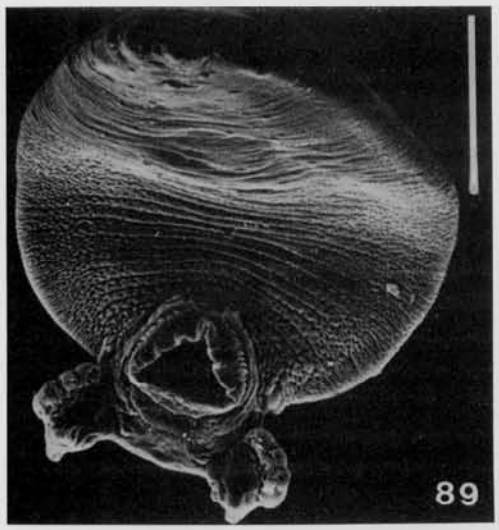
La surface du tégument présente un réseau très dense de petits replis (fig. 107-108). Les sillons transversaux parallèles ont pu être produits par des contractions provoquées par la fixation.

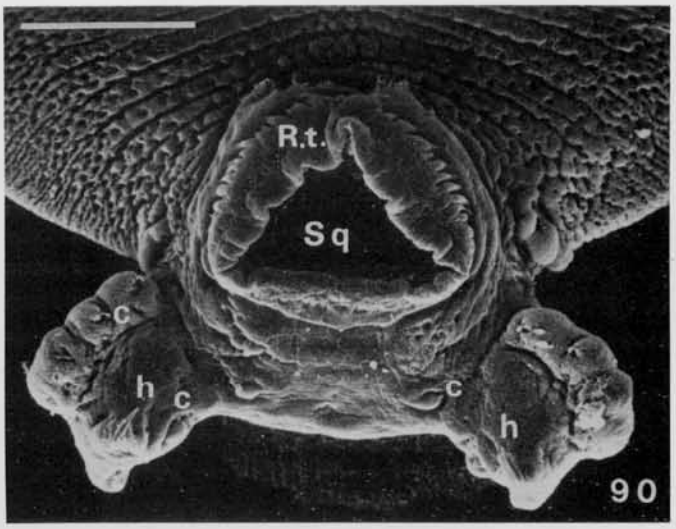
Quelques cils sensoriels seulement ont été mis en évidence. Ils traversent le tégument par un orifice bordé d'un bourrelet (fig. 107, flèche) ou en s'insinuant entre les replis du tégument (fig. 108).

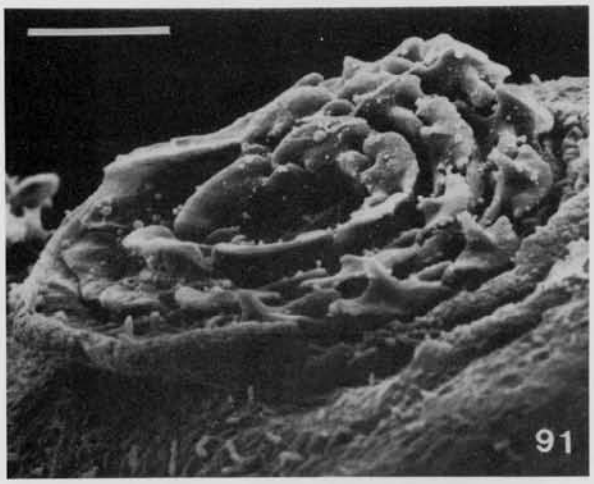
3.1.7.- DISCUSSION

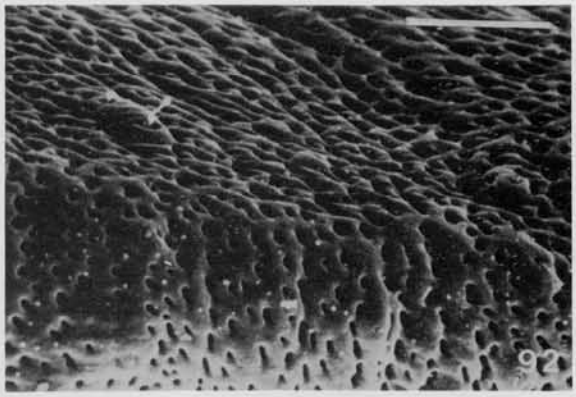
L'utilisation du microscope électronique à balayage nous permet d'apporter des précisions sur l'observation de nombreux détails morphologiques: organes glandulaires céphaliques, bouche, pharynx, atrium génital. La contribution la plus importante concerne les formations tégumentaires, le hapteur avec les organes adhésifs accessoires et surtout les récepteurs sensoriels.

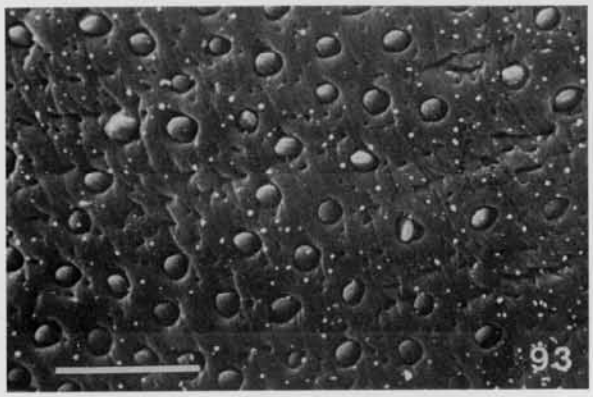
La séparation entre orifice mâle et utérus signalée par SILAN *et al.* (1983) chez *Diplectanum aequans* n'a pas été retrouvée. Chez *Furnestinia echeneis* la face ventrale porte un orifice médian correspondant manifestement à un atrium génital. Il faut contrôler si ce caractère anatomique traduit éventuellement une différence entre la sous-famille des *Diplectaninae* et celle des *Lamellodiscinae*.











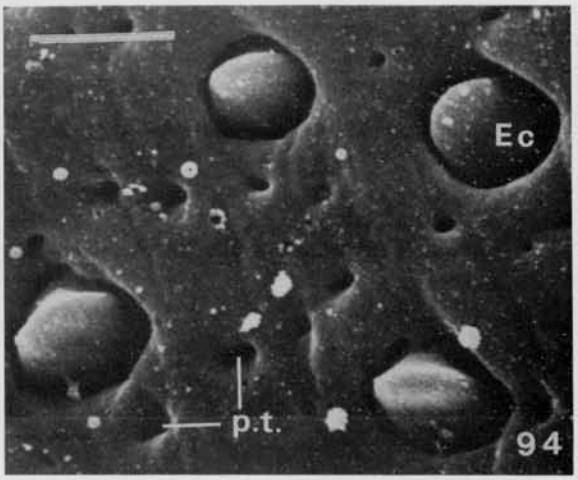


Fig. 89 - *Cycloplectanum beverleyburtonae* : vue ventrale (échelle : 100 µm).

Fig. 90 - *Cycloplectanum beverleyburtonae* : hapteur. c : crochetons marginaux ; h : hamulus ; R.t. : repli tégumentaire ; Sq : squamodisque (échelle : 50 µm).

Fig. 91 - *Cycloplectanum beverleyburtonae* : détail d'un squamodisque avec les premières rangées "fermées" et dessinant un O (échelle : 10 µm).

Fig. 92 - *Cycloplectanum beverleyburtonae* : détail du tégument "spongieux" de la région antérieure (échelle : 10 µm).

Fig. 93 - *Cycloplectanum beverleyburtonae* : écailles tégumentaires "plantées" dans le tégument (échelle : 10 µm).

Fig. 94 - *Cycloplectanum beverleyburtonae* : détail des écailles tégumentaies (Ec). Noter la présence de pores tégumentaires (p.t.) (échelle : 2 µm).

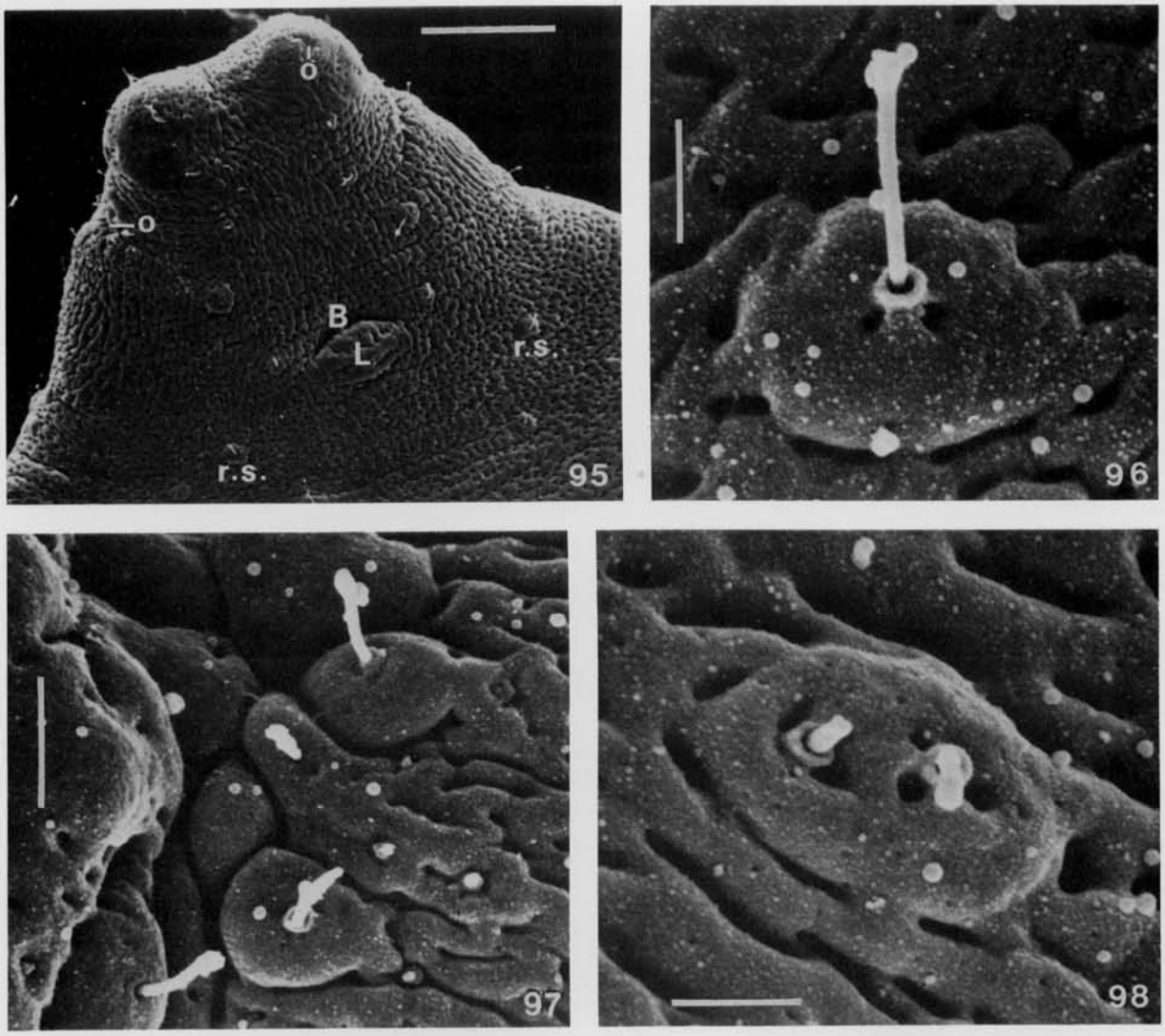
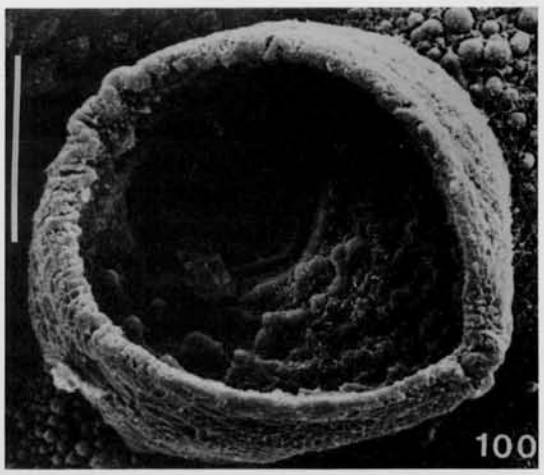
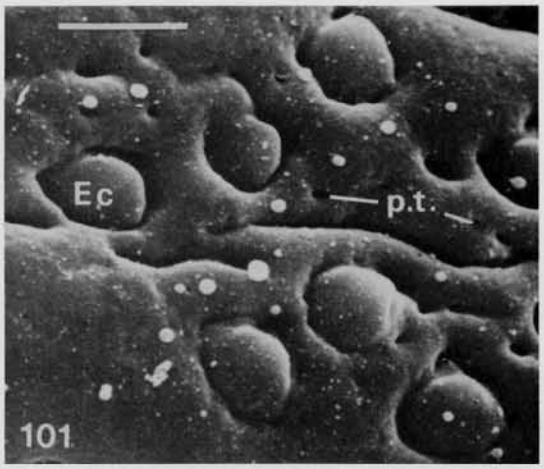


Fig. 95 - *Cycloplectanum beverleyburtonae* : face ventrale de la région antérieure. B : bouche ; L : lèvre postérieure ; o : orifices des organes céphaliques glandulaires ; r.s. : récepteurs sensoriels ciliés (échelle : 25 µm).
Fig. 96 - *Cycloplectanum beverleyburtonae* : détail d'un récepteur sensoriel cilié simple (échelle : 3 µm).
Fig. 97 - *Cycloplectanum beverleyburtonae* : récepteurs sensoriels ciliés au niveau de l'orifice d'un organe céphalique glandulaire (échelle : 2 µm).
Fig. 98 - *Cycloplectanum beverleyburtonae* : récepteur sensoriel avec une "paire" de cils (échelle : 2 µm).





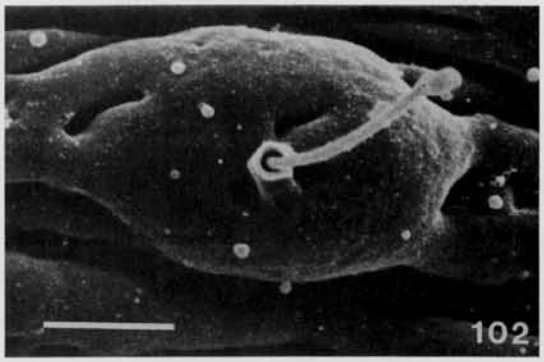


Fig. 99 - *Cycloplectanum echinophallus* : vue ventrale. c : crochetons marginaux ; h : hamulus ; H : hapteur ; L : lèvre postérieure ; R.t. repli tégumentaire ; Sq. d. : squamodique dorsal ; Sq.v. : squamodisque ventral (échelle : 50 µm).

Fig. 100 - *Cycloplectanum echinophallus* : détail d'un squamodisque avec les premières rangées "fermées" dessinant un O (échelle : 20 µm).

Fig. 101 - *Cycloplectanum echinophallus* : détail des écailles tégumentaires (Ec). Noter la présence de pores tégumentaires (p.t.) (échelle : 25 µm).

Fig. 102 - *Cycloplectanum echinophallus* : détail d'un récepteur sensoriel cilié simple (échelle : 25 µm).

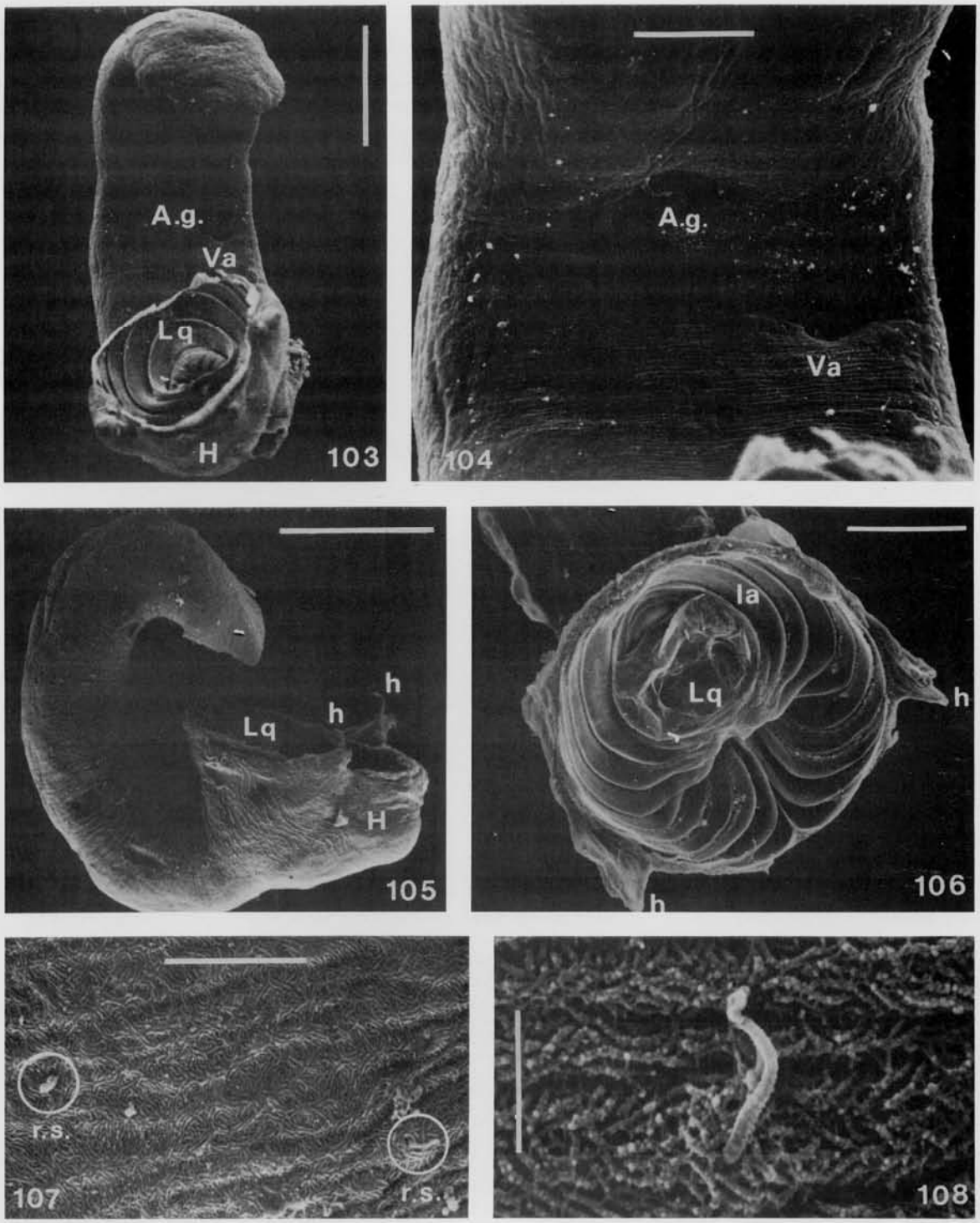


Fig. 103 - *Furnestinia echeneis* : individu vu par la face ventrale. A.g. : atrium génital : H : hapteur ; Lq : lamellodisque ; Va : vagin (échelle : 100 µm).

Fig. 104 - *Furnestinia echeneis* : face ventrale avec les ouvertures de l'atrium génital (A.g.) et du vagin (Va) (échelle : 30 µm).

Fig. 105 - *Furnestinia echeneis* : individu vu de profil. h : hamulus ; H : hapteur ; Lq : lamellodisque (échelle : 100 µm).

Fig. 106 - *Furnestinia echeneis* : détail du lamellodisque. h : hamulus ; la : lamelle ; Lq : lamellodisque (échelle : 50 µm).

Fig. 107 - *Furnestinia echeneis* : tégument avec replis tégumentaires et récepteurs sensoriels ciliés (r.s.) (échelle : 8 µm).

Fig. 108 - *Furnestinia echeneis* : détail du tégument et d'un récepteur sensoriel cilié (échelle : 2 µm).

3.1.7.1- La surface du tégument

Dans une mise au point basée sur les études en microscopie électronique à transmission, LYONS (1973b) mentionne l'absence de microvillosités chez *Rajonchocotyle emarginata* (Olsson, 1876) et leur présence chez quelques Monogènes *Monopisthocotylea*: *Acanthocotyle elegans* Monticelli, 1890, *Amphibdella flavolineata* Mac Callum, 1916, *Dictyocotyle coeliaca* Nybelin, 1941, *Entobdella soleae* (Van Beneden et Hesse, 1863), *Gyrodactylus* sp., *Udonella caligorum* Johnston, 1835 et *Polyopisthocotylea*: *Diclidophora merlangi* (Kuhn in Nordmann, *1832)*, *Plectanocotyle gurnardi* (Van Beneden et Hesse 1863). SHAW (1980) signale également la présence de microvillosités chez *Diplectanum aequans*.

La présence de microvillosités a été confirmée au microscope électronique chez *Diclidophora merlangi* (Kuhn in Nordmann, 1832) par HALTON (1979) et chez *Microcotyle labracis* Van Beneden et Hesse, 1863 par OLIVER (1981). Nous les avons également observées chez *Diplectanum sciaenae*; chez *Diplectanum aequans* nous avons seulement noté la présence de papilles à la surface des mamelons portant les écailles tégumentaires et des cils sensoriels. Par contre nous démontrons leur absence chez *Diplectanum aculeatum* et *Furnestinia echeneis*, chez qui on observe un réseau très dense de petits replis tégumentaires, ainsi que chez *Cycloplectanum beverleyburtonae* et *Cycloplectanum echinophallus* dont le tégument est lisse.

Sur une coupe perpendiculaire à la surface du tégument, un repli tégumentaire est susceptible de donner l'image d'une microvillosité vue en coupe longitudinale. L'observation de microvillosités au microscope électronique à transmission mériterait d'être contrôlée au microscope électronique à balayage.

Les différences morphologiques de la surface tégumentaire dans la famille des *Diplectanidae* laissent supposer l'existence d'une variabilité dont il conviendrait de vérifier au microscope électronique à transmission si elle se répercute au niveau des ultrastructures. Ces différences paraissent correspondre à des coupures taxinomiques (génériques).

3.1.7.2- Les formations tégumentaires

Les formations tégumentaires comprennent des écailles typiques et des éléments moins différenciés. Alors qu'elles sont répandues chez les Trématodes, les écailles tégumentaires sont peu fréquentes chez les Monogènes. Les *Diplectanidae* représentent l'une des rares familles qui en possèdent.

Dans le genre *Diplectanum* la disposition des écailles tégumentaires permet au courant d'eau branchial de glisser sans résistance sur le corps de ces parasites, fixés sur le filament branchial par le hapteur postérieur. La présence d'écailles juxtaposées et recouvrantes chez les jeunes *Diplectanum aequans*, alors qu'elles sont dispersées chez les adultes, indique qu'elles sont caduques. Il semble en être de même chez *Diplectanum aculeatum* et *Diplectanum sciaenae*.

SHAW (1980) confirme, à l'aide du microscope électronique à transmission, que les écailles de *Diplectanum aequans* sont des formations tégumentaires recouvertes par la membrane épidermique externe et que les formations tégumentaires recouvrant la partie antérieure du corps sont de même nature que les écailles et sont donc des formations homologues. Le travail de cet auteur démontre que les formations tégumentaires de *Diplectanum aequans* sont constituées par une densification de la région superficielle de l'épiderme située immédiatement au-dessous de la membrane épidermique. Il en est vraisemblablement de même chez les autres espèces du genre *Diplectanum* possédant des écailles tégumentaires morphologiquement identiques. Ces formations tégumentaires diffèrent des écailles des Trématodes qui constituent des éléments indépendants traversant toute l'épaisseur de l'épiderme et atteignant la membrane basale (KØIE, 1971-1973).

Ces observations complètent celles de SHAW (1980). Elles conduisent à retenir l'hypothèse émise précédemment (OLIVER, 1976) d'après laquelle les écailles tégumentaires typiques n'apparaissent pas dans la région antérieure du corps de *Diplectanum aequans*, et à rejeter l'hypothèse d'une chute précoce des écailles antérieures. On peut supposer que le même phénomène se produit chez d'autres espèces de *Diplectanidae* munies d'écailles, au moins dans le genre *Diplectanum*. Chez les espèces de ce genre on constate, au microscope photonique, que le "damier" dessiné par les formations tégumentaires est plus grand et plus régulier dans la région postérieure du corps que dans la région antérieure où il est moins souvent visible.

Les écailles tégumentaires varient avec les espèces étudiées.

Furnestinia echeneis est entièrement dépourvu d'écailles tégumentaires.

Diplectanum aculeatum possède seulement des écailles typiques dans la partie postérieure du corps. *Diplectanum sciaenae* porte des écailles tégumentaires jusqu'au niveau du pharynx, mais elles couvrent seulement les côtés du corps. Une chute partielle des écailles est peut-être responsable de ces répartitions.

Cette étude nous a permis de découvrir chez le genre *Cycloplectanum* des écailles "non recouvrantes" et implantées dans le tégument, type encore inconnu chez les Monogènes. Ce caractère devra être étudié chez l'ensemble des genres *Cycloplectanum* et *Diplectanum* qu'il peut contribuer à différencier. D'après la photographie publiée par BEVERLEY-BURTON et SURIANO (1981, fig. 1), *Diplectanum hongkongense*, qui possède un cirre avec un bulbe sclérifié et divisé en quatre loges, est recouvert d'écailles tégumentaires semblables à celles que nous avons observées chez les espèces du genre *Diplectanum* étudiées et celles que ROUBAL (1986) a mises en évidence chez le genre *Lamellodiscus*. Les écailles "non recouvrantes" rappellent celles des Trématodes. Une étude au microscope électronique à transmission permettra vraisemblablement de préciser leur structure exacte.

Il semble possible d'attribuer à la présence ou l'absence et à l'implantation des écailles tégumentaires une signification taxinomique utilisable au niveau générique.

Nous examinerons le rôle des écailles tégumentaires dans le chapitre sur la fixation.

3.1.7.3- **Le hapteur**

Le microscope électronique à balayage permet de confirmer la différence de structure morphologique, nettement observée en microscopie photonique (OLIVER, 1968 et 1980), existant entre le genre *Diplectanum* (squamodisques avec les premières rangées de sclérites "ouvertes" et dessinant un U) et le genre *Cycloplectanum* (squamodisques avec les premières rangées de pièces "fermées" et dessinant un O). La différence morphologique existant entre les pièces des squamodisques de ces deux genres est également confirmée.

Dans le genre *Diplectanum*, la ressemblance morphologique des pièces des squamodisques (ou de certaines d'entre elles) avec les écailles tégumentaires, ainsi que leur nature épidermique démontrée par SHAW (1981), confortent l'hypothèse émise par BYCHOWSKY (1957: 356-357). Cet auteur considère que les pièces des organes adhésifs accessoires sont d'origine tégumentaire et qu'il est possible de les faire dériver des écailles tégumentaires que possèdent certains *Dactylogyridea* comme les *Ancyrocephalidae* Bychowsky et Nagibina, 1978 et qui sont largement répandues chez les *Diplectanidae*.

3.1.7.4- **Les récepteurs sensoriels**

Dans l'étude des ultrastructures de *Diplectanum aequans*, SHAW (1980 et 1981) n'a pas observé de récepteurs sensoriels, ni sur leur corps, ni sur le hapteur de cette espèce.

LYONS (1972 et 1973b) reconnaît, chez les Monogènes, des récepteurs simples uniciliés, des récepteurs complexes uniciliés, des récepteurs complexes multiciliés (possédant plus de deux cils), des récepteurs en dôme ou en bouton. Par analogie et par comparaison avec ce que l'on connaît chez d'autres Invertébrés, cet auteur considère que les récepteurs simples seraient mécano-récepteurs (tangorécepteurs ou rhéorécepteurs), bien qu'une fonction chémoréceptrice ne soit peut-être pas à exclure, et que les récepteurs complexes seraient chémorécepteurs.

Tous les récepteurs sensoriels observés au microscope électronique à balayage chez les espèces de *Diplectanidae* étudiées sont des récepteurs ciliés. Certains récepteurs sont constitués par un cil isolé, d'autres par une "paire" de cils, d'autres encore par un groupe de cils. En l'absence d'étude en microscopie électronique à transmission, il est prématuré d'attribuer un rôle physiologique à ces divers types de récepteurs sensoriels.

Au niveau des organes glandulaires céphaliques, les cils traversent le tégument par un pore. On peut les rattacher au type "inclus" décrit par EHLERS et EHLERS (1977) et REUTER (1975) chez les Turbellariés. Ces ensembles de récepteurs pourraient correspondre aux "récepteurs groupés", découverts par LYONS (1972) près des orifices des canaux glandulaires de la région céphalique de l'oncomiracidium d'*Entobdella soleae* (Van Beneden et Hesse, 1863). Dans le cas des "paires", l'un des cils correspondrait également au type "inclus", l'autre au type "non inclus" décrit chez les Turbellariés par EHLERS et EHLERS (1977) et REUTER (1975).

On retrouve donc dans le groupe des récepteurs simples uniciliés, habituellement considéré comme homogène, la dualité déjà observée par LO *et al.* (1975) chez la cercaire du Trématode *Podocotyle lepomis* (Dobrowsky, 1939). Les deux types de récepteurs, morphologiquement distincts, pourraient éventuellement correspondre à une différence fonctionnelle, l'un des types étant des tangorécepteurs, l'autre des rhéorécepteurs.

Chez *Diplectanum aequans*, la comparaison entre les individus jeunes et âgés étudiés permet d'observer que les cils sensoriels "inclus", que l'on rencontre chez les premiers, font place à des "paires", chez les seconds, par suite de l'apparition d'un cil "non inclus" dont on peut noter généralement la taille plus réduite (fig. 71). Il en est probablement de même chez *Diplectanum aculeatum*. L'apparition du deuxième cil semble avoir lieu de l'avant vers l'arrière, mais cet ordre n'est pas strict: une paire peut exister à un niveau donné alors que le niveau antérieur porte encore un cil isolé; l'apparition du deuxième cil peut être unilatérale.

3.1.8.- CONCLUSION

Grâce au microscope électronique à balayage, l'examen détaillé des structures superficielles de quelques espèces de *Diplectanidae* appartenant aux genres *Diplectanum, Cycloplectanum* et *Furnestinia* nous a permis de découvrir des formations qui n'avaient pas encore été décrites (replis tégumentaires, récepteurs sensoriels, écailles "non recouvrantes"). Certaines structures superficielles correspondent à des coupures taxinomiques et permettent de conforter la différenciation des genres *Diplectanum* Diesing, 1858 et *Cycloplectanum* Oliver, 1968.

En plus d'une meilleure connaissance des espèces, le microscope électronique à balayage est susceptible de constituer un auxiliaire pour les Systématiciens.

3.2.- ASPECTS DE LA REPRODUCTION CHEZ LES *DIPLECTANIDAE*

Les Monogènes sont des Plathelminthes hermaphrodites protandres. Dans leur modalité de reproduction, certains utilisent des spermatophores. Ils sont en majorité ovipares, toutefois certains *Polystomatidae* sont ovovivipares et les *Gyrodactylidae* sont considérés comme étant vivipares.

3.2.1.- PROTANDRIE ET COPULATION CHEZ LES *DIPLECTANIDAE*

LLEWELLYN (1963) rappelle que la protandrie est la règle générale chez les Monogènes dont le développement larvaire a été étudié (LLEWELLYN, 1959 et 1960; KEARN, 1963b). KTARI (1971: 269) considère que "le décalage entre le moment de l'apparition du système génital mâle et du système génitale femelle est la règle presque générale". FINLAYSSON (1982) démontre que l'alternance des phases mâles et femelles chez *Kuhnia scombri*(Kuhn, 1829) signalée par SPROSTON (1945) est une erreur d'interprétation et que cette espèce est également protandrique.

3.2.1.1- Observations chez les *Diplectanidae*

Chez les *Diplectanidae*, la protandrie a été signalée chez *Diplectanum aequans* par PALING (1966a) et chez *Diplectanum aculeatum* par OLIVER (1970).

Quelques *Diplectanum aculeatum*, mesurant de 458 à 611µm de long sur 105 à 163µm de large, possèdent un énorme testicule compact de 105 à 169µm de long sur 83 à 95µm de large, remplissant presque complètement la partie postérieure du corps (fig. 109). La présence de spermatozoïdes dans le canal déférent et la vésicule séminale atteste que cet organe est déjà fonctionnel. L'ovaire, en cours de développement, est constitué par un petit amas de cellules situé juste en avant du testicule. Le réceptacle séminal de l'un de ces individus, rempli de spermatozoïdes, indique que l'accouplement avait déjà eu lieu.

Chez un *Diplectanum dollfusi* de 630µm de long sur 163µm de large, le testicule mesure de 138 à 129µm et chez un *Diplectanum bocqueti* de 720µm de long sur 163µm de large, le testicule mesure de 114 à 144µm. Dans les deux cas le testicule est très lobé et l'ovaire est réduit à un petit amas de cellules en position inter-caecale comme dans le cas signalé ci-dessus chez *Diplectanum aculeatum*.

Chez la plupart des espèces du genre *Diplectanum* que nous avons étudiées les individus de grande taille présentent un ovaire bien développé et un testicule réduit, à contour frippé, ou même invisible (résorbé) (fig. 110). Chez *Diplectanum aequans* cette situation peut s'observer à partir d'une taille de 900µm. Cependant, même lorsque le testicule ne peut pas être mis en évidence, on note la présence de spermatozoïdes dans le canal déférent et la vésicule séminale.

La fécondation des jeunes individus au "stade mâle" laisse supposer que les spermatozoïdes introduits dans leur réceptacle séminal vont attendre le développement complet de l'ovaire et de l'appareil génital femelle pour féconder les ovules mûrs. SILAN *et al.* (1983) ont démontré expérimentalement que l'ovaire se développe même en l'absence de fécondation préalable. Les individus âgés, au "stade femelle", chez lesquels le testicule n'est plus visible, conservent sans doute le pouvoir de féconder un partenaire grâce aux spermatozoïdes accumulés dans le canal déférent et la vésicule séminale. SILAN (1984: 101-103) a suivi chez *Diplectanum aequans* l'ensemble des processus de l'accouplement qui avaient été partiellement notés par PALING (1966b) et OLIVER (1970) et que ROUBAL (1986) a observé chez *Lamellodiscus squamosus*.

Sur les branchies des hôtes nous avons souvent rencontré les *Diplectanidae*, en particulier les *Diplectanum aequans* adultes, rassemblés par deux ou trois, parfois quatre individus. Ce comportement est certainement en rapport avec l'accouplement.

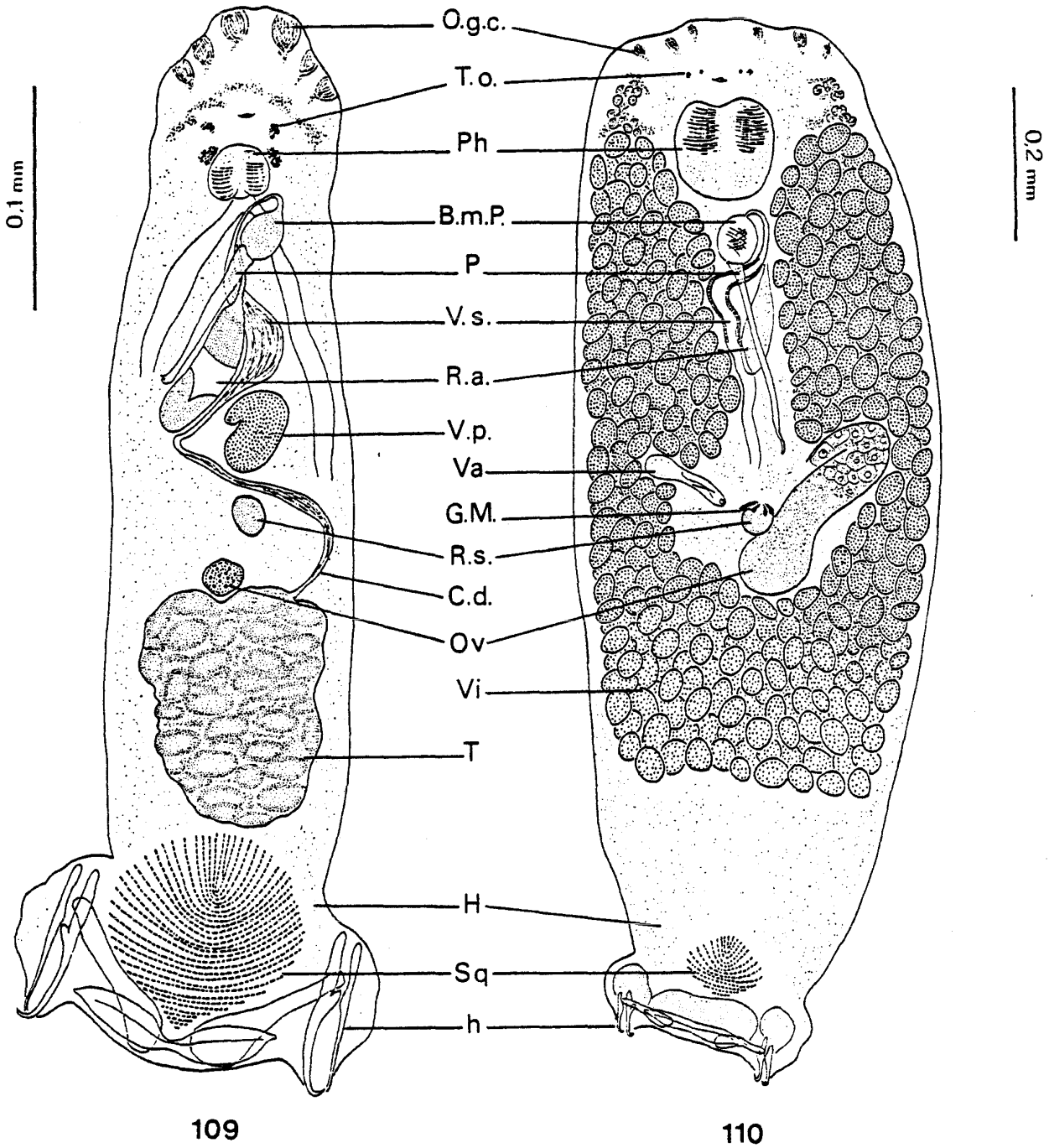


Fig. 109 - Protandrie chez *Diplectanum aculeatum* : jeune individu en fin de "stade mâle".
Fig. 110 - Protandrie chez *Diplectanum aequans* : individu âgé au "stade femelle".
B.m.P. : bulbe musculaire du pénis. h : hamuli ; H : hapteur ; O.g.c. : organes glandulaires céphaliques ; Ov : ovaire ; P : pénis ; Ph : pharynx ; R.a. : réservoir "prostatique" antérieur ; R.s. : réceptacle séminal ; Sq : squamodisque ; T.o. : taches oculaires ; T : testicule ; Vi : vitellogènes ; V.p. : vésicule postérieure ; V.s. : vésicule séminale.

3.2.1.2- Discussion

On peut considérer que le cycle sexuel des *Diplectanidae*, identique pour l'ensemble des espèces, présente trois phases: une"phase mâle", une "phase hermaphrodite" et une "phase femelle".

PALING (1966a) suppose que l'autofécondation est possible mais peu probable chez *Diplectanum aequans*. KEARN (1970) a la même opinion pour *Entobdella soleae* (Van Beneden et Hesse, 1863). SILAN *et al.* (1983) décrivent l'accouplement (unilatéral ou bilatéral) chez *Diplectanum aequans* avec pénétration du pénis. Ayant découvert une séparation entre l'orifice mâle et l'ouverture de l'utérus, ces auteurs excluent l'auto-fécondation chez cette espèce et considèrent que la fécondation croisée est obligatoire. Cette opinion est renforcée par le fait que les individus isolés restent inféconds (SILAN *et al.*, 1983). LEBEDEV (1979) propose d'appeler "adaptation androgyne" les cas où il y a une adaptation réciproque parfaite des appareils génitaux mâle et femelle qui atteignent leur plus haute expression chez *Telegamatrix pellonae*. Cet auteur considère que de telles adaptations ne peuvent apparaître que dans les groupes où la fécondation croisée prédomine habituellement. Cet argument conforte à son tour la thèse de l'existence de la fécondation croisée chez les *Diplectanidae* qui doit être admise comme étant démontrée.

3.2.2.- PRODUCTION DE PSEUDOSPERMATOPHORES CHEZ LES *DIPLECTANIDAE*

Dans la classe des Monogènes la production de spermatophores a été décrite par WILDE (1937, cité par BYCHOWSKY, 1957: 83) chez *Neodactylogyrus macracanthus* (Wagener, 1909), par LLEWELLYN et EUZET (1964) chez *Entobdella diadema* Monticelli, 1901, par MACDONALD et LLEWELLYN (1980) chez *Acanthocolyte lobianchi* (Monticelli, 1888), par SILAN (1984: 105) chez *Haliotrema* sp.

Chez les *Diplectanidae*, des spermatophores ont été signalés chez *Diplectanum aequans* par PALING (1966a), chez *Diplectanum aculeatum* par OLIVER (1970) et chez *Pseudolamellodiscus jelloi* par RAKOTOFIRINGA et MAILLARD (1979). N'ayant pas trouvé de spermatozoïdes à l'intérieur de ces formations, produites par *Diplectanum aequans*, SILAN *et al.* (1983) considèrent qu'il ne s'agit pas de véritables spermatophores et les désignent sous le nom de pseudospermatophores.

3.2.2.1- Description des pseudospermatophores des *Diplectanidae*

Dans cette famille nous avons retrouvé la production de pseudospermatophores chez *Diplectanum aequans* (fig. 111, A-D) et nous l'avons découverte chez *Diplectanum aculeatum* (fig. 111-E), *Diplectanum chabaudi* (fig. 111-F) et *Diplectanum sciaenae*.

PALING (1966a) signale qu'après l'accouplement le vagin de *Diplectanum aequans* est très dilaté et contient une substance granuleuse. L'observation d'un individu répondant à cette description nous avait conduit à la même interprétation (OLIVER, 1970); en fait il s'agit d'un pseudospermatophore ayant pénétré dans le vagin (fig. 111-D).

Les pseudospermatophores des espèces étudiées sont constitués par une capsule subsphérique mesurant 85µm sur 65µm chez *Diplectanum aequans*, 50-55µm chez *Diplectanum sciaenae*, 45µm chez *Diplectanum chabaudi* et environ 30µm chez *Diplectanum aculeatum*. Chez cette dernière espèce, l'aspect frippé est dû à la fixation et à la déshydratation effectuées au cours de la préparation (fig. 111-E). Cette capsule est prolongée par un tube à peu près rectiligne et mesurant de 70 à 80µm de long chez *Diplectanum aequans*, arqué chez *Diplectanum chabaudi*, *Diplectanum sciaenae* et *Diplectanum aculeatum* chez lequel il mesure 20µm de long environ. La forme du pseudospermatophore de *Diplectanum chabaudi* (fig. 111-F) rappelle beaucoup celle de la vésicule postérieure.

La présence de deux pseudospermatophores chez un *Diplectanum aequans* provenant du Golfe de Gascogne traduit la possibilité d'accouplements multiples. Il n'a pas été possible de déterminer la position exacte du deuxième spermatophore. Dans un tel cas SILAN *et al.* (1983) les ont trouvés ensemble dans le vagin.

Le spermatophore de *Pseudolamellodiscus jelloi* décrit par RAKOTOFIRINGA et MAILLARD (1979) est

divisé en deux chambres: une distale granuleuse et une proximale contenant une substance pelotonnée. Nous avons observé une formation identique chez quelques uns des spécimens utilisés par EUZET et RAZARIHELISOA (1959) pour décrire *Pseudolamellodiscus nossibei*. Chez ces deux espèces il pourrait s'agir de véritables spermatophores. La chambre proximale contiendrait des spermatozoïdes rassemblés en peloton dont l'expulsion pourrait être assurée par la dilatation du contenu de la chambre distale.

3.2.2.2- **Formation et origine des pseudospermatophores des *Diplectanidae***

SILAN *et al.* (1983) précisent que les pseudospermatophores de *Diplectanum aequans* sont formés après que le pénis ait été retiré du vagin et que la vésicule postérieure intervient dans la formation de leur enveloppe. Ce dernier point pourrait, peut-être, expliquer que la forme du pseudospermatophore de *Diplectanum chabaudi* rappelle la morphologie de la vésicule postérieure dans le cas où celle-ci servirait de "moule".

Les "glandes du spermatophore" découvertes par PALING (1966a) éparpillées au milieu des vitellogènes, envoient leur sécrétion jusqu'au réservoir antérieur, appelé souvent "réservoir prostatique", par un réseau de canaux particulièrement bien visible chez *Diplectanum bauchotae*. Quelques cellules glandulaires prostatiques sont situées à la base du réservoir antérieur (fig. 18). Ce réservoir est divisé en trois parties: une chambre antérieure, un disque médian, une chambre postérieure. La différence de coloration du contenu des chambres antérieure et postérieure indique une différence biochimique du produit qu'elles contiennent (fig. 112). Les glandes du spermatophore et les cellules glandulaires prostatiques produisent probablement chacune l'un des types de substance.

Sur une demi-douzaine de *Diplectanum aequans*, observés en montage *ex temporane*, la sécrétion contenue dans la chambre distale du réservoir antérieur "s'écoule" à l'intérieur du bulbe musculaire du pénis (fig. 112, B-E). Cette sécrétion, visqueuse sur le vivant, ne se mélange pas avec le contenu du bulbe musculaire du pénis, ni avec les spermatozoïdes lorsqu'ils arrivent en même temps (fig. 112-E). Nous avons observé l'exsudation de cette substance à l'extrémité du pénis de *Diplectanum sciaenae* et de *Diplectanum aculeatum* (fig. 113) et sa prise en une masse ovoïde chez cette dernière espèce (fig. 114).

Comme PALING (1966a), nous avons noté la diminution de la quantité de sécrétion de la chambre distale et du disque médian après la copulation chez *Diplectanum aequans* (fig. 112-F). Cet aspect apparaît nettement chez deux individus venant de s'accoupler (fig. 111-A). Un autre individu ayant été fécondé, puisqu'il porte un pseudospermatophore, n'est probablement pas intervenu activement dans l'accouplement car son "réservoir prostatique" est visible avec ses trois chambres distinctes (fig. 111-B). La disparition d'une grande partie du disque médian indiquerait que son rôle ne se limite pas à celui de simple piston que lui attribuent SILAN *et al.* (1983). Cette élimination plus ou moins complète (peut-être sous l'action d'enzymes) après l'évacuation de la substance de la chambre antérieure permettrait au contenu de la chambre postérieure de s'écouler à son tour.

Chez *Diplectanum aequans* (fig. 111-D) et *Diplectanum chabaudi* (fig. 111-F) le pseudospermatophore finit par être entièrement "absorbé" par le vagin comme le signale KEARN (1970) pour le spermatophore d'*Entobdella soleae* (Van Beneden et Hesse, 1863).

Le mode de production des spermatophores du genre *Pseudolamellodiscus* reste inconnu.

3.2.2.3- **Rôle des pseudospermatophores des *Diplectanidae***

La production de pseudospermatophores, et éventuellement de spermatophores, chez les *Diplectanidae* est actuellement connue exclusivement dans la sous-famille des *Diplectaninae*. L'absence de vésicule postérieure chez les *Lamellodiscinae* pourrait expliquer que les espèces de cette sous-famille ne produisent pas de pseudospermatophores. Aucune observation, concernant ce problème, n'a été publiée sur les *Rhabdosynochinae* et les *Murraytrematoidinae*.

Pour SILAN *et al.* le pseudospermatophore de *Diplectanum aequans* servirait d'obturateur pour empêcher les spermatozoïdes de refluer hors du vagin après le retrait du pénis. Ces formations sont trop complexes et leur pénétration dans le vagin trop complète pour que cette explication soit entièrement satisfaisante.

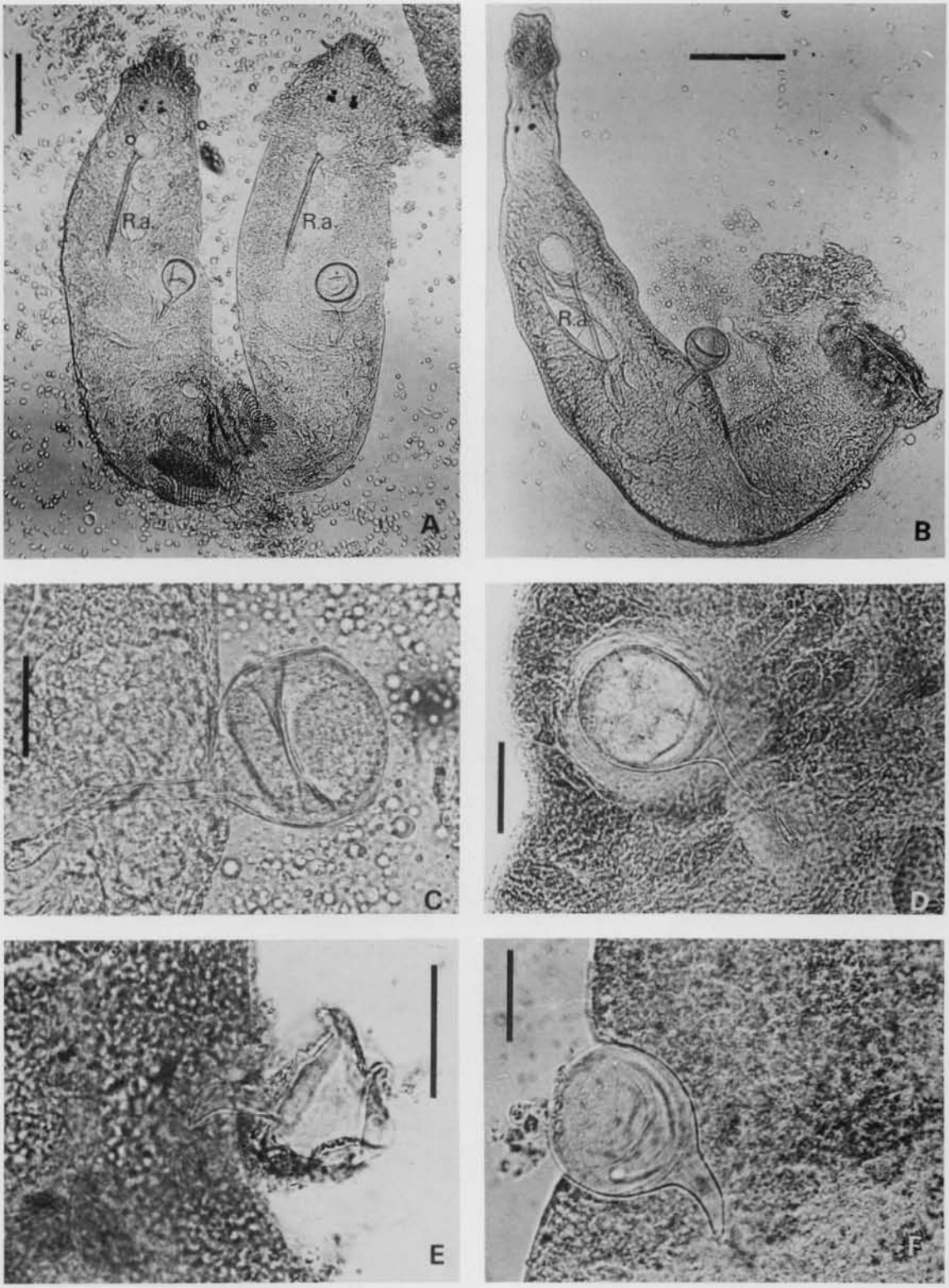


Fig. 111 - Pseudospermatophores de *Diplectaninae*. - A : Deux individus de l'espèce *Diplectanum aequans* venant de se féconder portant chacun un pseudospermatophore fixé dans le vagin. Noter que le réservoir "prostatique" antérieur (R.a.) est peu visible et que le disque médian a disparu. - B : *Diplectanum aequans* fécondé avec un pseudospermatophore fixé dans le vagin. Noter le réservoir "prostatique" antérieur (R.a.) avec le disque médian bien visible. - C : Pseudospermatophore de *Diplectanum aequans* fixé dans le vagin. - D : Pseudospermatophore de *Diplectanum aequans* ayant pénétré dans le vagin. - E : Pseudospermatophore de *Diplectanum aculeatum* (préparation *ex temporane*). - F : Pseudospermatophore de *Diplectanum chabaudi* engagé dans le vagin (échelles : A - B : 200 µm; C - D 50 µm ; E - F : 25 µm).

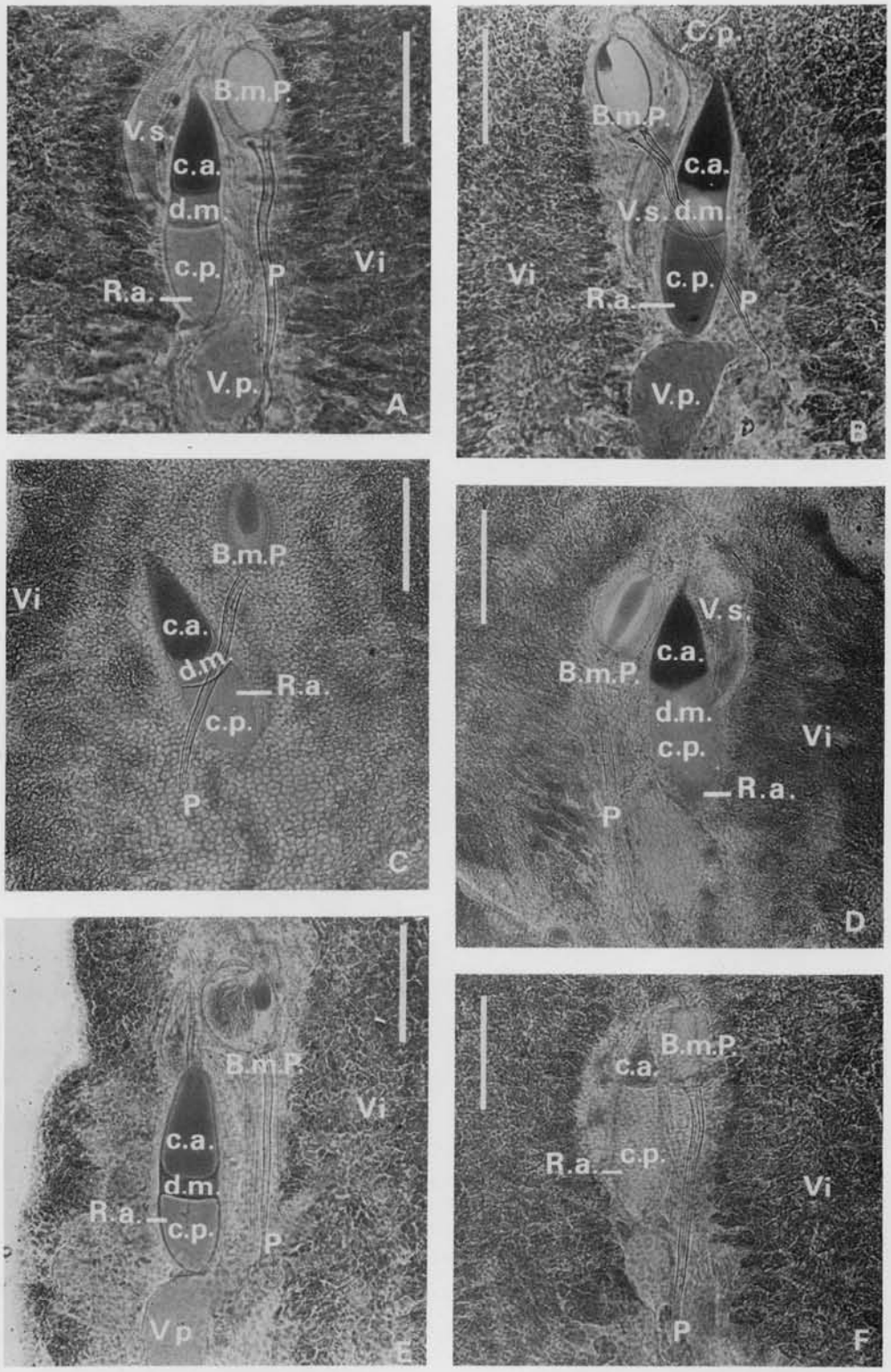


Fig. 112 - Formation d'un pseudospermatophore chez *Diplectanum aequans*. - A : complexe copulateur prêt à fonctionner. - B - E : écoulement des sécrétions "prostatiques" dans le bulbe musculaire. - F : disparition du disque médian du réservoir "prostatique" antérieur après la copulation (échelle : 100 µm).
B.m.P. : bulbe musculaire du pénis ; c.a. : chambre antérieure ; C.p. : canal prostatique ; c.p. : chambre postérieure ; d.m. : disque médian ; P : pénis ; R.a. : réservoir "prostatique" antérieur ; V.p. : vésicule postérieure ; V.s. : vésicule séminale ; Vi : vitellogènes.

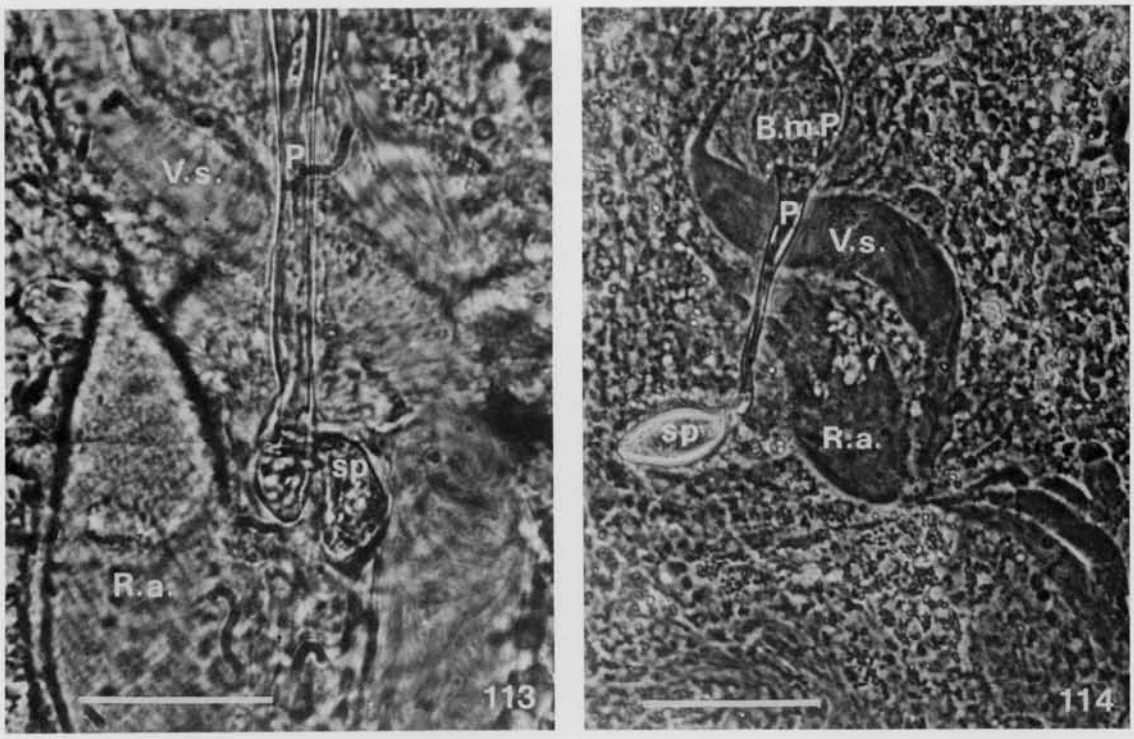


Fig. 113 - Début de l'émission d'un pseudospermatophore chez *Diplectanum aculeatum* (échelle : 50 µm).
Fig. 114 - Emission d'un pseudospermatophore chez *Diplectanum aculeatum* (échelle : 15 µm).
B.m.P. : bulbe musculaire du pénis ; P : pénis ; R.a. : réservoir "prostatique" antérieur ; sp : pseudospermatophore ; V.s. : vésicule séminale.

GHIRALOV (1958 et 1959) et DAVY (1960) (cités par PALING, 1966a) considèrent que la production de spermatophores est une méthode primitive de transfert du sperme liée au milieu aquatique. PALING (1966a) suppose que la présence de spermatophores chez les Monogènes peut représenter la survivance d'un caractère primitif ancestral. LLEWELLYN et EUZET (1964) éprouvent des difficultés pour concevoir l'avantage que représente la production de spermatophores chez les Monogènes lorsqu'il y a échange direct entre copulants et que le cirre extensible peut permettre la copulation interne. Les *Diplectanidae* produisant des pseudospermatophores dépourvus de spermatozoïdes doivent obligatoirement avoir recours à la fécondation directe.

Les pseudospermatophores des *Diplectanidae* rappellent beaucoup les véritables spermatophores des autres Monogènes et leur formation fait également intervenir l'appareil génital mâle et ses annexes. On pourrait supposer qu'après l'acquisition de la fécondation interne, la formation des spermatophores n'aurait pas complètement disparu chez les ancêtres des *Diplectanidae* où elle subsisterait, tel un vestige primitif, mais en ayant perdu son rôle. Toutefois LAURENT (1975) signale (d'après DANNIKOV, 1958) la découverte de spermatophores *avec* fécondation externe chez l'Amphibien *Ranodon sibiricus* Kessler, "ce qui est pour le moins inattendu" ajoute-t-il.

L'accouplement est connu chez plusieurs espèces de Monogènes, mais le mode de transfert des spermatozoïdes a été rarement précisé. D'après les observations de BYCHOWSKY (1957: 82) sur *Polystoma integerrium* (Frölich, 1790), celles de FRANKLAND (1955), de MACDONALD et CALEY (1975) sur *Diclidophora merlangi* (Kuhn in Nordmann, 1832), les spermatozoïdes des *Polyopisthocotylea* sont transférés directement au partenaire (dans le vagin chez la première espèce, par injection hypodermique chez la seconde). KEARN (1965) a observé l'intromission du pénis dans le vagin de *Leptocotyle minor*. (Monticelli, 1888) (*Microbothriidae*), ce qui laisserait supposer un transfert direct des spermatozoïdes chez cette espèce.

Il faut souligner que tous les Monogènes produisant des spermatophres ou des pseudospermatophores sont des *Monopisthocotylea*. Comme le fait remarquer JUSTINE (1985: 106): "La fécondation par spermatophore est donc une modalité commune, mais non universelle, chez les Monogènes Monopisthocotylea". Toutefois on peut se demander si, à l'origine, les deux sous-classes de Monogènes ne se différenciaient pas aussi par le mode de transfert du sperme: direct chez les *Polyopisthocotylea*, par l'intermédiaire de spermatophores (ayant pu subsister sous forme de pseudospermatophores) chez les *Monopisthocotylea* sauf chez les *Microbothriidae* (5).

3.2.3.- LES ŒUFS DES *DIPLECTANIDAE*: FORME ET TAILLE

Les œufs des *Diplectanidae* sont toujours operculés et portent un filament polaire plus ou moins long (fig. 115-116). Ils sont tétraédriques ou ovoïdes. Sur les œufs tétraédriques, le filament polaire et l'opercule sont situés sur deux sommets différents et déterminent un axe de symétrie; sur les œufs ovoïdes le filament polaire est situé à l'opposé de l'opercule.

Toutes les formes d'œufs connues dans la famille des *Diplectanidae* se retrouvent dans la sous-famille des *Diplectaninae* (fig. 115). Chez *Diplectanum aequans* ils sont le plus souvent tétraédriques et mesurent de 70 à 80µm d'arête avec un filament polaire ne dépassant pas 60µm de long. Chez *Diplectanum aculeatum*, *Diplectanum dollfusi*, *Diplectanum labourgi*, *Diplectanum laubieri*, *Diplectanum sciaenae* et *Diplectanum simile* les œufs sont grossièrement ovoïdes avec un côté aplati. Ils mesurent 85-95µm de long avec un filament polaire de 90 à 105µm de long chez *Diplectanum aculeatum*, 70-80µm avec un filament polaire de 85 à 110µm chez *Diplectanum dollfusi*, 55µm avec un filament polaire de 30µm chez *Diplectanum labourgi*, 68-85µm avec un filament polaire de 30 à 45µm chez *Diplectanum laubieri*, 80-90µm avec un filament polaire de 65 à 85µm chez *Diplectanum sciaenae* et 75-90µm avec un filament polaire de 85 à 95µm chez *Diplectanum simile*. Les œufs de *Cycloplectanum echinophallus* sont ovoïdes. Ils mesurent de 80 à 100µm de long sur 40 ou 50µm de

---

5- La place de la famille des *Microbothriidae* Price, 1936 parmi les Monogènes est parfois discutée (BYCHOWSKY, 1957 : 386-387). LLEWELLYN (1965 et 1970) leur attribue une place à part et les considère comme des Monogènes primitifs.
Le mode de reproduction et l'appareil excréteur (dépourvu de canalicule impair antérieur) décrit par KEARN (1965) chez les *Microbothriidae*, rappellent des caractères que l'on trouve chez les *Polyopisthocotylea*. Or LAMBERT (1980b) utilise ce dernier critère (présence ou absence de canalicule impair antérieur dans le système excréteur) pour différencier les *Monopisthocotylea* et les Polyopisthocotylea. Les *Microbothriidae* seraient-ils des *Polyopisthocotylea* primitifs ? Leur position systématique reste à préciser.

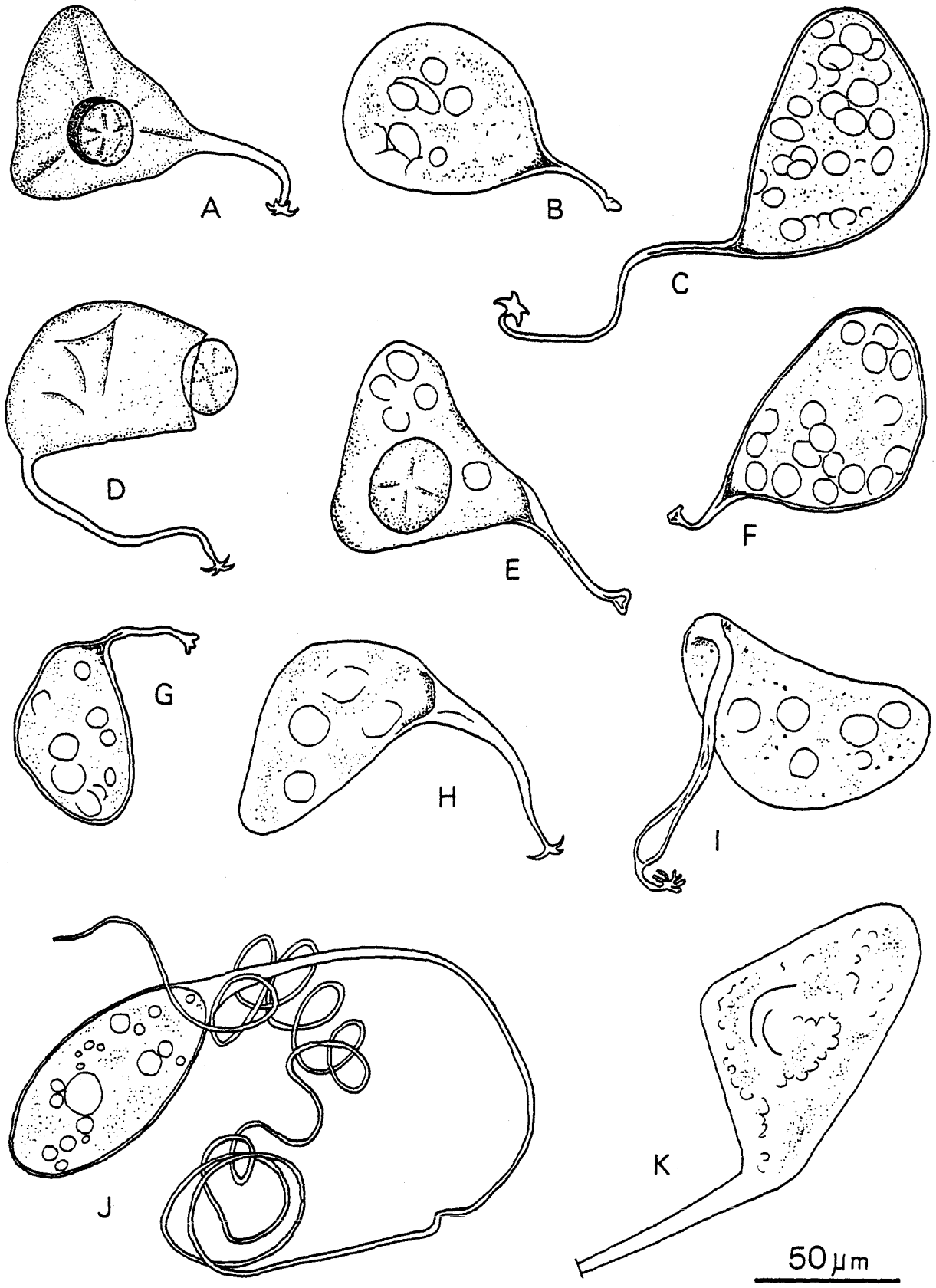


Fig. 115 - Oeufs de *Diplectanidae (Diplectaninae)*. - A : *Diplectanum aequans* ; B : *Diplectanum aequans* (oeuf de fin de ponte) ; C : *Diplectanum aculeatum* ; D : *Diplectanum dollfusi* ; E : *Diplectanum laubieri* ; F : *Diplectanum laubieri* (oeuf de fin de ponte) ; G : *Diplectanum labourgi* ; H : *Diplectanum sciaenae* ; I : *Diplectanum simile* ; J : *Cyclcplectanum echinophallus* ; K : *Cycloplectanum beverleyburtonae*.

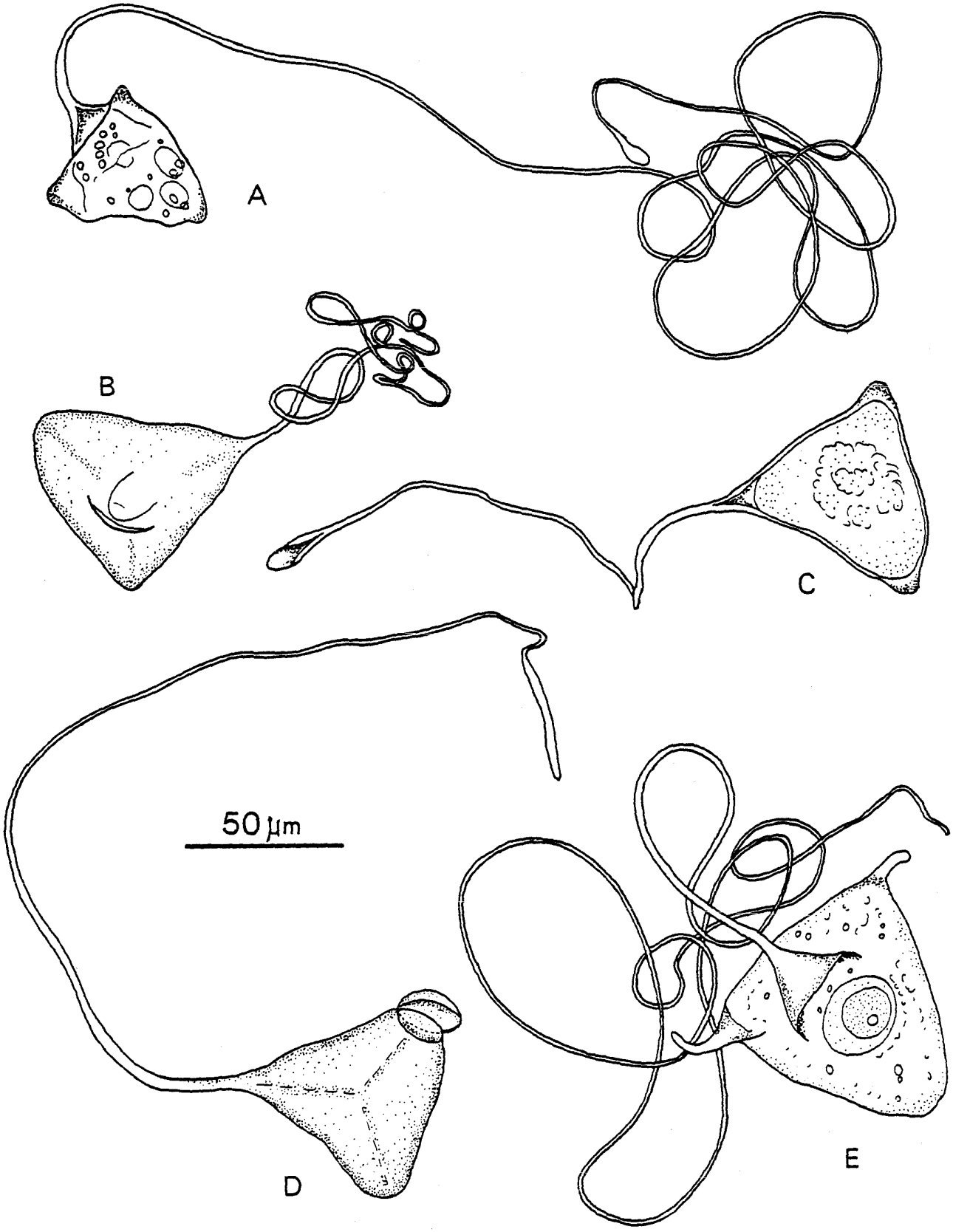


Fig. 116 - Oeufs de *Diplectanidae* (*Lamellodiscinae*). A : *Lamellodiscus obeliae* ; B : *Lamellodiscus fraternus* ; C : *Lamellodiscus elegans* ; D : *Furnestinia echeneis* ; E : *Protolamellodiscus serranelli.*

large avec un filament polaire, plus ou moins enroulé sur lui-même, de 400 à 500µm de long fixé sur le pôle opposé à l'opercule (fig. 115-J). Chez *Cycloplectanum beverleyburtonae* les œufs mesurent de 100 à 107µm de long sur 60 à 70µm de large (fig. 115-K).

Dans la sous-famille des *Lamellodiscinae* les œufs tétraédriques (fig. 116) se rencontrent chez trois genres: *Lamellodiscus, Furnestinia* et *Protolamellodiscus*. Ils mesurent de 60 à 75µm d'arête et la longueur du filament polaire varie selon les espèces: 210µm chez *Lamellodiscus elegans*, 250µm chez *Protolamellodiscus serranelli*, 380µm chez *Furnestinia echeneis*, 430µm chez *Lamellodiscus ergensi*. Chez *Calydiscoides difficilis* les œufs *in utero* sont ovoïdes et mesurent 90-95µm de long et 30-35µm de large avec un filament polaire de 50µm environ.

Les observations au microscope électronique à balayage confirment que la coque des œufs de *Diplectanum aequans* est lisse. Chez *Protolamellodiscus serranelli* les deux sommets "libres" des œufs portent un très court prolongement arqué (fig. 116-E). Une différenciation ornementale existe généralement à l'extrémité du filament polaire: une sorte d'ancre à cinq pointes arquées chez *Diplectanum aequans* (fig. 115-A), *Diplectanum aculeatum* (fig. 115-C), *Diplectanum dollfusi* (fig. 115-D) et *Diplectanum laubieri* (fig. 115-F); quatre pointes mousses, rappelant les bras d'un pluteus, chez *Diplectanum labourgi* (fig. 115-G); un simple renflement chez *Lamellodiscus obeliae, Lamellodiscus elegans* et *Furnestinia echeneis* (fig. 116-A, C, D).

3.2.4.- FECONDITE ET INCUBATION DES ŒUFS CHEZ LES *DIPLECTANIDAE*

Placés dans les boîtes de Pétri remplies d'eau filtrée prélevée dans le milieu d'origine et additionnée de streptomycine (20mg/l), les *Diplectanidae* commencent généralement à pondre au bout de 1 à 2 heures. A la température du laboratoire (18-20°C) nous avons obtenu la ponte des animaux provenant de la région méditerranéenne à toutes les époques de l'année. Pour *Diplectanum aequans* la ponte a lieu aussi bien en eau de mer (36-38‰) qu'en eau saumâtre ou dessalée (jusquà 1-6‰).

Diplectanum aequans produit de 0,5 à 19 œufs par pondeur adulte et par jour. Dans les mêmes conditions, *Furnestinia echeneis* produit, selon le prélèvement, de 1,4 à 9,6 œufs par pondeur et par jour.

Au laboratoire nous avons obtenu la ponte des *Diplectanum aequans*, séparés de l'hôte, pendant deux jours. Généralement plus de 90% des œufs, et parfois presque la totalité, ont été recueillis pendant le premier jour (tab. 1). Ces individus mis à pondre hors de l'hôte produisent d'abord des œufs typiques, puis des œufs dont la forme s'arrondit progressivement pour devenir presque sphériques (tab. 2). Ces derniers mesurent de 60 à 70µm de diamètre. La modification morphologique traduit manifestement une perturbation du processus d'élaboration des œufs. Cette perturbation concernerait d'abord la formation de la coque seulement, puisque les œufs restent fertiles; elle porterait ensuite sur l'ensemble des processus car les œufs deviennent stériles. KTARI (1971: 76) a noté le même phénomène chez *Microcotyle mormyri* Lorenz, 1878. On peut supposer que la formation des œufs mobiliserait des réserves normalement renouvelées par l'alimentation. Les réserves utilisées pour la formation de la première série d'œufs typiques épuisée et ne pouvant être renouvelée par suite de l'arrêt de l'alimentation, ces animaux donneraient progressivement des œufs de plus en plus malformés et finalement stériles.

Comme pour les Monogènes chez lesquels elle a été étudiée (BYCHOWSKY, 1957: 92 et 107; EUZET, 1955a-c; LLEWELLYN, 1957a et 1972; KEARN, 1936b-c; PAPERNA, 1963a;), la durée de l'incubation des *Diplectanidae* varie d'une espèce à l'autre et dépend aussi de la température: 10 jours chez *Lamellodiscus ignoratus* à 11-12°C (EUZET, 1975c), 7 à 8 jours chez *Furnestinia echeneis* à la même température (EUZET et AUDOUIN, 1959) 6 jours chez *Latericaecum pearsoni* à 21-26,6°C (YOUNG, 1969), 8 à 9 jours chez *Diplectanum aequans* à 15-16°C (KEARN, 1968).

Les expériences réalisées à la température du laboratoire (18-20°C) nous ont permis de déterminer une durée d'incubation de 4 à 6 jours chez *Furnestinia echeneis*, de 3 à 7 jours chez *Diplectanum aequans*, de 7 jours chez *Diplectanum aculeatum*, de 6 jours chez *Diplectanum dollfusi* et de 5 jours chez *Diplectanum sciaenae* (la durée de l'incubation des trois dernières espèces a été déterminée d'après une seule expérience pour chacune d'elles).

Tab. 1 - Diminution de la ponte chez *Diplectanum aequans* entre le premier et deuxième jour suivant le prélèvement sur l'hôte.

Lot N°	Date	Nombre de pondeurs	Nombre d'oeufs		% d'oeufs	
			1° jour	2° jour	1° jour	2° jour
1	26.IV.1976	25	479	1	99,8	0,2
2	27.IV.1976	47	485	13	97,4	2,6
3	28.IV.1976	72	826	36	95,8	4,2
4	29.IV.1976	54	747	39	95	5
5	6. V.1976	29	154	15	91,1	8,9
6	19.XI.1976	65	600	46	92,9	7,1

Tab. 2 - Production d'oeufs normaux et d'oeufs malformés par trois *Diplectanidae* conservés expérimentalement hors de l'hôte.

Espèces	Oeufs normaux	Oeufs malformés
Diplectanum aequans	4622 67,5 %	2224 32,5 %
Diplectanum aculeatum	399 64,3 %	222 35,7 %
Furnestinia echeneis	2239 66,6 %	1122 33,4 %

La durée de l'incubation des œufs des *Diplectanidae* est liée à la température. Cette durée diminue lorsque la température augmente et inversement.

3.2.5.- RETENTION DES ŒUFS CHEZ LES *DIPLECTANIDAE*

Chez les *Diplectanidae* la ponte suit immédiatement la formation des œufs qui est rapide. Il est très rare d'observer un œuf dans l'utérus; si cela se produit il s'agit d'un œuf en cours de formation. Dans deux cas nous avons découvert des embryons déjà développés et apparemment prêts à éclore dans des œufs restés dans l'organisme de deux *Diplectanum* et que nous avions considérés comme deux cas d'ovoviviparité (OLIVER, 1978).

3.2.5.1- **Rétention des œufs chez *Diplectanum sciaenae***

Un *Diplectanum sciaenae* trouvé sur les branchies d'un Maigre, *Argyrosomus regius*, pêché dans le Golfe de Gascogne en mars 1977, contenait un œuf embryonné (fig. 117-A). Cet œuf était situé au voisinage de l'emplacement habituel de l'utérus. Il était prêt à éclore car l'oncomiracidium était bien développé. La pression de la lamelle a été suffisante pour détacher l'opercule et laisser sortir partiellement l'oncomiracidium. Cependant c'est le hapteur de l'oncomiracidium qui est sorti, la tête restant à l'intérieur de la coque de l'œuf, alors que c'est habituellement l'inverse.

3.2.5.2- **Rétention des œufs chez *Diplectanum aequans***

Un *Diplectanum aequans*, au corps dilaté et jaunâtre (fig. 117-B) a été trouvé sur les branchies d'un loup, *Dicentrarchus labrax*, capturé dans l'étang de Canet en avril 1977. Bien qu'il ait été prélevé et étudié vivant, son anatomie est restée peu visible, même sur la préparation *ex temporane* qui a été réalisée.

Plusieurs œufs sont situés hors de l'utérus et dispersés au milieu des vitellogènes. Tous ces œufs sont arrondis. Les deux plus gros (83 et 61µm de long sans le filament polaire) contiennent un oncomiracidium avec deux paires de taches oculaires, donc proches de l'éclosion (fig. 117-C). Un oncomiracidium est en cours de développement dans un œuf de 61µm de long. Dix œufs, dont deux situés à côté du pharynx, contiennent de une à trois grosses cellules (15 à 18µm de diamètre), bien colorées par le carmin boracique et ressemblant à des ovocytes (fig. 117-D). La plupart des autres coques, dont huit de grande taille (de 45 à 55µm de long) ont éclaté et paraissent vides ou ne contiennent que des cellules vitellines. A l'exception des coques des œufs embryonnés, toutes les autres sont minces, comme si le tannage, normalement réalisé par les glandes de Mehlis, avait été déficient.

3.2.5.3- **Interprétation du phénomène**

Nous avons rappelé ci-dessus qu'il est très rare d'observer un œuf dans l'utérus et qu'il s'agit alors d'un œuf en formation. Dans les deux cas que nous venons de décrire, la présence d'embryons bien développés implique que les œufs auraient séjourné quelques jours (de 2 à 4 au moins) dans l'organisme de ces Vers.

Dans le cas de *Diplectanum sciaenae* la mort du parasite n'est probablement pas antérieure à celle de l'hôte (48 heures au maximum) car les individus morts se détachent de la branchie et sont généralement rapidement éliminés par le courant d'eau respiratoire. En outre, la durée d'incubation aurait été allongée par la température de la chambre froide du chalutier où a été conservé le poisson et il n'aurait pas été possible d'atteindre le stade de développement observé dans ces délais. Il est vraisemblable que cet œuf était déjà en cours de développement chez le parasite vivant, avant la capture de l'hôte.

Dans le cas de *Diplectanum aequans* les œufs sont à différents stades de développement plus ou moins avancés. On peut supposer qu'il s'agit d'un cas tératologique provoqué par une occlusion de l'utérus.

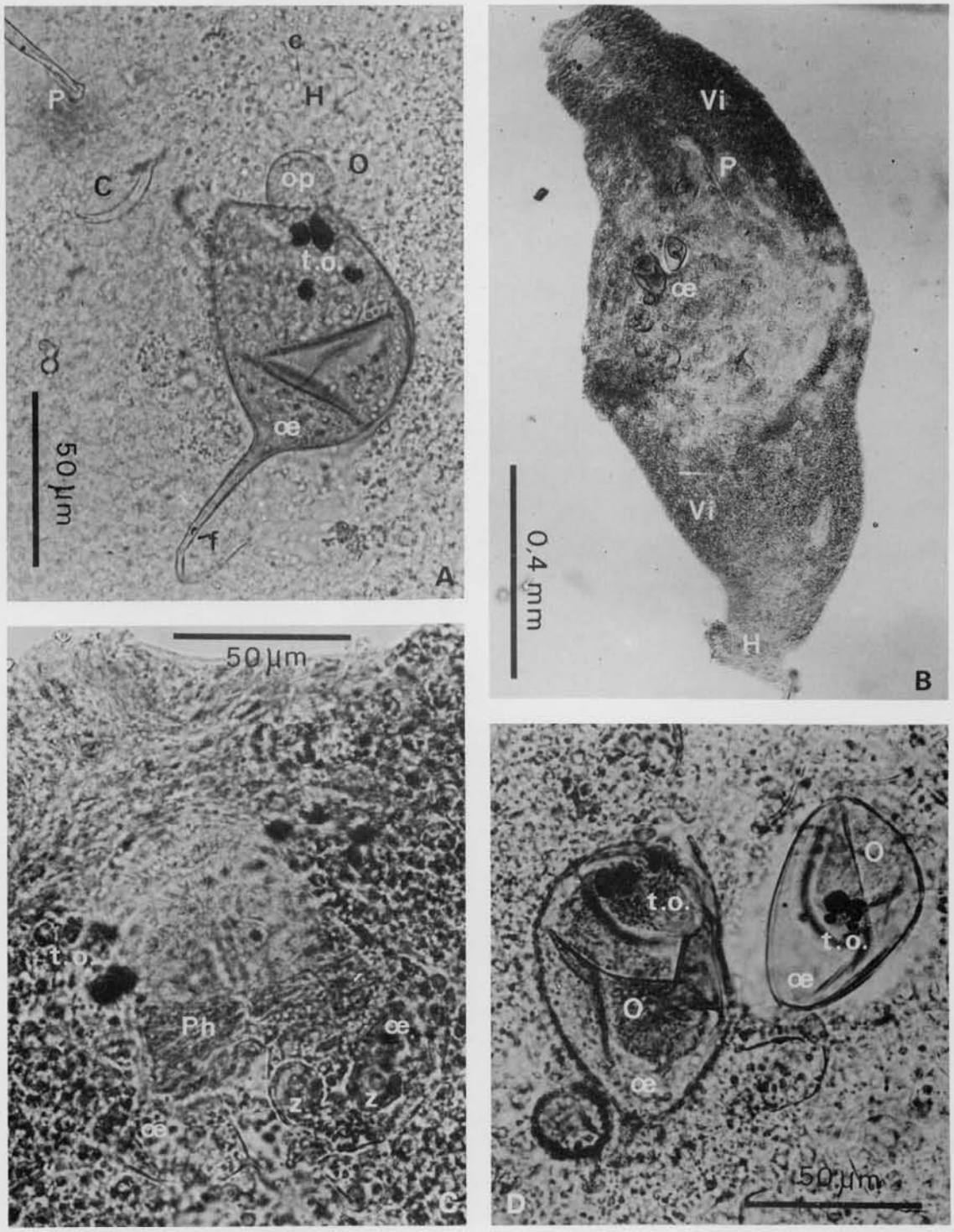


Fig. 117 - Rétention des oeufs chez les *Diplectanidae*. A : Rétention des oeufs chez *Diplectanum sciaenae*. B-D : Rétention des oeufs chez *Diplectanum aequans*.
C : canal de la vésicule postérieure ; c : crochetons larvaires ; f : filament polaire de l'oeuf ; H : hapteur de l'oncomiracidium ; O : oncomiracidium ; oe : oeufs ; op : opercule ; P : pénis ; Ph : pharynx ; t.o. : taches oculaires ; Vi : vitellogènes ; z : zygote ou ovule.

Les œufs ne pouvant être normalement pondus, auraient été "injectés" dans le corps du parasite à la sortie de l'ootype et leur développement se serait poursuivi au fur et à mesure de leur formation.

Cette particularité de la reproduction a été observée une fois chez *Diplectanum sciaenae* sur 831 individus adultes examinés et une fois chez *Diplectanum aequans* sur environ 4.000 individus examinés dont 2.000 adultes. Cette rareté implique qu'il s'agit, chez les *Diplectanidae*, d'un phénomène accidentel ou tératologique.

3.2.6.- ORIENTATION DES ONCOMIRACIDIUMS DANS L'ŒUF ET ECLOSION

Dans les œufs de *Diplectanum aequans, Diplectanum aculeatum, Diplectanum dollfusi, Diplectanum scieanae, Cycloplectanum beverleyburtonae, Cycloplectanum echinophallus* et *Furnestinia echeneis* (fig. 118), la tête de l'oncomiracidium est toujours dirigée vers l'opercule. Une disposition opposée a été observée dans deux œufs de *Diplectanum aculeatum* pondus depuis 10 jours et n'ayant pas éclos. Il n'est pas possible d'affirmer que cette disposition est responsable de l'échec de l'éclosion, mais on peut le supposer. THONEY (1986) rapporte que les oncomiracidiums de *Microcotyle sebastis* Goto, 1894 ont des difficultés à sortir des œufs lorsqu'ils sont mal orientés à l'intérieur de la coque. Dans les œufs parfaitement tétraédriques comme ceux de *Diplectanum aequans* et de *Furnestinia echeneis*, les concomiracidiums sont repliés sur eux-mêmes (fig. 118 A-C), au contraire, dans les œufs ovoïdes comme ceux de *Cycloplectanum echinophallus* ou allongés comme ceux de *Diplectanum aculeatum* ils sont étalés (fig. 118, D-G).

Pendant la demi-journée précédant l'éclosion, les oncomiracidums s'agitent à l'intérieur de la coque de l'œuf où ils effectuent parfois des mouvements de rotation, généralement autour de l'axe du corps. La ciliature, très active, semble être responsable de ces mouvements.

Certains auteurs (BYCHOWSKY, 1957: 92; LLEWELLYN, 1975a; OWEN, 1970) supposent que l'ouverture de l'opercule est dûe aux efforts musculaires de l'oncomiracidium, comme semblent le confirmer les observations de BOVET (1959) sur l'oncomiracidium de *Diplozoon paradoxum* Von Nordmann, 1832. DAVIS (1968, cité par KEARN, 1975) considère que les observations de PAPERNA (1963a) suggèrent que la pression développée à l'intérieur de l'œuf par le développement de l'oncomiracidium peut provoquer la rupture de la coque. D'autres auteurs ont démontré l'intervention d'un facteur lié à la présence de l'hôte (EUZET et RAIBAUT, 1960; KTARI, 1969; KEARN, 1974b; MACDONALD, 1974; KEARN et MACDONALD, 1976; MACDONALD et LLEWELLYN, 1980) ou même une action glandulaire de l'oncomiracidium (KEARN, 1975).

Les éclosions peuvent s'étaler sur quatre jours chez *Furnestinia echeneis* et *Diplectanum aequans*. Les oncomiracidiums sortent la tête la première par l'orifice de l'opercule lorsque celui-ci s'est détaché. Parfois un oncomiracidium reste coincé par le milieu du corps dans l'ouverture de l'opercule; il finit par se libérer après de longs efforts ou par mourir sur place. Les connaissances encore insuffisantes sur l'embryologie des Monogènes, ne permettent pas de savoir s'il existe une enveloppe vitelline externe comme chez les Cestodes. Le diamètre de l'opercule est-il trop petit pour permettre la sortie de l'oncomiracidium ou bien ce dernier est-il retenu par la membrane vitelline si elle existe?

Le taux d'éclosion en élevage (pourcentage d'oncomiracidiums éclos par rapport au nombre d'œufs pondus) varie selon les expériences de 0 à 39% chez *Furnestinia echeneis*. Il varie de 0 à 16% (moyenne 12,5%) chez *Diplectanum aequans* en éclairement naturel pour des œufs pondus par des individus provenant de l'étang de Canet (S = 20-25‰) et de 2 à 37% en photopériode inversée pour des œufs pondus par des individus provenant de "Méditerranée Pisciculture" (S = 1-6‰) à Font-Dame sur l'étang de Salses. Pour cette dernière espèce, les modifications des conditions d'expérience n'ont pas permis de déterminer les causes de la différence observée.

Des œufs de *Diplectanum aequans* fraîchement pondus dans l'eau saumâtre du milieu où l'hôte a été capturé ("Méditerranée Pisciculture" à Font-Dame sur l'étang de Salses: S = 6‰) ont été immédiatement placés dans de l'eau de mer (S = 36‰) le 5 novembre 1980. Les éclosions ont eu lieu les 11 et 12 novembre suivants. Un résultat analogue a été obtenu avec des œufs de *Diplectanum aequans* provenant de l'étang de Canet (S = 15‰ environ) à la même époque, c'est-à-dire au moment où, le grau étant ouvert, les poissons quittaient l'étang pour rejoindre la mer.

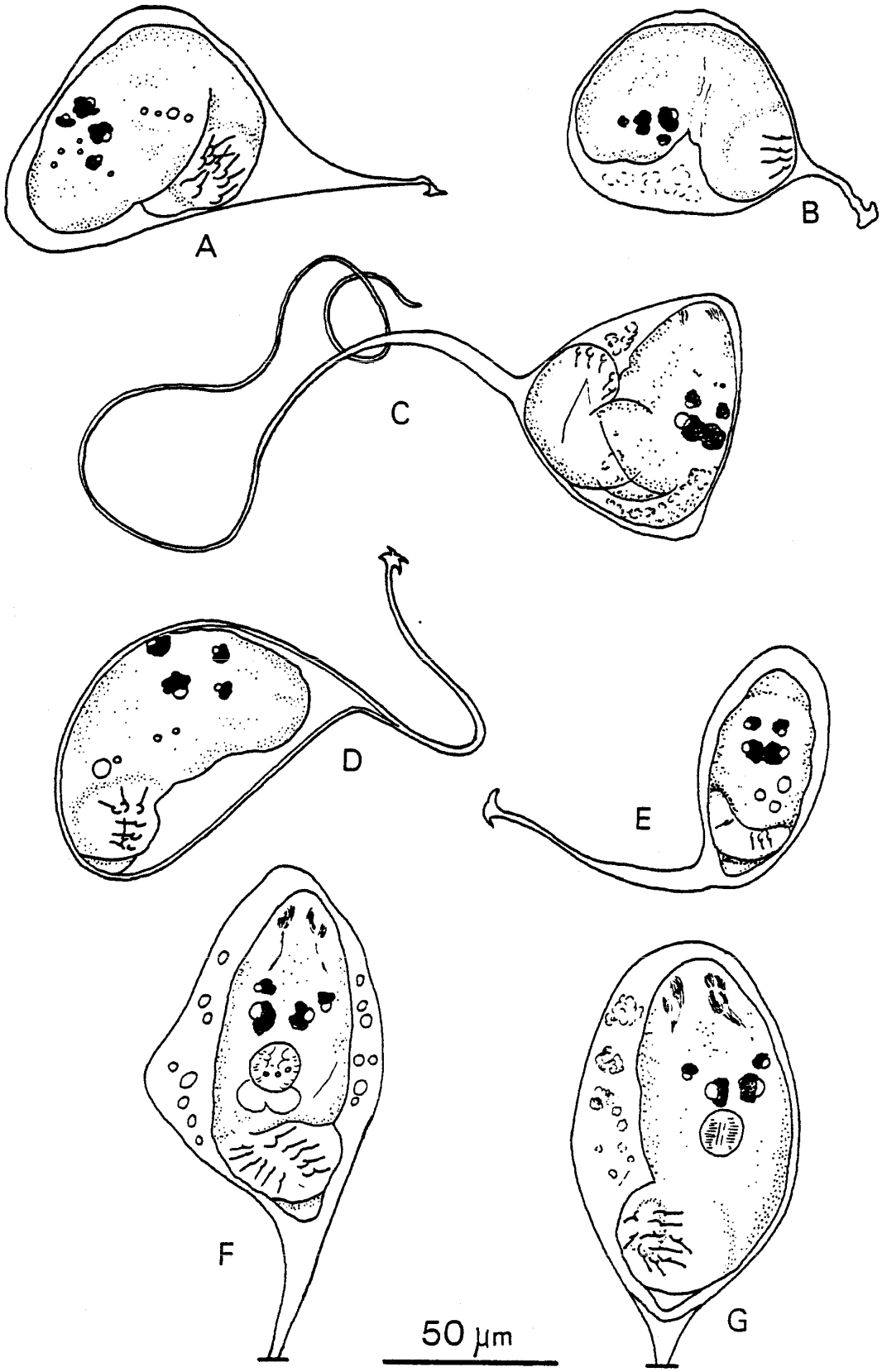


Fig. 118 - Oncomiracidiums de *Diplectanidae* avant l'éclosion. A : *Diplectanum aequans* ; B : *Diplectanum aculeatum* (oncomiracidium non éclos en position inversée) ; E : *Diplectanum sciaenae* ; F : *Cycloplectanum beverleyburtonae* ; G : *Cycloplectanum echinophallus.*

Ces résultats permettent d'envisager que *Diplectanum aequans* présente, dès son éclosion et probablement pendant l'incubation des œufs, les mêmes capacités d'adaptation aux changements brusques de milieu que son hôte.

3.2.7.- CONCLUSION

La reproduction des *Diplectanidae* correspond au schéma que l'on observe chez la plupart des Monogènes: protandrie, fécondation croisée et oviparité.

La fécondation croisée est réalisée par transfert direct du sperme au moyen de l'appareil copulateur mâle. A ce processus se supperpose, chez les *Diplectanidae*, la formation de pseudospermatophores (rarement de spermatophores) qui représenteraient les vestiges d'un mode de reproduction ancestral ayant perdu son rôle fonctionnel.

Beaucoup de *Polyopisthocotylea* ont un utérus où les œufs s'accumulent plus ou moins longtemps et peuvent commencer leur développement embryonnaire avant la ponte. Comme de nombreux *Monopisthocotylea*, les *Diplectanidae* ont un utérus court et pondent les œufs un à un, immédiatement après leur formation. La rétention des œufs est un phénomène très rare, sans signification particulière dans la stratégie reproductive des *Diplectanidae*. On a affaire à une oviparité vraie avec ponte d'œufs qui se développent dans le milieu extérieur.

3.3.- MORPHO-ANATOMIE DES ONCOMIRACIDIUMS DES *DIPLECTANIDAE*

La connaissance de la morphologie et de l'anatomie des larves, ou oncomiracidiums, des Monogènes est indispensable à l'établissement d'une systématique naturelle mettant en évidence, dans la mesure du possible, des relations phylétiques. Leur étude s'est considérablement développée depuis une trentaine d'années grâce aux travaux réalisés par BYCHOWSKY (1957), EUZET (1955, 1957a-b) et LLEWELLYN (1957). Ces études ont été poursuivies par d'autres chercheurs, en particulier KEARN (1963b-c, 1965, 1970b, 1974c), KTARI (1971) et LAMBERT (1977b-c, 1978, 1980a-b).

Pour les *Diplectanidae*, l'étude morphologique de l'oncomiracidium de plusieurs espèces a été abordée antérieurement chez les *Lamellodiscinae* par BYCHOWSKY (1957: 167-170), EUZET (1957b), EUZET et AUDOUIN (1959), chez les *Diplectaninae* par BYCHOWSKY (1957: 165-167), LLEWELLYN (1957 et 1963), YOUNG (1969), OLIVER (1970). La plupart de ces descriptions concernent uniquement la morphologie. Le nombre de protonéphridies augmente au cours du développement post-larvaire. Cependant, au moment de l'éclosion, les protonéphridies des oncomiracidiums peuvent être plus ou moins nombreuses comme c'est le cas chez les *Capsalidae* (KEARN, 1963b et c, 1974c).

Les travaux morpho-anatomiques sur les oncomiracidiums de Monogènes ont été récemment complétés par les imprégnations argentiques réalisées par LAMBERT (1977-1980) qui mettent en évidence les cellules ciliées épidermiques et les sensilles.

3.3.1.- ONCOMIRACIDIUMS DES *LAMELLODISCINAE*

Chez les *Lamellodiscinae* nous avons essentiellement étudié l'oncomiracidium de *Furnestinia echenis*.

3.3.1.1- **Oncomiracidium de *Furnestinia echeneis*** (fig. 119)

L'oncomiracidium de *Furnestinia echeneis* mesure de 120 à 150µm de long sur 45 ou 60µm de large, après aplatissement entre lame et lamelle. EUZET et AUDOUIN (1959) indiquent 100-110µm pour la longueur.

La ciliature occupe trois zones:
– une zone céphalique recouvrant la face dorsale et se prolongeant de chaque côté sur la face ventrale;
– deux bandes pleurales, plus étendues sur la face ventrale que sur la face dorsale;
– un cône postérieur, entièrement cilié.

Le hapteur, en forme de coupe ouverte sur la face ventrale, est situé juste en avant du cône cilié postérieur. Il est armé de 14 crochetons de 8 à 11µm de long (lame: 3-4µm; manche: 5-7µm). La paire de crochetons I est située au centre, sur le fond de la coupe, les paires II à VII sont situées de l'arrière vers l'avant et symétriquement à la périphérie.

Au niveau du tiers antérieur du corps se trouvent deux paires de taches oculaires dont les lentilles sont orientées postéro-latéralement sur la paire antérieure et antéro-latéralement sur la paire postérieure. Les taches postérieures, plus grandes et plus rapprochées que les taches antérieures, sont reliées par une bande de grains pigmentaires.

Le pharynx, situé au milieu du corps, débouche dans un court intestin présentant l'ébauche de deux caecums.

De part et d'autre du pharynx il y a une zone glandulaire dont les sécrétions remontent jusqu'à la partie antérieure du corps.

Le système osmorégulateur comprend 4 paires de protonéphridies:
– 1 paire céphalique, en avant des taches oculaires antérieures,
– 1 paire pharyngienne, au niveau du pharynx,
– 1 paire pleurale, au niveau de l'intestin,
– 1 paire haptoriale, dans la partie antérieure du hapteur.

Ce système osmorégulateur correspond à la formule: 2 [(1 + 1) + (1 + 1)]

Les canalicules des protonéphridies céphaliques se dirigent obliquement vers l'axe du corps, se réunissent en avant des taches oculaires antérieures, se séparent en arrière des taches oculaires postérieures et reçoivent presque immédiatement les canalicules des flammes pharyngiennes remontant obliquement vers l'avant. Ces canalicules se prolongent par le collecteur antérieur qui se dirige obliquement vers l'arrière jusqu'au niveau du pharynx, puis parallèlement au corps jusqu'à l'ampoule excrétrice située au niveau de l'intestin.

De chaque côté, les canalicules de la protonéphridie pleurale et de la protonéphridie haptoriale se réunissent, en arrière du tube digestif, en un collecteur postérieur. Les deux collecteurs postérieurs sont reliés par une anastomose transverse en avant du hapteur. Ils se dirigent latéralement avant de remonter parallèlement au corps jusqu'à l'ampoule excrétrice située du même côté.

Il existe un pinceau de cils dans la portion oblique du collecteur antérieur et un dans la portion horizontale du collecteur postérieur.

3.3.1.2- **Oncomiracidiums d'autres *Lamellodiscinae***

BYCHOWSKY (1957: 168) et EUZET (1957b) ont respectivement décrit l'oncomiracidium de *Lamellodiscus fraternus* et celui de *Lamellodiscus ignoratus*. Dans les deux cas les taches oculaires postérieures sont réunies par une bande de grains pigmentaires, comme chez l'oncomiracidium de *Furnestinia echeneis*.

L'absence de taches oculaires chez une post-larve de *Lamellodiscus* sp. parasite de *Pagellus acarne* est une première observation qui suggère que chez les espèces non oculées à l'état adulte les taches oculaires n'existeraient pas chez les oncomiracidiums ou qu'elles disparaitraient très tôt.

Quelques observations nous permettent de penser que le système osmorégulateur du genre *Lamellodiscus* est semblable à celui de *Furnestinia echeneis*.

3.3.2.- ONCOMIRACIDIUMS DES *DIPLECTANINAE*

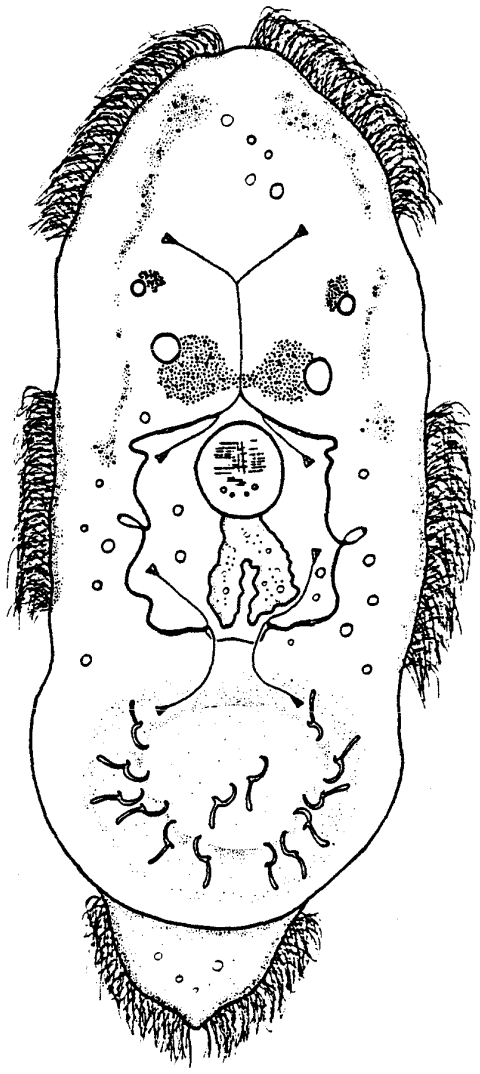
Chez les *Diplectaninae*, l'oncomiracidium de *Diplectanum aequans* est celui sur lequel nous avons effectué le plus d'observations.

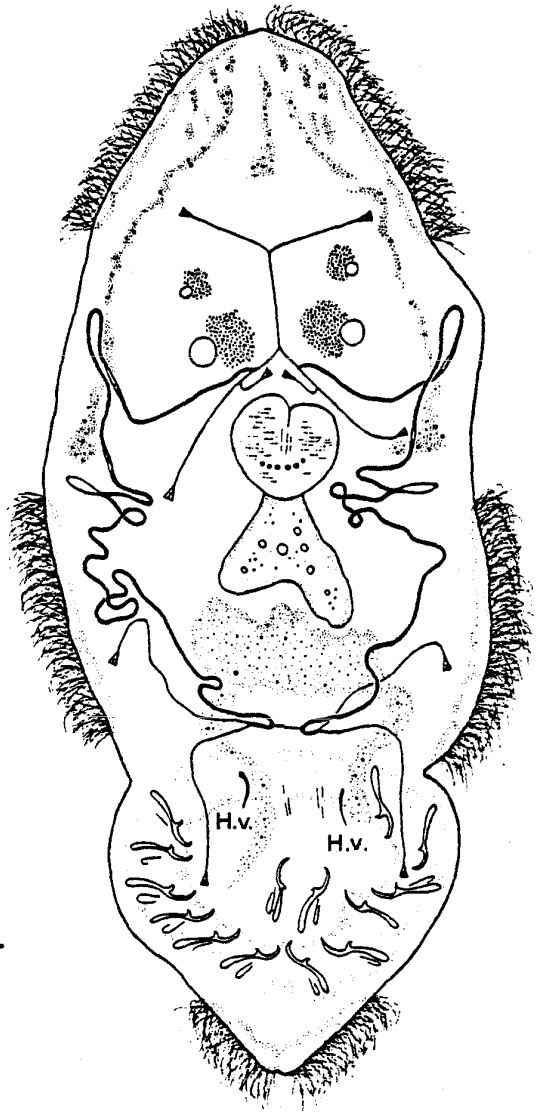
3.3.2.1- **Oncomiracidium de *Diplectanum aequans*** (fig. 120-121)

L'oncomiracidium de *Diplectanum aequans* mesure de 150 à 170µm de long sur 50 à 70µm de large après aplatissement. Sa morphologie rappelle celle de l'oncomiracidium de *Furnestinia echeneis* avec les trois zones ciliées caractéristiques.

LAMBERT (1977a, 1978, 1980b) signale que les cellules ciliées de la zone céphalique sont jointives chez *Furnestinia echeneis* et séparées chez *Diplectanum aequans*. Chez les oncomiracidiums de *Diplectanum aequans* examinés nous avons constaté que ces cellules sont jointives comme chez *Furnestinia echeneis*.

Le hapteur, pourvu de 14 crochetons latéraux de 10 à 12µm de long (lame: 4-5µm; manche: 6-7µm), peut posséder les ébauches des hamuli ventraux (fig. 120, H.v.) découvertes par KEARN (1968). Nous les avons observées chez plusieurs oncomiracidiums provenant d'individus récoltés en mer (Golfe du Lion), en eau saumâtre (étang de Canet) ou en eau presque douce (résurgence de Font-Dame sur l'étang de Salses). Chez les oncomiracidiums venant d'éclore, la position des ébauches des





25 µm

119

120

Fig. 119 - Oncomiracidium de *Furnestinia echeneis* . Noter la présence de quatre paires de protonéphridies et l'absence d'anse céphalique sur le collecteur antérieur.

Fig. 120 - Oncomiracidium de *Diplectanum aequans*. Noter la présence de cinq paires de protonéphridies, d'une anse céphalique sur le collecteur antérieur et celle des ébauches des hamuli ventraux (H.v.)

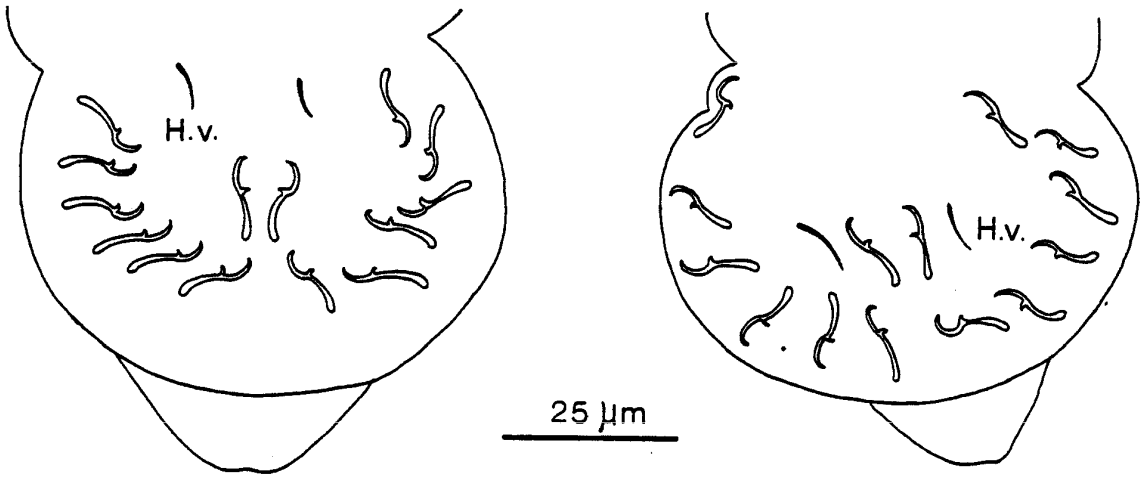


Fig. 121 - Hapteur de l'oncomiracidium de *Diplectanum aequans*. A gauche, hapteur d'un individu avec les ébauches des hamuli ventraux (H.v.) en cours de migration au moment de l'éclosion. A droite, hapteur d'un individu avec les ébauches des hamuli ventraux (H.v.) ayant déjà migré vers la partie postérieure du hapteur au moment de l'éclosion.

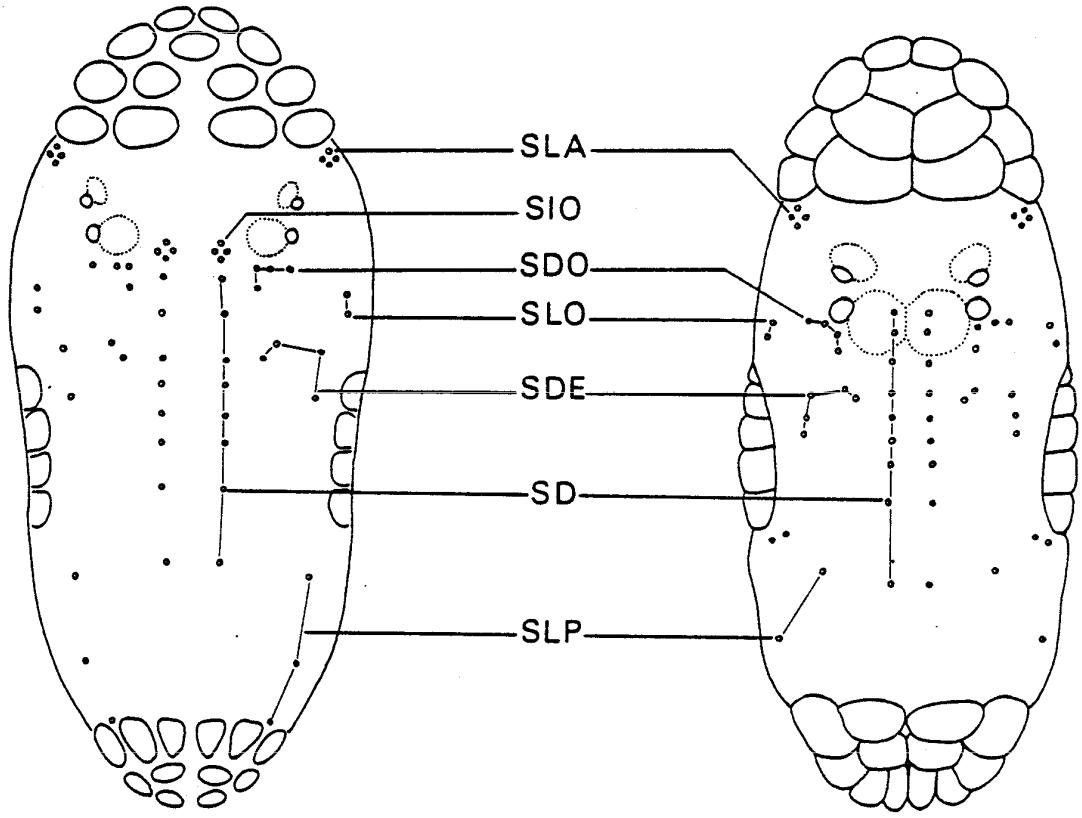


Fig. 122 - Sensilles et cellules ciliées des oncomiracidiums de *Diplectanum aequans* (à gauche) et de *Furnestinia echeneis* (à droite) mises en évidence par imprégnation argentique (d'après LAMBERT, inédit) (numérotation des récepteurs sensoriels d'après LAMBERT, 1980 b).

hamuli peut varier d'un individu à l'autre: généralement situées près du bord antérieur du hapteur, elles peuvent se trouver vers le bord postérieur du hapteur et dans deux cas les deux ébauches étaient légèrement décalées (fig. 121).

Deux paires de taches oculaires avec une lentille sont situées au niveau du tiers antérieur du corps. Les deux taches postérieures plus grandes et plus rapprochées, sont cependant nettement séparées l'une de l'autre.

Le pharynx débouche dans un intestin court dont l'ébauche des deux caecums est visible.

De chaque côté du pharynx est située une masse glandulaire dont la sécrétion aboutit aux trois paires d'organes glandulaires céphaliques déjà individualisés. Une masse glandulaire impaire antérieure occupe l'axe du corps. En arrière de l'intestin se trouve une masse glandulaire transversale (ou deux masses accolées) dont la sécrétion s'échappe de chaque côté et aboutit au hapteur. Cette sécrétion pourrait faciliter l'adhésion du hapteur sur les tissus de l'hôte.

Le système osmorégulateur comprend cinq paires de protonéphridies par acquisition d'une seconde protonéphridie pharyngienne.
La formule de ce système osmorégulateur est: 2 [(1 + 2) + (1 + 1)]

Les canalicules des protonéphridies céphaliques se dirigent obliquement vers l'axe du corps, se réunissent en avant des taches oculaires antérieures, se séparent en arrière des taches oculaires postérieures et reçoivent presque immédiatement le canalicule constitué par la réunion du canalicule de la protonéphridie pré-pharyngienne et celui de la protonéphridie post-pharyngienne. Avant d'atteindre l'ampoule excrétrice, le collecteur antérieur forme une anse antérieure fermée. Il existe un pinceau de cils vibratiles dans la branche ascendante de cette anse et un dans la partie terminale du collecteur antérieur, un peu avant l'ampoule excrétrice.

De chaque côté, le canalicule de la protonéphridie pleurale et celui de la protonéphridie haptoriale se réunissent, en arrière de l'intestin, en un collecteur postérieur. Les deux collecteurs postérieurs sont reliés par une anastomose transverse en avant du hapteur. Ils aboutissent à l'ampoule excrétrice après un trajet plus sinueux que chez *Furnestinia echeneis*.

3.3.2.2- **Oncomiracidiums d'autres *Diplectaninae***

Les oncomiracidiums de *Diplectanum aculeatum, Diplectanum dollfusi, Diplectanum sciaenae* et *Diplectanum simile* ont une morphologie semblable à celle de l'oncomiracidium de *Diplectanum aequans*: trois zones ciliées, 14 crochetons latéraux, deux paires de taches oculaires avec une lentille. Les taches oculaires postérieures sont généralement séparées, à l'exception d'un cas chez *Diplectanum sciaenae* et *Diplectanum simile*.

Il n'a pas été possible d'observer l'ensemble des protonéphridies: cependant chez toutes ces espèces le collecteur antérieur forme nettement une anse antérieure.

L'oncomiracidium de *Cycloplectanum echinophallus* est très semblable à celui de *Diplectanum aequans*. De chaque côté du pharynx se trouvent deux ou trois cellules glandulaires dont la sécrétion aboutit aux organes glandulaires céphaliques. Les deux paires de taches oculaires possèdent une lentille. Les taches oculaires postérieures, plus grandes et plus rapprochées que les taches oculaires antérieures, sont séparées. Chez un individu elles étaient reliées par une file de grains pigmentaires et chez un autre elles étaient réunies entre elles.

La présence d'une anse antérieure sur le collecteur antérieur semble prouver que l'appareil excréteur est du même type que celui de *Diplectanum aequans*. Cependant la protonéphridie prépharyngienne n'a pu être mise en évidence avec certitude dans les préparations. Trois pinceaux de cils vibratiles ont été observés, un sur la branche descendante de l'anse céphalique et deux sur le collecteur postérieur (un après l'anastomose postérieure et un avant l'ampoule excrétrice). Cette disposition nous laisse penser que les pinceaux de cils des collecteurs postérieurs n'ont peut-être pas été observés sur l'oncomiracidium de *Diplectanum aequans*.

3.3.3.- ETUDE DE L'ONCOMIRACIDIUM DE *DIPLECTANUM AEQUANS* AU MICROSCOPE ELECTRONIQUE A BALAYAGE

La microscopie électronique à balayage, appliquée pour la première fois à l'étude d'un oncomiracidium de Monogène, nous a permis de préciser la morphologie et la répartition des récepteurs sensoriels de l'oncomiracidium de *Diplectanum aequans* qui mesure de 60 à 80µm de long.

3.3.3.1- **Les zones ciliées**

Le microscope électronique à balayage confirme la disposition des zones ciliées: extension de la zone antérieure sur toute la face dorsale de la région céphalique (fig. 123), extension plus grande des zones pleurales sur la face dorsale que sur la face ventrale (fig. 124).

L'extrémité du cône cilié postérieur semble être constituée par quatre cellules dont le sommet est dépourvu de cils.

3.3.3.2- **Le tégument et les récepteurs sensoriels**

En dehors des zones ciliées le tégument de l'oncomiracidium de *Diplectanum aequans* est régulièrement couvert de microvillosités de 0,1 à 0,2µm de diamètre et porte des récepteurs sensoriels ciliés (fig. 123-125).

Il est possible, par imprégnation argentique, de localiser mais non d'identifier les sensilles. Grâce au microscope électronique à balayage nous avons déterminé qu'il s'agit de récepteurs sensoriels ciliés. Toutefois la technique actuellement utilisée n'a pas permis d'observer les sensilles situées dans la zone ciliée, en particulier au niveau du cadre oral. Ces récepteurs sensoriels sont uniciliés et inclus. Les cils sensoriels mesurent jusqu'à 3µm de long et de 0,2 à 0,25µm de large. Ils émergent du fond d'une fossette bordée par une couronne de microvillosités (fig. 126).

3.3.3.3- **Les cellules ciliées**

Après quelques heures de vie libre, les oncomiracidiums perdent leur ciliature. On peut alors observer, sur des oncomiracidiums vivants, la chute progressive des cils et même, comme l'a déjà décrit BYCHOWSKY (1957: 167-168), des cellules ciliées se détachant séparément ou en blocs.

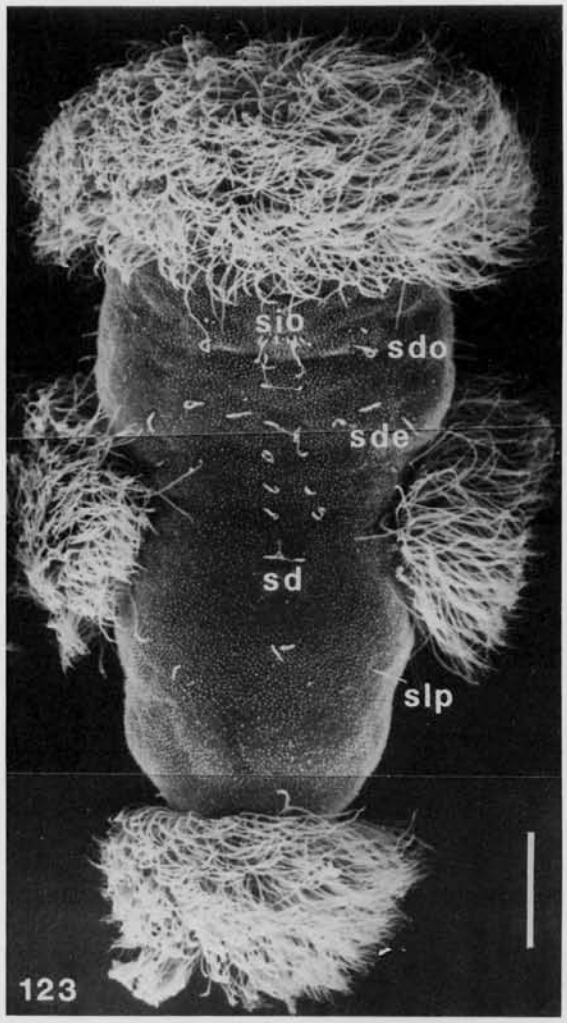
L'observation au microscope électronique à balayage confirme que les cellules ciliées sont jointives. La présence de cellules séparées signalées par LAMBERT (1977) pourrait être due à un artéfact. On peut noter que des points de séparation entre cellules voisines semblent indiquer que les cellules se disjoignent au moment de la chute des cils (fig. 127-130).

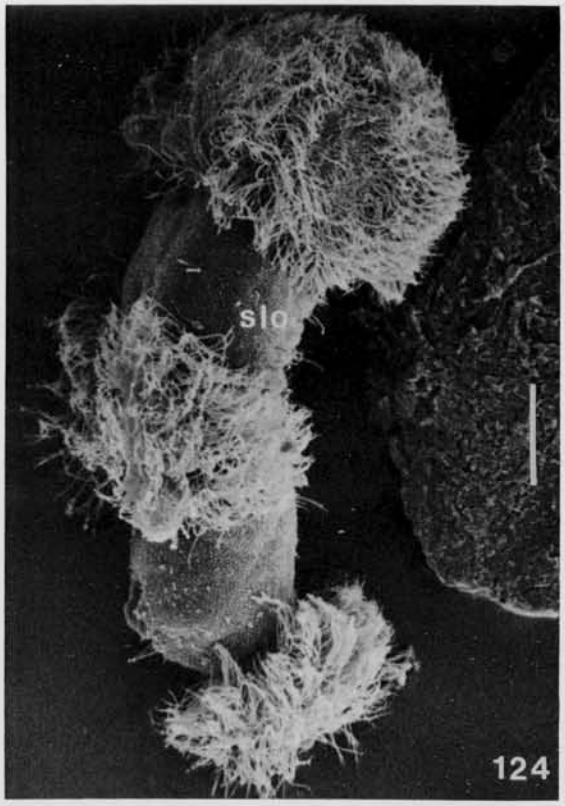
Les cellules ciliées portent des rangées de perforations superficielles grossièrement parallèles, de taille et de forme variables. Au fond de ces perforations on peut observer une sorte de petit cratère (fig. 128-129) sur lequel était certainement fixé le cil correpondant. Ces cils mesurent 7,5µm de long sur 0,2µm de large.

La chute des cils permet de distinguer à l'extrémité antérieure de l'oncomiracidium, et légèrement ventralement, dix petites masses arrondies disposées en deux groupes symétriques de cinq (trois masses antérieures alignées selon l'axe du corps et deux masses postérieures disposées transversalement). Ces masses portent quelques microvillosités (fig. 127 et 131).

3.3.4.- DISCUSSION

La taille des oncomiracidiums déterminée au microscope électronique à balayage est plus réduite que celle mesurée sous le microscope photonique. Cette différence peut être due soit à un allongement provoqué par la pression de la lamelle, soit à une contraction résultant de la fixation à la glutaraldéhyde, soit aux deux causes simultanées.





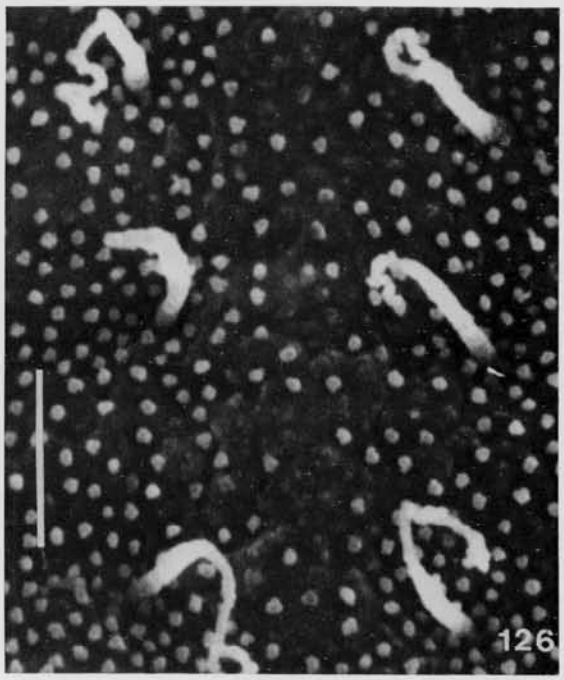
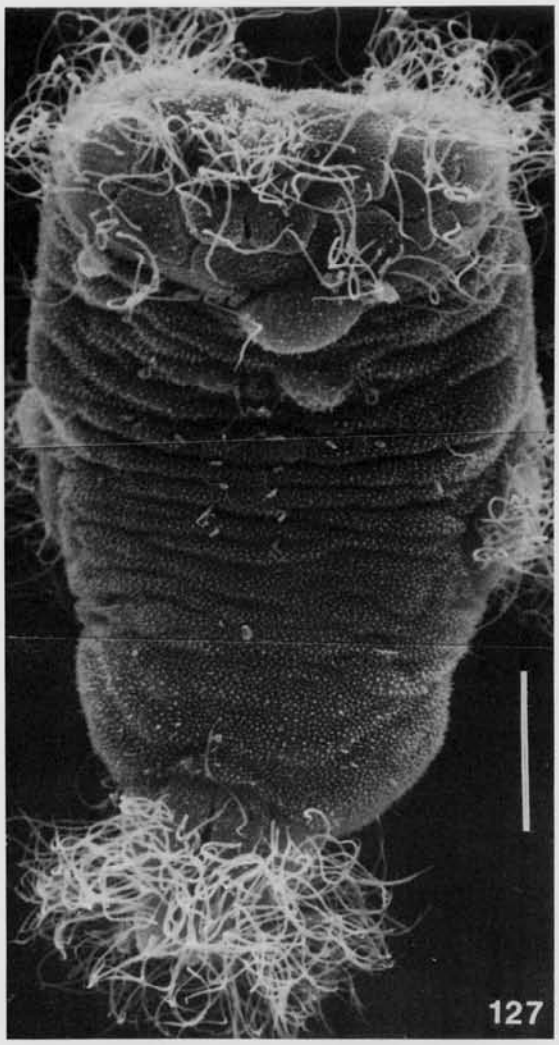


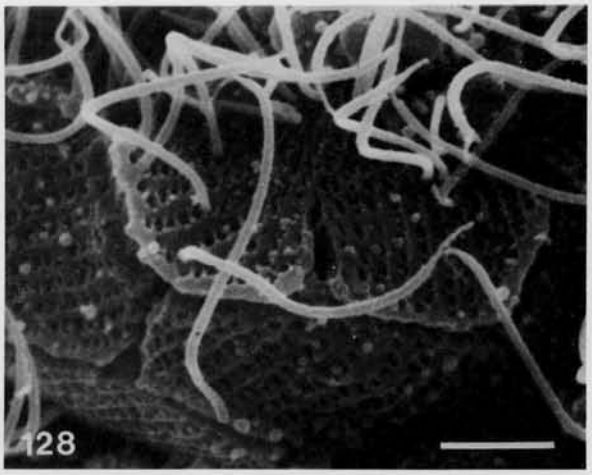
Fig. 123 - Oncomiracidium de *Diplectanum aequans* vu au microscope électronique à balayage (face dorsale) (échelle : 10 µm).

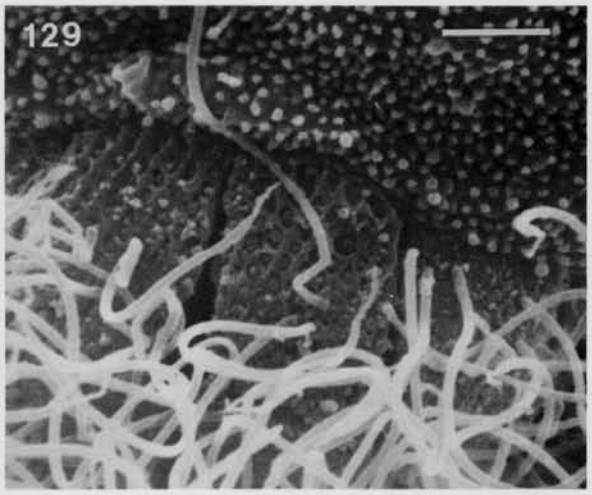
Fig. 124 - Oncomiracidium de *Diplectanum aequans* vu au microscope électronique à balayage (vu du profil) (échelle : 10 µm).

Fig. 125 - Hapteur de l'oncomiracidum de *Diplectanum aequans* vu au microscope électronique à balayage (échelle : 5 µm).

Fig. 126 - Récepteurs sensoriels de la face dorsale de l'oncomiracidum de *Diplectanum aequans* vus au microscope électronique à balayage (numérotation des récepteurs sensoriels d'après LAMBERT, 1977) (échelle : 2 µm).







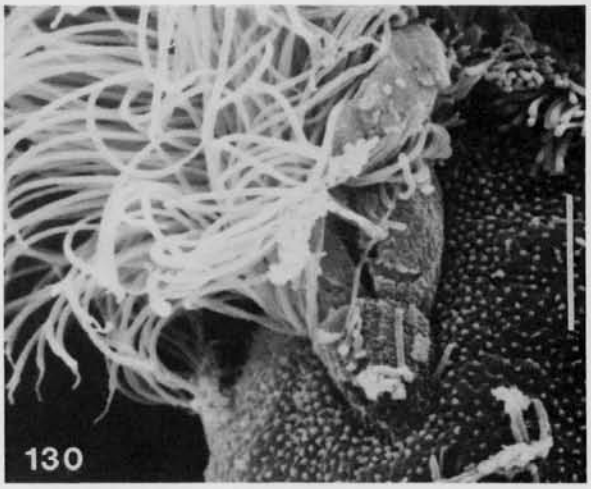


Fig. 127 - Oncomiracidium de *Diplectanum aequans* perdant la ciliature (échelle : 10 µm).

Fig. 128 - Cellules ciliées (ayant perdu une partie des cils) de la zone ciliée antérieure d'un oncomiracidium de *Diplectanum aequans* (échelle : 2 µm).

Fig. 129 - Cellules ciliées (ayant perdu une partie des cils) de la zone ciliée postérieure d'un oncomiracidium de *Diplectanum aequans* (échelle : 2 µm).

Fig. 130 - Cellules ciliées (ayant perdu une partie des cils) de la zone ciliée pleurale d'un oncomiracidium de *Diplectanum aequans* (échelle : 4 µm).

Fig. 131 - Région antérieure d'un oncomiracidium de *Diplectanum aequans* ayant perdu partiellemment sa ciliature (échelle : 2 µm).

D'après les espèces que nous avons étudiées la morphologie des oncomiracidiums des *Diplectanidae* est très uniforme (trois zones ciliées, 14 crochetons marginaux); seul l'oncomiracidium de *Latericaecum pearsoni*, décrit par YOUNG (1969), diffère par la présence de deux zones ciliées pleurales (une antérieure au niveau des taches oculaires et une postérieure au niveau de l'intestin) et d'une paire de crochetons marginaux vestigiaux.

KEARN (1968) a découvert la présence des ébauches des hamuli ventraux chez *Diplectanum aequans* et en a suivi la migration au cours du développement larvaire. EUZET et KTARI (1970 et 1973) ont également observé l'origine corporelle des hamuli des *Calceostomatidae* (Parona et Perugia, 1890). LAMBERT (1975 et 1977c) a effectué des observations semblables chez plusieurs *Ancyrocephalidae* Bychowsky et Nagibina, 1978. Cet auteur a proposé une "hypothèse de la migration des onchoblastes" (LAMBERT, 1975) qui permet d'expliquer l'origine corporelle de tous les hamuli, même ceux apparaissant dans le hapteur. Cette hypothèse implique l'origine corporelle des onchoblastes qui migreraient alors qu'ils sont ou non en activité. Les observations que nous avons réalisées sur les oncomiracidiums de *Diplectanum aequans* provenant du Golfe du Lion, indiqueraient que la migration de ces ébauches aurait déjà commencé au moment de l'éclosion et qu'elle serait plus ou moins avancée selon les individus.

La comparaison des observations de BYCHOWSKY (1957) sur l'oncomiracidium d'*Ancyrocephalus paradoxus* Creplin, 1839, de KEARN (1968) sur l'oncomiracidium de *Diplectanum aequans* et celles qu'il a effectuées personnellement sur ces deux espèces en Méditerranée occidentale, conduisent LAMBERT (1977b) à conclure à l'existence de races géographiques dont les oncomiracidiums se caractériseraient par la présence ou l'absence des ébauches des hamuli. Cet auteur souligne qu'il n'est pas possible d'envisager un rôle éventuel de la température car les observations concernant *Ancyrocephalus paradoxus* Creplin, 1839 et *Diplectanum aequans* sont contradictoires pour ce facteur.

Les ébauches d'hamuli que nous avons découvertes chez certains oncomiracidiums de *Diplectanum aequans* du Golfe du Lion, nous conduisent à considérer que les différences, observées chez cette espèce selon l'origine géographique, résultent de variations individuelles et peut-être aussi de difficultés d'observation car ces ébauches sont toujours difficiles à repérer, même avec le dispositif à contraste de phase.

Le nombre de protonéphridies augmente au cours du développement post-larvaire. Cependant, ce nombre est plus ou moins important au moment de l'éclosion: chez les *Capsalidae* Baird, 1853, d'après les observations effectuées par KEARN (1963b et c, 1974c), on trouve 5 paires de protonéphridies chez les *Capsalinae* Johnston, 1929 (genre *Capsala* Bosc, 1811) et 11 paires chez les *Benedeniinae* Johnston, 1931 (genre *Entobdella* Blainville in Lamarck, 1818). Le même auteur signale la présence d'une anse chez certaines espèces du genre *Entobdella* Blainville in Lamarck, 1818. Chez les *Diplectanidae* nous avons effectué des observations similaires. Les oncomiracidiums de la sous-famille des *Lamellodiscinae* éclosent avec un système osmorégulateur du type primitif (4 paires de protonéphridies, collecteurs antérieurs sans anse céphalique). Au contraire les oncomiracidiums de la sous-famille des *Diplectaninae* éclosent avec un système osmorégulateur du même type que celui qui a été décrit chez les *Dactylogyrus* étudiés par MALMBERG (1970), chez *Ergenstrema mugilis* Paperna, 1964 étudié par LAMBERT (1977c) et chez les *Calceostomatidae* étudiés par EUZET et KTARI (1973). Ce système comprend 5 paires de protonéphridies et des collecteurs antérieurs avec une anse céphalique. On ne connait pas encore le système osmorégulateur des oncomiracidiums des *Murraytrematoidinae*, ni celui du genre *Rhabdosynochus* (*Rhabdosynochinae*).

Ce schéma de l'appareil osmorégulateur de l'oncomiracidium des *Diplectaninae*, des *Dactylogyridae*, des *Ancyrocephalidae* et des *Calceostomatidae*, ne peut pas être interprété comme correspondant à un stade de développement ontogénique plus avancé que celui des *Lamellodiscinae*. En effet, d'après les observations réalisées par KTARI (1971: 125-126) et les observations personnelles que nous présentons au chapitre suivant, après l'éclosion, le développement du système excréteur commence par la multiplication des protonéphridies haptoriales. Nous considérons que le système excréteur évolué avec 5 paires de protonéphridies (dont 2 paires de protonéphridies pharyngiennes) et une anse céphalique sur le collecteur antérieur a une signification phylogénétique.

Toutes les sensilles observées au microscope électronique à balayage sont des récepteurs uniciliés inclus. Nous n'avons pas relevé de différences morphologiques entre ceux qui disparaissent (SD,

SIO, SDE en partie) et ceux qui persistent chez la post-larve (SDE en partie, SDO, SLO, SLP). Le rôle et la fonction de ces deux catégories de récepteurs ciliés restent à déterminer.

Les observations réalisées au microscope électronique à balayage mettent en évidence une importante différence morphologique entre le tégument de l'oncomiracidium de *Diplectanum aequans* (tégument avec microvillosités) et celui des adultes du genre *Diplectanum* que nous avons étudié plus haut (3.1) (tégument sans microvillosités). Cette différence entre les structures superficielles pourrait correspondre à une différence cytologique. Il sera, sans aucun doute, très intéressant d'étudier, de comparer et de suivre l'évolution du tégument de l'oncomiracidium, de la post-larve et de l'adulte au microscope électronique à transmission.

3.4.- INFESTATION DE L'HOTE ET DEVELOPPEMENT POST-LARVAIRE DES *DIPLECTANIDAE*

Après leur éclosion, les oncomiracidiums mènent une vie libre de courte durée (24h environ), au cours de laquelle ils doivent rencontrer l'hôte adéquat sur lequel ils pourront poursuivre leur développement jusqu'au stade adulte.

La rencontre d'un parasite et de son hôte n'est pas entièrement due au hasard. KEARN (1967b) démontre que l'oncomiracidium d'*Entobdella soleae* est attiré par une substance spécifique sécrétée par la peau de l'hôte, *Solea vulgaris* Quensel, 1806. Le même phénomène se produit probablement chez d'autres Monogènes. Des stimulants émis par l'hôte auxquels répondent les stades infestants des parasites sont également connus chez les Schistosomes (Trématodes) (CHERNIN, 1970), les Glochidies d'Anodonte (Mollusques) (WOOD, 1974), les Copépodes (Crustacés) (CARTON, 1968a et b; FRAILE , cité par RAIBAUT, 1985).

3.4.1.- INSTALLATION DES *DIPLECTANIDAE* SUR L'HOTE

WUNDER (1929) envisage trois possibilités d'infestation du poisson-hôte par les oncomiracidiums des Monogenea:
– à partir des œufs restés fixés sur l'hôte,
– par infestation passive des oncomiracidiums avec le courant d'eau respiratoire,
– par infestation active des oncomiracidiums sur la peau du poisson.

La première modalité a été seulement signalée par BYCHOWSKY (1957: 91) chez *Nitzchia sturionis* (Abilgaard, 1794), par KTARI (1975 et 1977) chez *Dionchus agassizi* Goto, 1899 et *Dionchus remorae* (McCallum, 1916). L'infestation passive est surtout connue chez les *Polyopisthocotylea* (BOVET, 1967; PALING, 1969; LLEWELLYN, 1972). Elle a également été signalée chez quelques *Monopisthocotylea* (OGAWA et EGUSA, 1985). L'infestation active a été démontrée pour plusieurs espèces de *Monopisthocotylea* (KEARN, 1969; LAMBERT, 1975 et 1977c; CONE et BURT, 1981). Certains auteurs pensent que la voie d'infestation dépend de l'âge du poisson et que, chez les *Dactylogyridea*, la voie cutanée est limitée aux jeunes poissons (IZJUMOVA, 1956, ainsi que GUSSEV et KULEMINA, 1971, cités par CONE et BURT, 1981).

3.4.1.1- **Comportement des oncomiracidiums au laboratoire**

Après leur éclosion, les oncomiracidiums de *Diplectanum aequans* et de *Furnestinia echeneis* présentent un phototropisme positif. Leur nage est une succession de progressions régulières, séparées par des mouvements en spirale, qui les amènent aux différents niveaux de la coupelle où ils sont placés. Au cours de ces déplacements on les voit souvent se "visser" dans l'eau. Cette nage rappelle tout à fait celle de l'oncomiracidium du *Polyopisthocotylea: Diplozoon paradoxum* Von Nordmann, 1832, décrite par BOVET (1959), et paraît être assez générale chez les oncomiracidiums ciliés des Monogènes. Il n'a pas été possible de déterminer si cette première phase de la vie était assortie d'une période de non-infectivité, au cours de laquelle l'oncomiracidium serait incapable d'infester son hôte, comme l'ont indiqué BYCHOWSKY (1957: 93) pour les espèces du genre *Dactylogyrus* Diesing, 1850 et *Nitzchia sturionis* (Abilgaard, 1794) et PALING (1969) pour *Discocotyle sagittata* (Leuckart, 1842).

La survie des oncomiracidiums a été évaluée par divers auteurs (GALLIEN, 1935: 55; BOVET, 1967: 119; PAPERNA, 1963; KEARN, 1971 et 1974b).

Un lot de 25 oncomiracidiums de *Diplectanum aequans*, maintenus dans l'eau de mer, comprenait, 24 heures après les éclosions, un individu moribond et un autre présentant des signes de "fatigue". Six heures plus tard tous étaient morts.

3.4.1.2- **Installation de *Diplectanum aequans* chez *Dicentrarchus labrax***

Dans le milieu naturel, chaque parasite apparaît à une taille caractéristique de son hôte au-dessous de laquelle ce dernier reste indemne (chez *Dicentrarchus labrax* entre 3 et 4cm pour *Diplectanum aequans* et entre 4 et 5cm pour *Diplectanum laubieri*) (tab.3).

Un lot de 65 *Dicentrarchus labrax* (LT = 2-3,8cm) nés fin janvier 1978 par reproduction artificielle et non infestés (contrôle sur 50 individus), ont été enfermés du 28 au 30 mars 1978 dans une petite cage flottante placée dans le bac des *Dicentrarchus labrax* de l'Aquarium du Laboratoire Arago. Disséqués entre le 30 mars et le 15 mai 1978, ces poissons n'étaient pas parasités.

La même expérience a été renouvelée du 10 au 12 mai 1978 avec un lot de 40 individus de même origine et nés à la même date (LT = 3-4,7cm). Examinés entre le 12 mai et le 26 juin 1978, 7 poissons (17,5%) étaient parasités par *Diplectanum aequans* (tab. 4).

Chez les poissons en aquarium, les *Diplectanidae* sont toujours présents et se reproduisent toute l'année. Nous envisageons, chez les alevins de *Dicentrarchus labrax*, l'existence d'une période non-réceptive de deux ou trois mois à l'égard de *Diplectanum aequans*, semblable à celle que PROST (1963) a découverte chez la Carpe, *Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758, à l'égard de *Dactylogyrus anchoratus* (Dujardin, 1845).

La période non-réceptive de *Dicentrarchus labrax* pourrait être due au développement incomplet des branchies comme PROST (1963) l'a constaté chez la Carpe ou, éventuellement, à l'absence de susbtance attractive dans le mucus comme le suppose GROBEN (1940, cité par CONE et BURT, 1981) ou d'antigènes sériques spécifiques décelés dans le mucus des poissons par O'ROURKE (1961).

KEARN (1968) a découvert l'existence de la voie cutanée pour l'infestation par *Diplectanum aequans*: l'oncomiracidium se fixe d'abord sur la peau, perd sa ciliature et gagne ensuite son microbiotope branchial, vraisemblablement en passant par l'ouverture operculaire. CONE et BURT (1981) ont retrouvé la même voie pour *Urocleidus adspectus* Mueller, 1936. Dans une expérience inédite, CABRAL (cité par RAIBAUT, 1985) constate que les copépodites de *Caligus minimus* Otto, 1821 (*Copepoda, Caligidae*) sont attirés par le courant d'eau provoqué par les déplacements ou par la respiration de *Dicentrarchus labrax*, mais seulement lorsqu'ils sont placés à l'arrière du poisson. En remontant le courant ces copépodites passeraient par l'ouverture operculaire pour gagner la chambre branchiale. GROBEN (1940, cité par CONE et BURT, 1981) suppose que les post-larves des Monogènes seraient attirés par une substance émise par les branchies. *Diplectanum aequans* suit certainement le même trajet et répond vraisemblablement à des stimuli similaires.

Le point de contact de la post-larve avec le filament branchial ne détermine pas le site de fixation. Nous avons toujours observé les *Diplectanum aequans* adultes à l'extrémité distale des filaments branchiaux; les jeunes et les subadultes occupent des positions intermédiaires, le plus souvent d'autant plus proches de la base des filaments qu'ils sont plus jeunes. L'occupation des filaments branchiaux commence par leur base et elle est suivie d'une migration basifuge conduisant progressivement le parasite au sommet du filament branchial. Les post-larves fixées sur le corps de l'hôte gagnent par reptation les branchies et parviennent tout d'abord à la base des filaments branchiaux. Les adultes empêchent peut-être l'installation des jeunes sur le site qu'ils occupent et les jeunes arriveraient à l'extrémité distale du filament branchial seulement après la disparition des adultes. Le courant d'eau baignant les branchies pourrait être plus calme à la base qu'au sommet des filaments branchiaux. Les post-larves, dont les dispositifs de fixation du hapteur ne sont pas encore complètement développés, auraient moins d'efforts à fournir pour se maintenir à la base des filaments. Par la suite, le développement complet du hapteur permettrait aux jeunes individus de résister à un courant plus fort et de s'installer dans une zone plus distale du filament. La migration basifuge résulterait d'une nécessité mécanique.

Tab. 3 - Apparition des parasites branchiaux chez *Sparus auratus* et *Dicentrarchus labrax* dans les étangs littoraux du Languedoc-Roussillon.

Hôtes	Parasites	LT (cm)	P (g)	Localités	Dates
Sparus auratus	*Gyrodactylus sp.*	3	0,3	Etang du Prévost	14.03.76
	Furnestinia echeneis	4,9	1,6	Etang de Salses	20.06.77
	Microcotyle chrysophrii	8,3	12	Etang de Thau	28.07.77
	Ergasilus lizae	15	72	Etang de Bages	25.08.76
Dicentrarchus labrax	*Diplectanum aequans*	3,6	0,5	Etang de Salses	29.06.77
	Diplectanum laubieri	4,9	1	Etang de Salses	4.07.77
	Microcotyle labracis	18	69	Etang de Salses	14.01.76
	Lernanthropus kroyeri	13,2	21,8	Etang de Salses (Font Dame)	28.07.78

Tab. 4 - Résultats des infestations expérimentales de *Dicentrarchus labrax* par *Diplectanum aequans*.

Nombre d'individus	Naissance	Infestation	Prévalence
50	janv. 1978	néant	0
65	janv. 1978	23/30-3-78	0
40	janv. 1978	10/12-5-78	17,5 %

3.4.2.- DEVELOPPEMENT POST-LARVAIRE DES *DIPLECTANIDAE*

Le développement post-larvaire des Monogènes est caractérisé essentiellement par:
– la transformation du hapteur larvaire,
– le développement du système osmorégulateur,
– le développement de l'appareil génital et de l'appareil digestif.

3.4.2.1- Développement post-larvaire de *Diplectanum aequans*

Les observations que nous avons faites sur le développement post-larvaire de *Diplectanum aequans* concernent essentiellement la formation des pièces du hapteur et l'évolution du système osmorégulateur. Le développement de l'appareil génital n'a pu être entièrement suivi.

3.4.2.1.1- *Transformation du hapteur*

La jeune post-larve, fixée sur la peau de *Dicentrarchus labrax*, diffère de l'oncomiracidium par la perte de la ciliature. Comme le remarque KEARN (1968), grâce aux crochetons latéraux dont la pointe est dirigée ventralement, cette post-larve est bien équipée pour s'attacher à la peau de l'hôte.

Sur le plus jeune stade que nous avons trouvé sur les branchies on constate que les ébauches des hamuli ventraux migrent, ou continuent de migrer, vers la partie postérieure du hapteur. La croissance de ces ébauches s'accompagne de l'apparition des deux groupes de trois cellules glandulaires du hapteur (fig. 132-A).

KEARN (1968) a noté l'apparition des ébauches des hamuli dorsaux entre les crochetons II et III, tout près des hamuli ventraux. D'abord dirigée ventralement, la pointe des hamuli dorsaux s'oriente ensuite vers la face dorsale, entraînant les crochetons III et IV dans le même mouvement. Cependant LAMBERT (1980a) rappelle qu'il a toujours observé que les hamuli dorsaux des *Dactylogyridea* sont orientés dorsalement dès leur origine; pour cet auteur la migration dorsale des crochetons III et IV serait due à la poussée des hamuli dorsaux pendant leur migration vers l'arrière du hapteur.

Lorsqu'ils ont achevé leur migration, les hamuli ventraux se trouvent à côté des crochetons II. Cette association persiste chez les *Diplectanidae* adultes et se retrouve chez la plupart de *Dactylogyridea*.

Sur les spécimens étudiés, nous avons constaté que la barre transversale médiane (fig. 132-B) se forme la première; ce qui paraît logique puisque les hamuli ventraux apparaissent les premiers. A ce stade les hamuli ventraux ont presque acquis leur forme définitive, mais les hamuli dorsaux sont encore restreints à une pièce arquée correspondant à la lame (fig. 132-B). Lorsque les barres transversales latérales apparaissent, le manche des hamuli dorsaux est en cours de formation (fig. 132-C). La croissance des hamuli est plus rapide que celle des barres transversales et ils atteignent leur taille définitive plus tôt que celles-ci.

Les crochetons latéraux ne grandissent plus après l'éclosion de l'oncomiracidium et la croissance rapide des hamuli et des barres transversales constitue le trait principal du développement post-larvaire.

Les squamodisques (situés l'un sur la face ventrale, l'autre sur la face dorsale du hapteur) apparaissent en avant des hamuli qu'ils repoussent vers l'arrière ainsi que les barres transversales et les crochetons I. Il n'a pas été possible de suivre tous les stades du développement des squamodisques mais nous avons observé des individus très jeunes, fixés sur les branchies de *Dicentrarchus labrax* infestés expérimentalement ou gardés en aquarium pendant plusieurs semaines.

Le plus petit individu possédant des squamodisques ne dépasse pas 185µm de long et le plus grand qui en est dépourvu 300µm. A ce stade les squamodisques sont constitués par un disque membraneux à peu près circulaire, portant des rangées de pièces tout-à-fait semblables aux écailles tégumentaires, mais de plus petite taille. Ces rangées, encore rectilignes chez un individu de 200µm, commencent à s'incurver chez des individus de 230-240µm de long. L'aspect typique en forme d'osselets des pièces des squamodisques apparaît chez des individus de 340-350µm et les rangées centrales des squamodisques acquièrent leur disposition définitive en U chez ceux de 410-450µm.

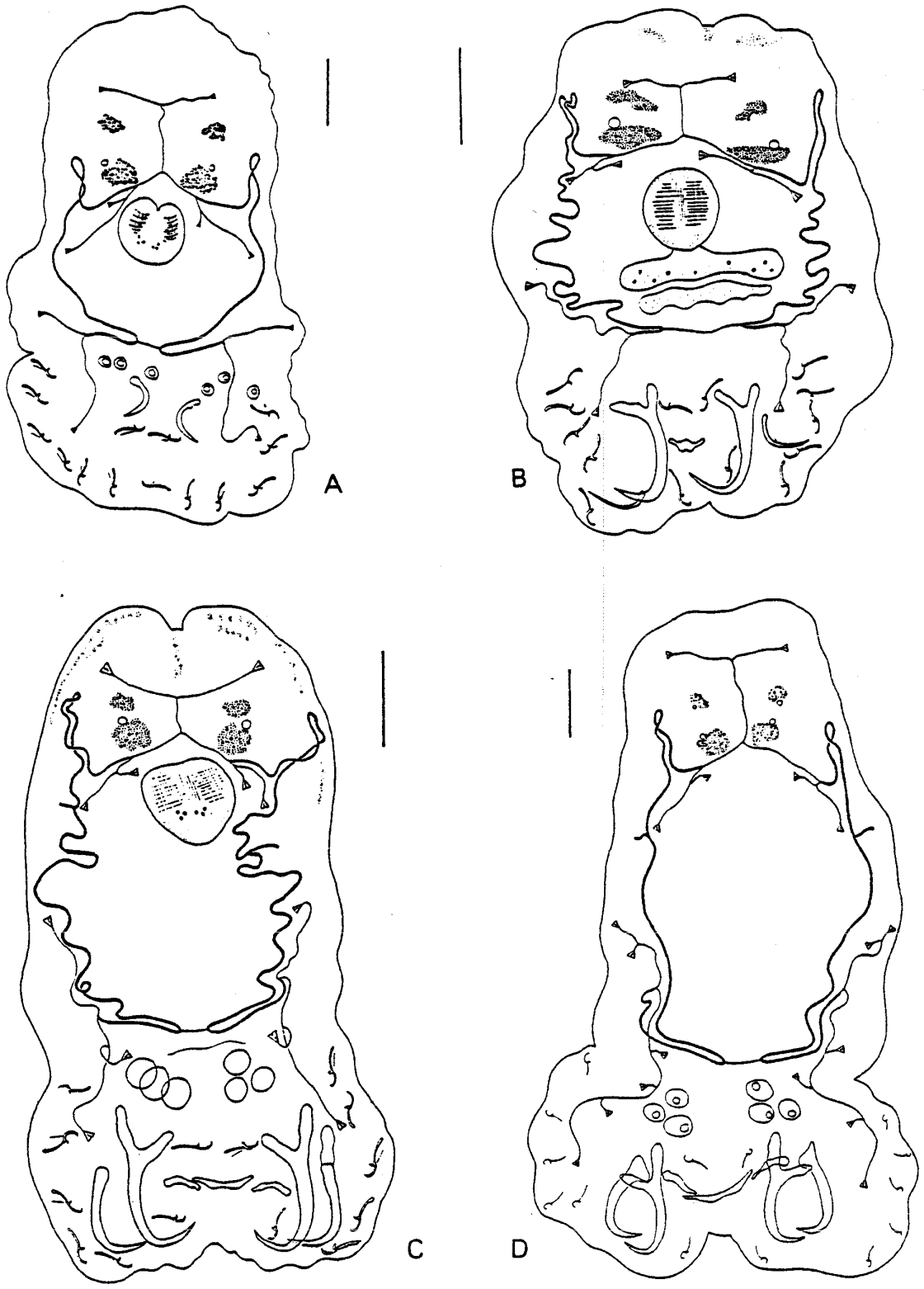


Fig. 132 - Développement post-larvaire de *Diplectanum aequans*. A : stade de l'ébauche des hamuli ventraux ; B : stade de la barre transversale médiane et de l'ébauche des hamuli dorsaux ; C : stade des barres transversales latérales avec une protonéphridie haptoriale supplémentaire ; D : stade à 9 paires de protonéphridies (échelles : 25 µm).

Les hamuli paraissent constituer le mécanisme de fixation le plus efficace chez les adultes. La post-larve, qui est contrainte à effectuer d'importants déplacements, possède, au plus, des ébauches d'hamuli non fonctionnelles. Ceux-ci se développent chez les stades branchiaux seulement. Les squamodisques n'apparaissent qu'après l'installation sur les filaments branchiaux et interviennent dans la fixation en complément aux hamuli. Le parasite dispose alors d'un meilleur dispositif d'accrochage grâce auquel il résiste à un courant plus fort. En outre l'action des hamuli peut être atténuée et la fixation se fait plus "en douceur".

3.4.2.1.2- ***Développement de l'appareil osmorégulateur***

BYCHOWSKY (1957: 332) mentionne que la croissance générale du corps s'accompagne du développement parallèle des systèmes osmorégulateur et digestif qui deviennent de plus en plus complexes. KEARN (1967) et KTARI (1971: 125-126) ont noté, respectivement chez *Acanthocotyle lobianchi* Monticelli, 1888 et *Microcotyle mormyri* Lorenz, 1878, que le nombre de protonéphridies augmente d'abord au niveau du hapteur, ensuite dans la région moyenne du corps.

Chez *Diplectanum aequans* nous avons constaté que pendant les premiers stades de la transformation du hapteur, le système osmorégulateur ne se modifie pas et conserve cinq paires de protonéphridies (fig. 132-A et B). L'augmentation du nombre de protonéphridies qui intervient par la suite, semble se réaliser par "dédoublements" et formations nouvelles. Nous appelons "dédoublement", non pas la division d'une protonéphridie existante (ce qui parait peu probable) mais le développement d'une deuxième protonéphridie à côté de celle qui existe, constituant ainsi une "paire". Les dédoublements précéderaient l'apparition des protonéphridies supplémentaires.

Au stade des trois barres transversales, une nouvelle protonéphridie haptoriale se forme (fig. 132-C). La formule du système excréteur devient:

$$2\,[(1+2)+(1+2)]$$

Ensuite deux protonéphridies supplémentaires apparaissent sur le canal haptorial et la protonéphridie pleurale se dédouble (fig. 132-D) correspondant à la formule:

$$2\,[(1+2)+(2+1+1+2)]$$

Au stade suivant le dédoublement des protonéphridies haptoriales impaires donne un système excréteur à 11 paires de protonéphridies qui passe à 12 paires avec le dédoublement de protonéphridies post-pharynngiennes. On a alors:

$$2\,[(1+1+2)+(2+2+2+2)]$$

Sur un individu de 310µm de long nous avons compté 18 protonéphridies par hémicorps, correspondant en réalité à 20 sites de formation (fig. 133). Les protonéphridies antérieures sont toutes dédoublées et une protonéphridie supplémentaire est apparue entre les protonéphridies pré- et post-pharyngiennes. A la suite d'un nouveau dédoublement, 2 paires de protonéphridies pleurales se sont formées. L'évolution des protonéphridies haptoriales n'est pas rigoureusement symétrique dans chaque hémicrops puisque la protonéphridie haptoriale d'un hémicorps et l'une des protonéphridies haptoriales moyennes de l'autre hémicrops ne sont pas dédoublées. La formule de ce système osmorégulateur peut être représentée de la manière suivante:

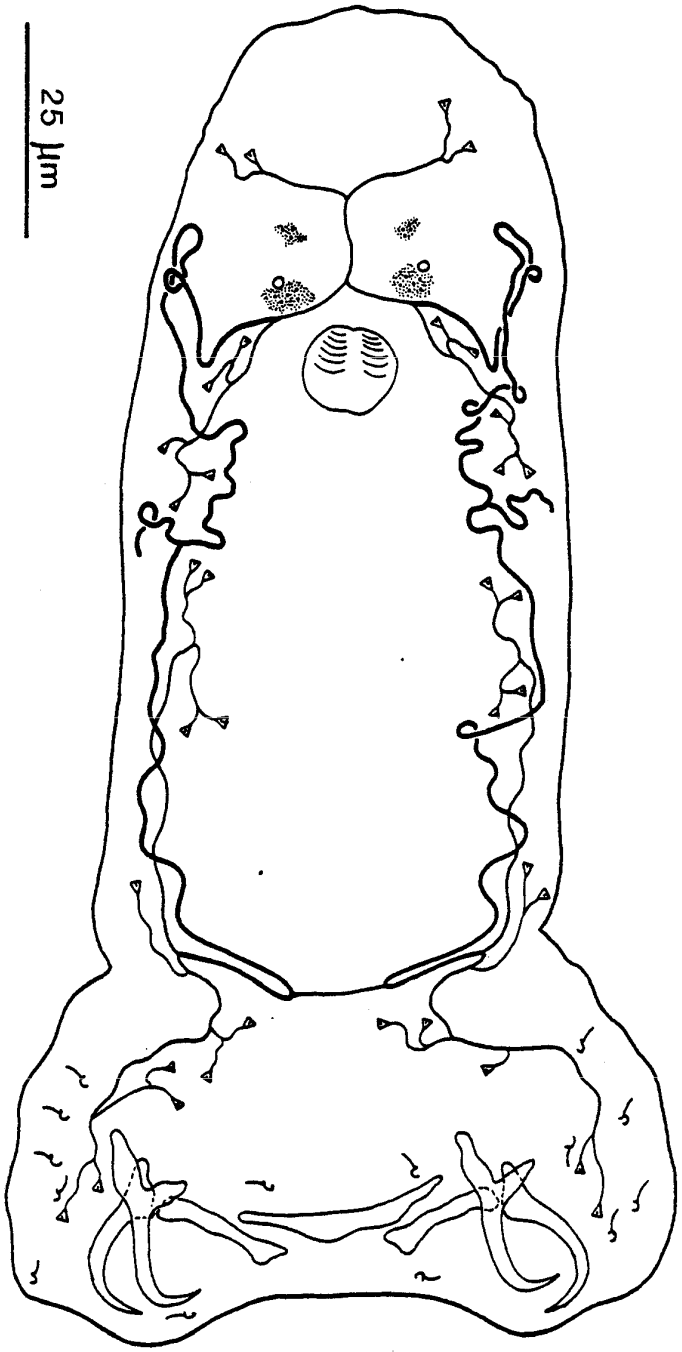
$$D:\ [\,[(2)+(2+1+2)]+[(2+2)+(2+2+1+2)]\,]$$
$$G:\ [\,[(2)+(2+1+2)]+[(2+2)+(1+2+2+2)]\,]$$

et correspond à la formule théorique:

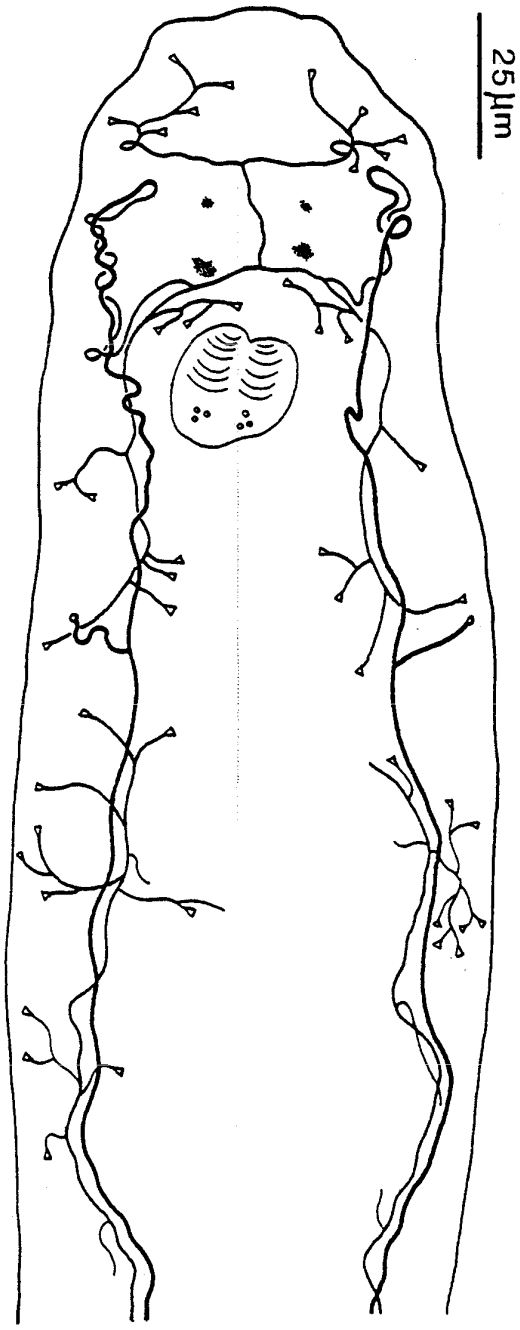
$$2\,[\,[(2)+(2+1+2)]+[(2+2)+(2+2+2+2)]\,]$$

Le nombre de protonéphridies continue à augmenter et il devient rapidement impossible de suivre cette évolution et de l'exprimer par une formule simple. L'anse céphalique du collecteur antérieur subsiste chez les adultes (fig. 134).

Le stade à six paire de protonéphridies (= stade des trois barres transversales) s'accompagne de la perte des lentilles des taches oculaires antérieures, mais ces lentilles peuvent persister jusqu'au stade à



133



134

Fig. 133 - *Diplectanum aequans* : système osmorégulateur d'une post-larve à 20 "paires" de protonéphridies.
Fig. 134 - *Diplectanum aequans* : système osmorégulateur de la partie antérieure du corps d'un individu encore jeune.

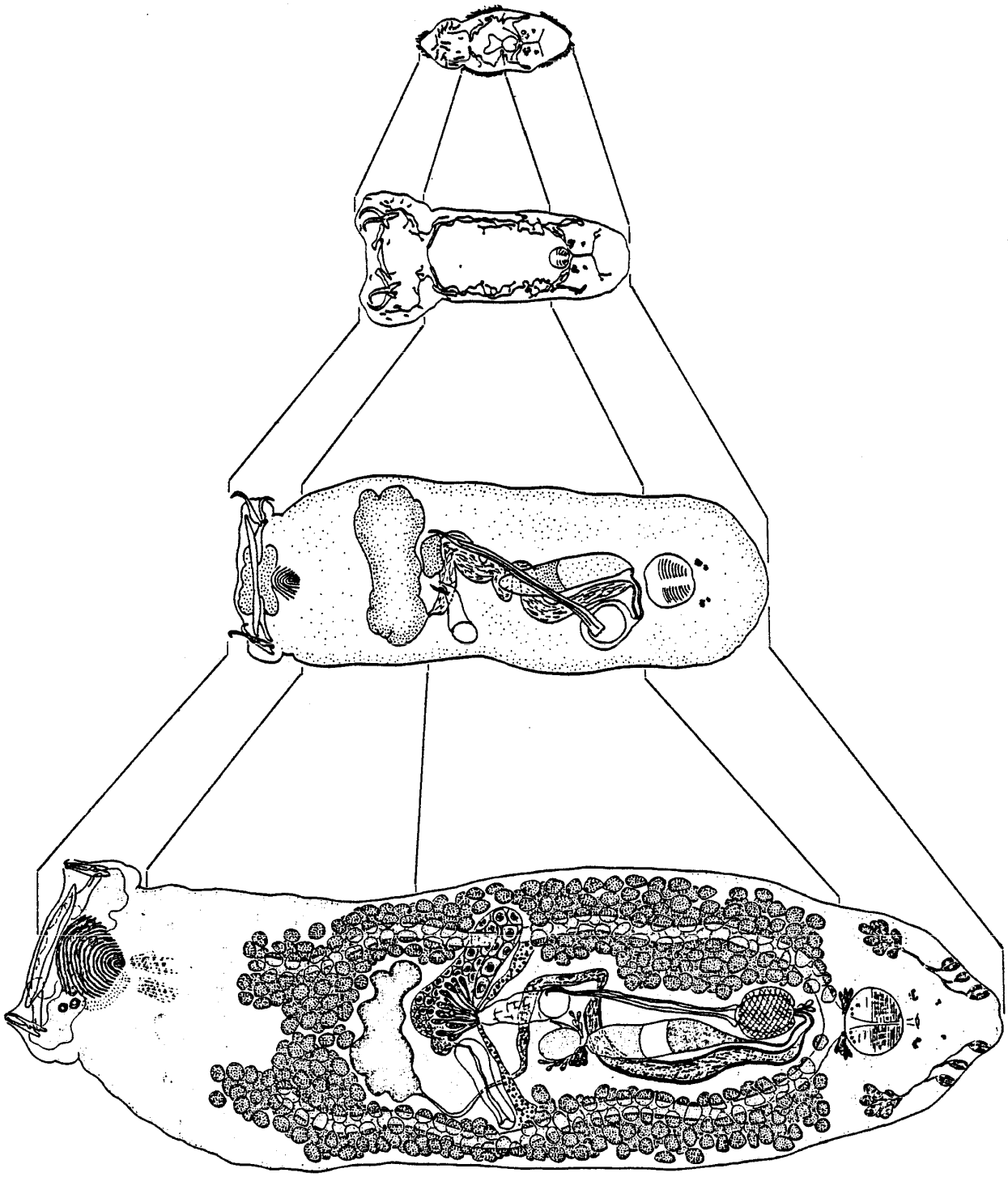


Fig. 135 - Allométrie de croissance chez *Diplectanum aequans.*

neuf paires de protonéphridies. Les lentilles des taches oculaires postérieures sont encore présentes lorsque les protonéphridies céphaliques se dédoublent.

Les résultats que nous avons obtenus montrent bien qu'au cours du développement de l'appareil osmorégulateur de *Diplectanum aequans* les proronéphriries se multiplient surtout dans les zones de morphogenèse importante: dans la région haptoriale d'abord, pendant la métamorphose du hapteur, dans la région pleurale ensuite, pendant le développement des appareils digestif et génital; le système osmorégulateur reste relativement peu étendu dans la région céphalique. Il existe un parallélisme entre le développement du système osmorégulateur et l'allométrie de croissance chez *Diplectanum aequans* (fig. 135) comme l'a mentionné KTARI (1971: 127-133) pour *Microcotyle mormyri* Lorenz, 1878. Il y a augmentation de taille de la région pleurale par rapport à la région céphalique. L'accroissement relativement faible de la région haptoriale de *Diplectanum aequans* provient du fait que les *Diplectanidae* possèdent un hapteur simple et non un hapteur muni d'une importante série de pinces comme chez les *Microcotylidae* Taschenberg, 1879.

3.4.2.1.3- ***Développement de l'appareil génital***

Diplectanum aequans est une espèce protandre et nous avons noté l'apparition du pénis chez un individu de 0,46mm de long. Le pénis est alors peu sclérifié et parfois replié, comme on peut encore le noter chez des individus de 0,85mm. Seuls les spécimens mesurant au moins 0,75mm possèdent un pénis bien sclérifié.

Le complexe génital mâle peut être développé chez des individus mesurant 0,70mm et le massif ovarien apparait chez ceux mesurant plus de 0,90mm. Les vitellogènes peuvent apparaître chez des parasites de 0,67mm, tandis que d'autres, mesurant de 0,76 à 0,95mm, en sont encore dépourvus.

3.4.2.2- ***Développement post-larvaire des autres*** **Diplectaninae**

Chez *Cycloplectanum* sp. parasite d'*Epinephelus guaza*, le développement des hamuli, dorsaux et ventraux, est déjà bien entamé lorsque la barre transversale médiane apparaît. Chez le plus jeune individu observé, la barre médiane mesure 30µm; elle n'a pas encore augmenté de taille chez un individu plus âgé possédant des barres transversales latérales de 27 à 28µm de long. Par contre les hamuli ont nettement grandi chez ce dernier: de 47 et 48µm les hamuli ventraux sont passés à 52 et 54µm, de 42 et 45µm les hamuli dorsaux sont passés à 46 et 47µm. Chez l'individu le plus âgé l'un des hamuli dorsaux commence à prendre sa forme définitive, l'autre est encore constitué par la lame surmontée d'une masse grossièrement sphérique représentant le manche et la garde encore confondus; les squamodisques sont encore absents (fig. 136).

Comme *Diplectanum aequans*, les autres espèces du genre *Diplectanum* dont nous avons pu étudier l'appareil osmorégulateur conservent l'anse céphalique que nous avons décrite sur le collecteur antérieur des oncomiracidiums.

Ce sont: *Diplectanum aculeatum, Diplectanum dollfusi* et *Diplectanum sciaenae*.

3.4.2.3- **Développement post-larvaire des *Lamellodiscinae***

Le développement post-larvaire des *Lamellodiscus* rappelle celui des *Diplectaninae*.

3.4.2.3.1- ***Transformation du hapteur***

EUZET (1957) a observé, chez une espèce rapportée à *Lamellodiscus ignoratus*, l'apparition successive des hamuli ventraux, des hamuli dorsaux, des barres transversales et des lamellodisques. Cet auteur a noté le développement complet de l'armature du hapteur chez un individu de 0,20mm de long. D'après EUZET et AUDOUIN (1959), les barres transversales se différencieraient en même temps que le lamellodisque chez *Furnestinia echeneis*.

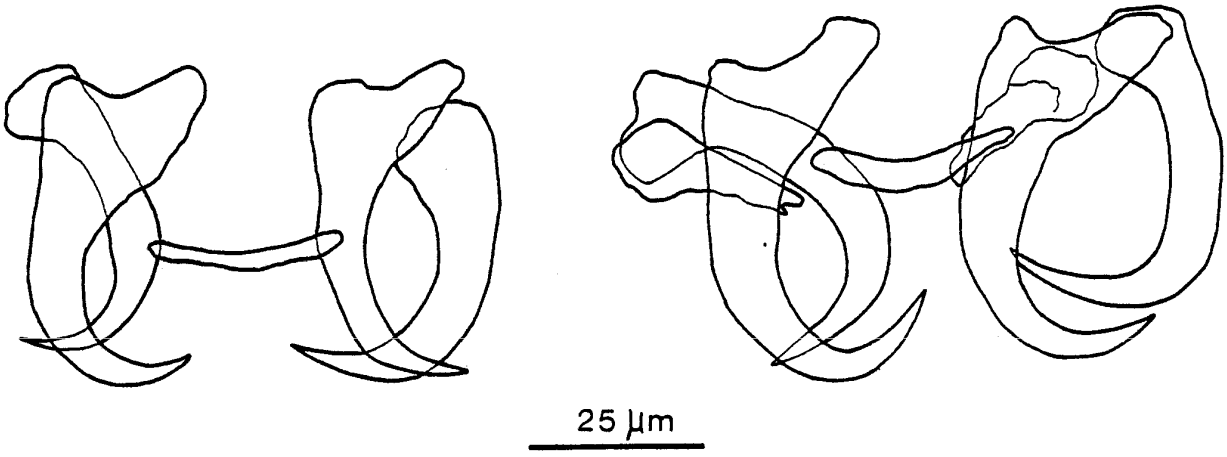


Fig. 136 - Deux stades du développement des pièces de l'armature du hapteur de *Cycloplectanum* sp. parasite d'*Epinephelus guaza.*

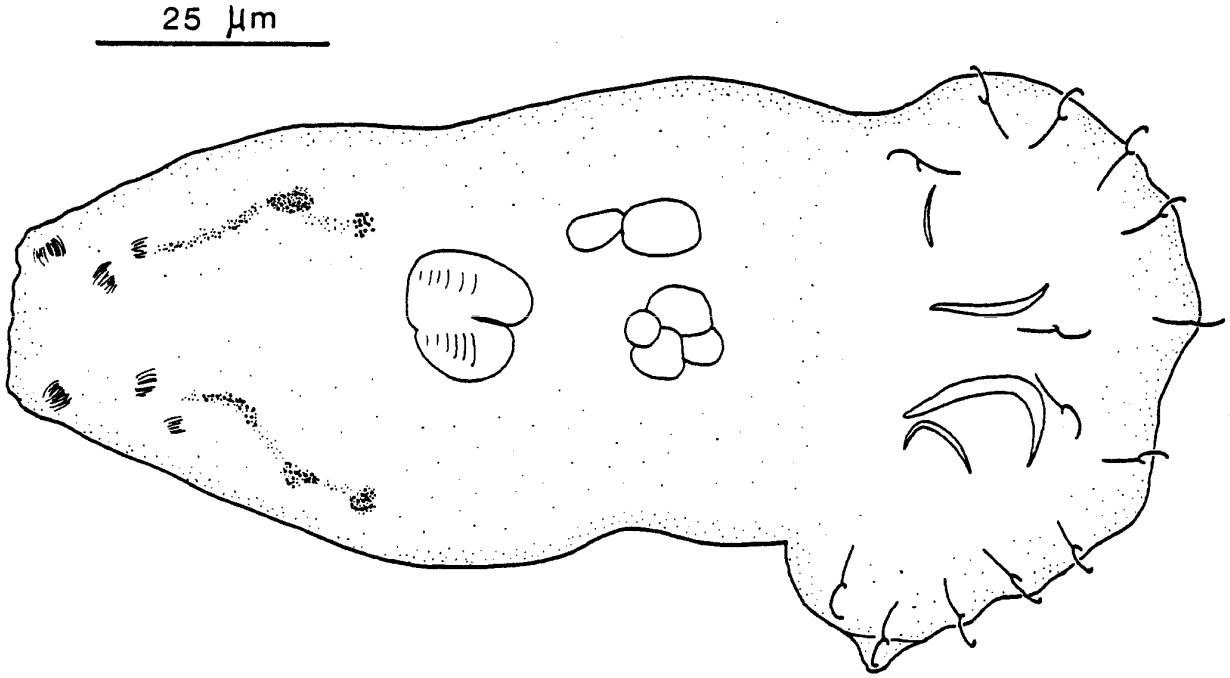


Fig. 137 - Post-larve de *Lamellodiscus* sp. (*Lamellodiscus virgula* ou *Lamellodiscus drummondi*) parasite de *Pagellus acarne.*

Chez une post-larve de *Lamellodiscus* sp. (*Lamellodiscus drummondi* ou *Lamellodiscus virgula*) mesurant 0,13mm, trouvée sur les branchies de *Pagellus acarne*, nous avons relevé la présence des ébauches des hamuli ventraux et dorsaux, constituées par des pièces arquées (fig. 137).

BYCHOWSKY (1957: 167-170) a suivi le développement post-larvaire de *Lamellodiscus elegans*. Cet auteur précise que les crochetons latéraux ne grandissent plus après l'éclosion de l'oncomiracidium et souligne que les post-larves qui viennent de se fixer sont parfois de taille plus petite que les oncomiracidiums libres. Il note que la barre transversale médiane apparaît avant les barres transversales latérales. D'après les figures illustrant son travail, les trois barres transversales sont présentes chez une post-larve de 92µm de long et les lamellodisques chez une post-larve de 160µm de long. Il faut souligner que ces organes adhésifs accessoires ont alors l'aspect des lamellodisques du genre *Protolamellodiscus* et qu'ils ne présentent l'aspect typique des lamellodisques du genre *Lamellodiscus* que chez une post-larve de 170µm de long (fig. 138).

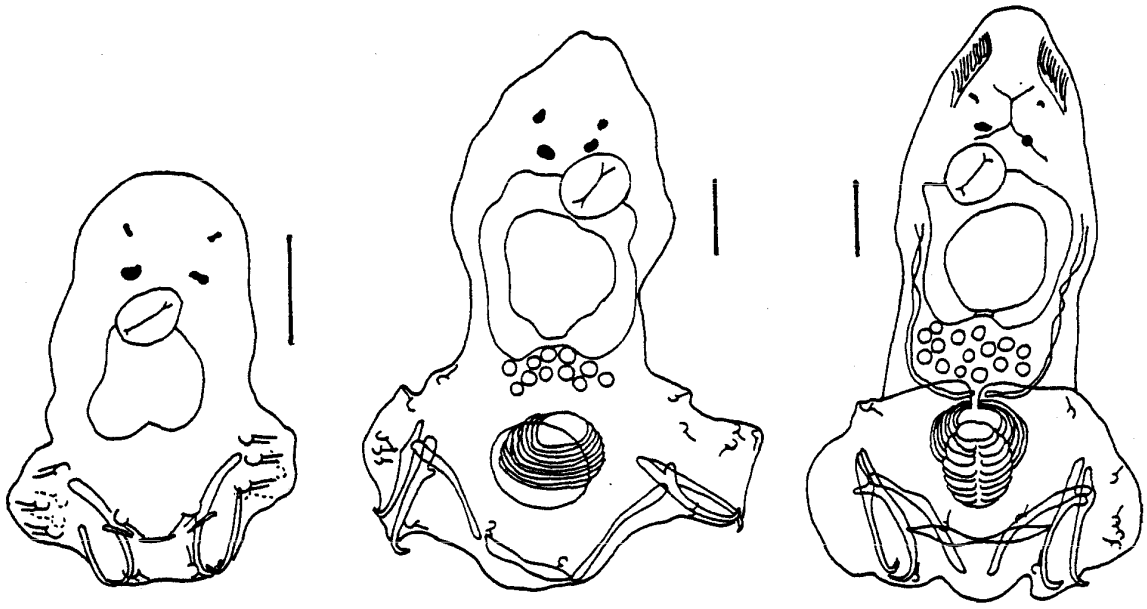


Fig. 138 - Développement post-larvaire de *Lamellodiscus elegans* (d'après BYCHOWSKY, 1957). - A : Stade des barres transversales ; B : Stade "*Protolamellodiscus*" ; C : Stade "*Lamellodiscus*" (pour chaque dessin l'échelle représente 25 µm).

3.4.2.3.2- *Développement de l'appareil osmorégulateur*

L'appareil osmorégulateur des *Lamellodiscinae* semble se développer suivant un plan assez semblable à celui que nous avons vu chez les *Diplectaninae*.

Chez *Furnestinia echeneis*, nous avons compté neuf paires de protonéphridies chez une post-larve de 0,45µm de long. Le passage de quatre paires de protonéphridies de l'oncomiracidium à neuf paires s'est réalisée par l'apparition, dans chaque hémicorps, de deux protonéphridies haptoriales supplémentaires et par le dédoublement de la protonéphridie haptoriale larvaire, de la protonéphridie pleurale et de la protonéphridie céphalique. Ce système osmorégulateur répond à la formule:

$$2\,[(2 + 1) + (2 + 1 + 1 + 2)]$$

Dans les trois cas où nous avons effectué cette observation, le dédoublement de la protonéphridie céphalique a précédé celui de la protonéphridie pharyngienne, alors que c'est l'inverse chez *Diplectanum aequans*.

Comme chez l'oncomiracidium, l'anse céphalique du collecteur antérieur est absente chez les adultes de *Lamellodiscus erythrini, Lamellodiscus gracilis, Lamellodiscus knoepffleri, Furnestinia echeneis* et *Protolamellodiscus serranelli*. D'après les figures que donne MURRAY (1931) il en est de même chez *Lamellodiscus major* et *Murraytrema robustum*, mais l'anse céphalique existerait chez *Lamellodiscus pagrosomi*; ce dernier point peut paraître surprenant et mériterait d'être confirmé.

3.4.2.3.3- ***Développement de l'appareil génital***

Chez *Furnestinia echeneis*, le plus petit individu sur lequel nous avons noté la présence de l'ébauche des pièces copulatrices mâles mesurait 0,45mm. Ces pièces étaient formées chez un autre individu mesurant 0,47mm dont le testicule était développé.

L'ébauche de l'ovaire n'était pas envore visible chez un individu de 0,55mm de long.

3.4.2.3.4- ***Développement de l'appareil digestif***

D'après les figures publiées par BYCHOWSKY (1957: 167-170) le tube digestif de la jeune post-larve de *Lamellodiscus elegans* est sacciforme, puis devient annulaire et donne un intestin constitué de deux caecums parallèles par scission de la partie postérieure (fig. 138).

D'après les observations que nous avons pu effectuer, en particulier sur les oncomiracidiums de *Furnestinia echeneis* et de *Diplectanum aequans* (fig. 119 et 120) ainsi que ceux de *Diplectanum sciaenae, Cycloplectanum beverleyburtonae* et *Cycloplectanum echinophallus*, l'intestin des oncomiracidiums de ces espèces possède déjà les ébauches des deux caecums digestifs au moment de l'éclosion.

BYCHOWSKY (1957: 158-193) figure un intestin annulaire ou formé de deux caecums séparés chez l'oncomiracidium de diverses espèces. De leur côté, LLEWELLYN (1963) et KEARN (1963b-c et 1974c) décrivent un intestin annulaire chez l'oncomiracidium de plusieurs *Capsalidae* Baird, 1853. Cependant KTARI (1971: 211-245) représente un intestin sacciforme chez l'oncomiracidium de plusieurs *Polyopisthocotylea*. Il est possible que la morphologie de l'intestin des adultes de certains *Monopisthocotylea* existe déjà chez l'oncomiracidium. Cette question mériterait d'être approfondie. Le genre *Ancyrocephalus* Creplin, 1839 *sensu lato*, dont certaines espèces ont un intestin formé de deux caecums indépendants (*Ancyrocephalus paradoxus* Creplin, 1839 par exemple) et d'autres un intestin annulaire (*Ancyrocephalus cruciatus* (Wedl, 1857) par exemple) pourrait éventuellement constituer un bon matériel de comparaison.

3.4.3.- TERATOLOGIE CHEZ LES *DIPLECTANIDAE*

Des cas de tératologie ont été rarement décrits chez les Monogènes; la plupart portent sur le hapteur et concernent des *Polyopisthocotylea* adultes (BOVET, 1967; OLIVER et REICHENBACH-KLINKE, 1972 et 1973; LARSON, 1977). Un seul cas est décrit chez les *Monopisthocotylea* par EUZET et SURIANO

Tab. 5 - Nombre et disposition des taches oculaires chez les espèces du genre *Diplectanum*. Au centre de chaque case figure le nombre total et le pourcentage de cas correspondants observés ; les autre valeurs représentent le nombre de cas correspondant à chacune des possibilités schématisées dans la colonne de gauche.

Type	*Diplectanum aequans*	*Diplectanum laubieri*	*Diplectanum sciaenae*	*Diplectanum bocqueti*	*Diplectanum dollfusi*	*Diplectanum aculeatum*	*Diplectanum chabaudi*	*Diplectanum grassei*	*Diplectanum similis*	*Diplectanum labourgi*	Total
0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	2	4 *0,6 %*
1	0	0	1 2 1	2 2	4 2 2	0	2 1 1	0	0	4 3 1	1 14 *2,2 %* 8 5
2	2 1 3	0	1 3 5 1	1 12 11	1 1 10 8	1 4 3	1 2 1	1 3 4	0	1 20 19	60 *9,4 %*
3	4	0	22	2	12	2	4	0	1	5	52 *8,1 %*
4	225 *94,9 %*	6 *100 %*	115 *79,9 %*	5 *23,8 %*	16 *37,2 %*	60 *89,5 %*	35 *81,4 %*	10 *71,4 %*	2 *66,6 %*	37 *54,4 %*	511 *79,7%*

(1977). KTARI (1971: 106-109) signale quelques exemples sur les œufs et les oncomiracidiums de *Microcotyle mormyri* Lorenz, 1878 et LAMBERT (1980a) rapporte un cas chez l'oncomiracidium d'*Oncocleidus principalis* Mizelle, 1936.

En plus d'un cas déjà décrit (OLIVER, 1970), nous avons relevé plusieurs tératologies affectant els pièces sclérifiées et les taches oculaires des *Diplectanidae*.

3.4.3.1- Tératologie chez les oncomiracidiums

Les tératologies sont rares chez les oncomiracidiums. Au laboratoire nous avons obtenu un oncomiracidium de *Diplectanum aequans* avec 13 crochetons latéraux au lieu de 14, par suite de la disparition de l'un des crochetons IV (les ébauches des hamuli ventraux, souvent difficiles à observer, étaient bien visibles chez cet individu). Nous avons également obtenu expérimentalement un oncomiracidium de *Cycloplectanum echinophallus* dont les taches oculaires étaient fusionnées en une masse compacte englobant trois lentilles seulement au lieu de quatre.

3.4.3.2- Tératologie chez les adultes

Les tératologies sont plus nombreuses chez les *Diplectanidae* adultes que chez les oncomiracidums.

3.4.3.2.1- *Tératologie anatomique*

On peut rappeler ici le cas de rétention des œufs que nous avons décrit plus haut et que nous avons cru pouvoir mettre en rapport avec une malformation de l'utérus chez *Diplectanum aequans*.

Chez les espèces du genre *Diplectanum* qui en sont normalement pourvues, le nombre de taches oculaires peut varier de 4 à 0. Le tableau 5 permet de constater plusieurs faits:

- plus de 20% des individus examinés présentent une anomalie oculaire provenant de la disparition d'une ou plusieurs taches oculaires,
- les tératologies extrêmes sont les plus rares: 0,6% des cas avec absence totale de taches oculaires; 2,2% des cas avec une seule tache oculaire,
- le nombre de cas avec deux (9,4%) ou trois (8,1%) taches oculaires sont très voisins,
- les taches oculaires antérieures sont plus sujettes aux anomalies que les taches oculaires postérieures.

3.4.3.2.2- ***Tératologie de l'appareil copulateur mâle***

Sur 1.726 *Funestinia echeneis*, nous avons seulement récolté sept individus avec des pièces copulatrices mâles plus ou moins déformées (fig. 139-A). Nous avons également trouvé trois *Lamellodiscus furcosus* avec un appareil copulateur mâle identifiable par la pièce impaire mais la pièce habituelle fourchue avait l'aspect d'une serpe (fig. 139-B). Dans un cas, chez *Pseudodiplectanum gibsoni,* la malformation concerne l'ampoule proximale et la pièce accessoire (fig. 139-C).

Diplectanum aequans nous a fourni plusieurs exemples de tératologies du pénis. Un seul porte sur l'extrémité proximale où se trouve une pièce supplémentaire massive (fig. 140-A). Des malformations peuvent affecter l'extrémité distale qui est en forme de tire-bouchon (fig. 140-B) ou qui ressemble à une baïonnette sur le canon d'un fusil (fig. 140-C). Dans un cas le pénis est percé au niveau d'une boursouflure située au milieu de sa longueur (fig. 140-D) et dans un autre cas le pénis est plié et régulièrement effilé à son extrémité distale (fig. 140-E). Nous avons encore trouvé un individu avec un pénis déformé et replié (fig. 140-F) et deux individus avec un pénis réduit à un simple moignon (fig. 140-G). Ces tératologies peuvent aller jusqu'à la disparition du pénis comme nous l'avons constaté chez quelques *Diplectanum aequans* ainsi que chez cinq *Diplectanum sciaenae*.

Certaines tératologies de l'appareil copulateur mâle, dont ces dernières, doivent empêcher les individus qui les portent de féconder leur partenaire pendant l'accouplement. Il faut souligner la rareté de ces tératologies et le fait qu'elles ne doivent pas interdire à ces parasites d'être fécondés et d'intervenir quand même dans la reproduction.

3.4.3.2.3- ***Tératologie de l'armature du hapteur***

Des malformations sont plus fréquentes sur les pièces sclérifiées du hapteur.

On peut admettre que les rangées dédoublées sur les squamodisques des *Diplectanidae* représentent des tératologies mineures (fig. 60 et 62).

Chez *Protolamellodiscus serranelli* nous avons trouvé un individu avec un lamellodisque dont les neuf lamelles étaient ouvertes vers l'avant, alors que les premières sont normalement fermées et circulaires. La première dessine une spire de un tour et demi et l'extrémité de plusieurs d'entre elles est recourbée en crosse. Les barres transversales de ce spécimen étaient atypiques: barres transversales latérales effilées à leur extrémité interne au lieu d'être renflées en massue, barre transversale médiane relativement étroite et effilée (fig. 141).

Chez *Protolamellodiscus raibauti* nous avons rencontré un cas comparable chez un individu avec deux lamellodisques tératologiques formés de 9 lamelles (au lieu de 10). Sur l'un d'eux la troisième lamelle, dédoublée en son centre, pourrait résulter de la soudure de deux lamelles. Sur l'autre, la première lamelle est une spire de prés de un tour et demi: celle-ci pourrait également provenir de la fusion de deux lamelles (fig. 142).

La barre transversale médiane est parfois atypique ou franchement tératologique: régulièrement effilée et arquée chez *Diplectanum aequans* (fig. 143-A); très massive ou au contraire effilée chez *Diplectanum banyulense* (fig. 1473-B); de forme variable ou même asymétrique chez *Diplectanum bocqueti* (fig. 143-C); effilée chez *Diplectanum chabaudi* (fig. 143-D). Sa morphologie est également très variable chez *Diplectanum dollfusi* où les formes extrêmes doivent être considérées comme des tératologies (fig. 143-E). Elle peut aussi être dissymétrique chez *Diplectanum sciaenae* (fig. 143-F).

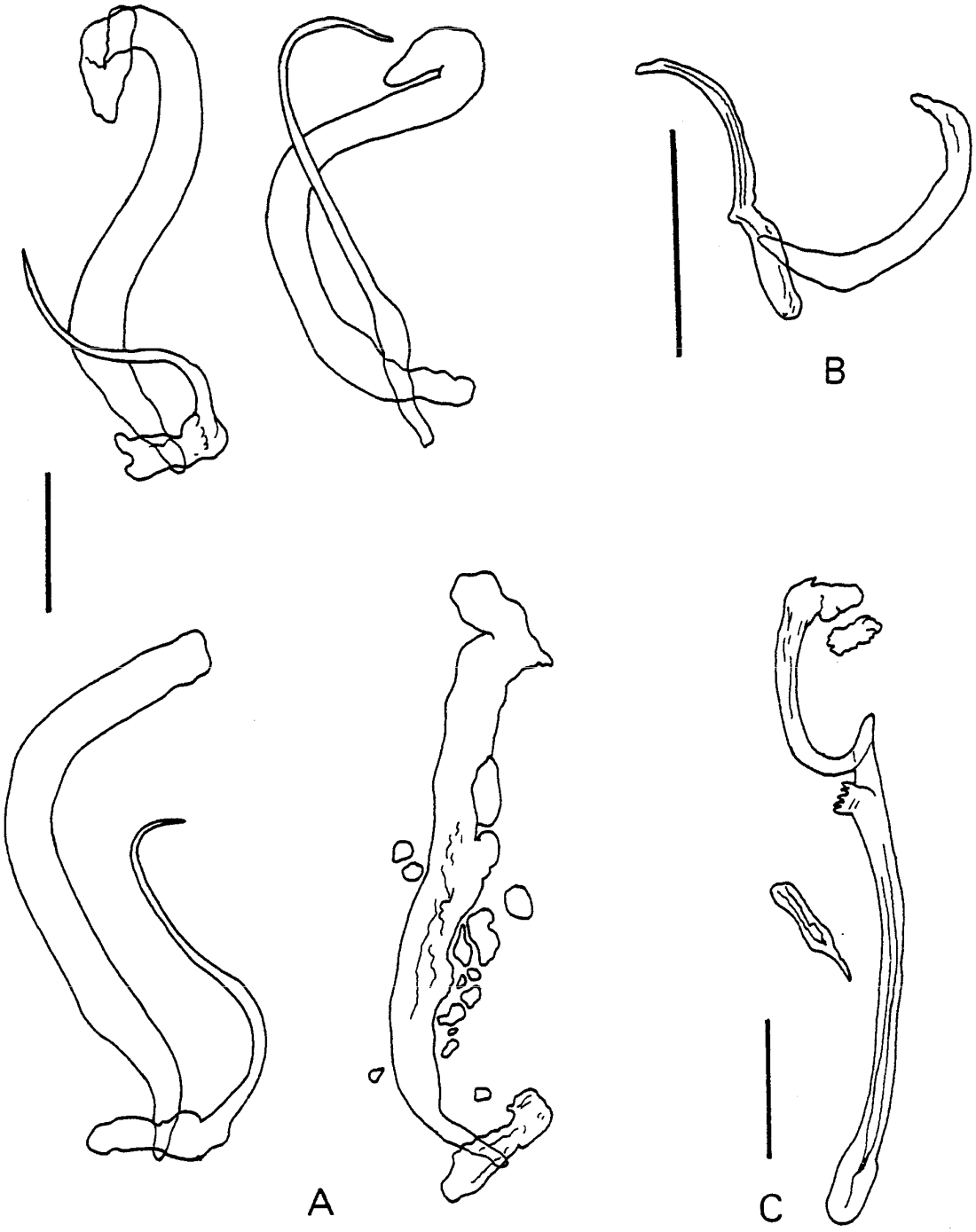


Fig. 139 - Pénis tératologiques de quelques espèces de *Diplectanidae*. - A : *Furnestinia echeneis* ; B : *Lamellodiscus furcosus* ; C : *Pseudodiplectanum gibsoni*.

Fig. 140 - Pénis tératologiques de quelques spécimens de *Diplectanum aequans.*

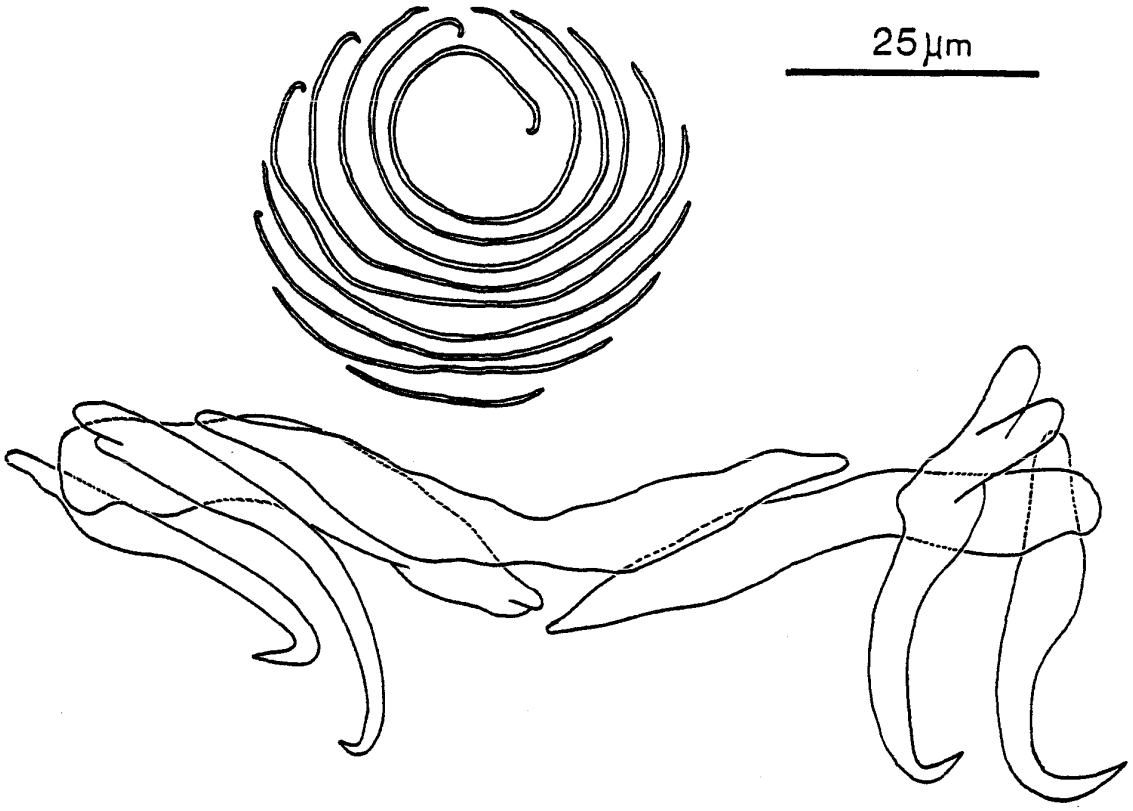


Fig. 141 - Hapteur de *Protolamellodiscus serranelli* avec une armature tératologique.

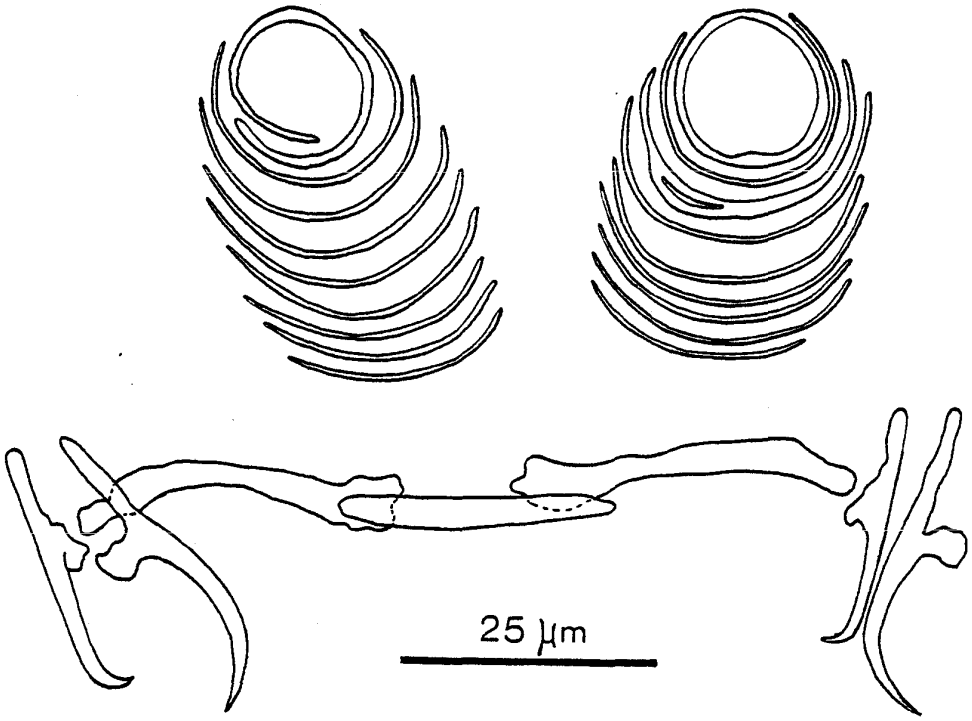


Fig. 142 - Hapteur de *Protolamellodiscus raibauti* avec des lamellodisques tératologiques.

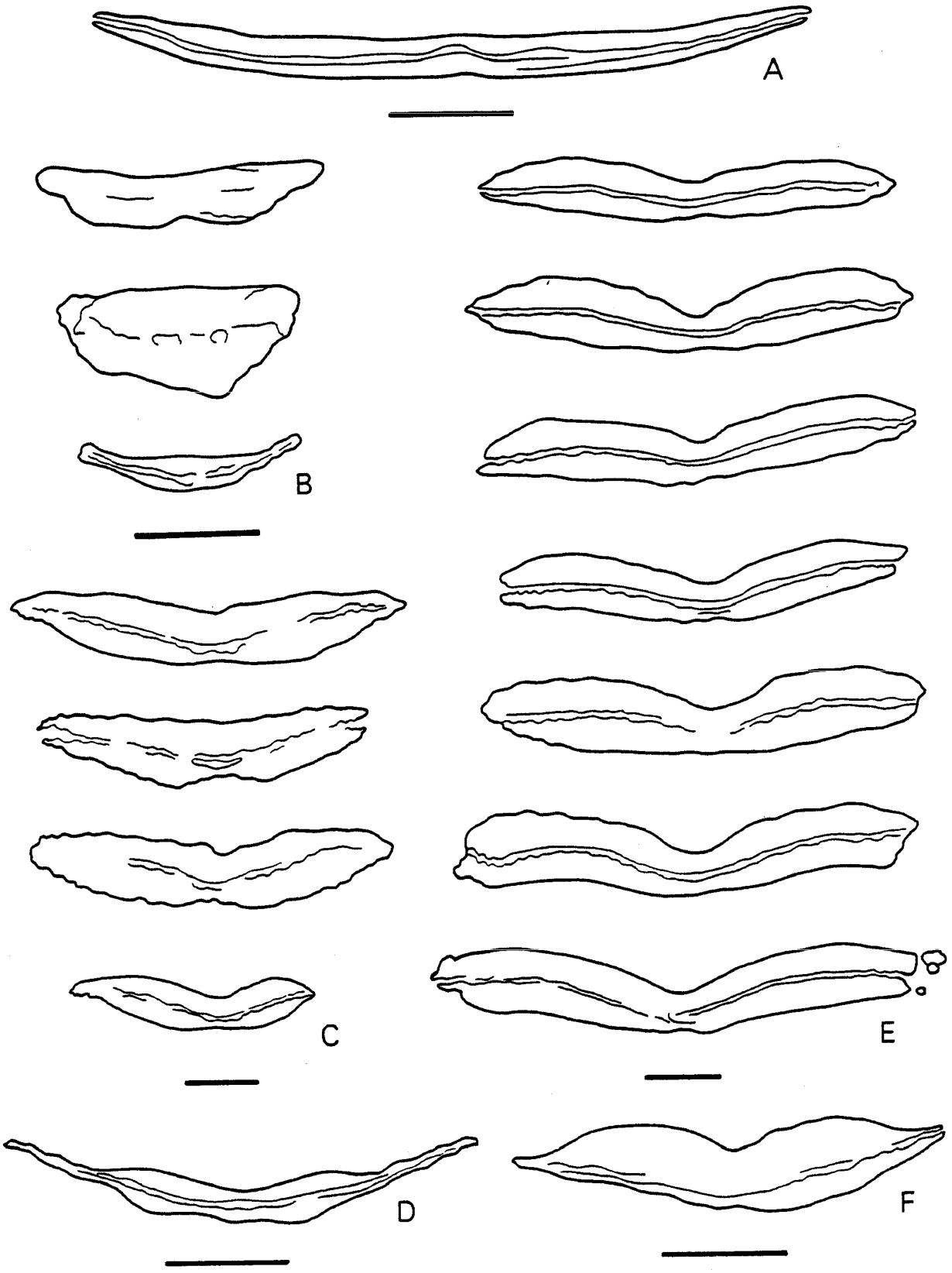


Fig. 143 - Barres transversales médianes du hapteur atypiques ou tératologiques de quelques espèces du genre *Diplectanum*. - A : *Diplectanum aequans* ; B : *Diplectanum banyulense* ; C : *Diplectanum bocqueti* ; D : *Diplectanum chabaudi* ; E : *Diplectanum dollfusi* ; F : *Diplectanum sciaenae* (l'échelle graphique représente 25 µm pour chaque espèce).

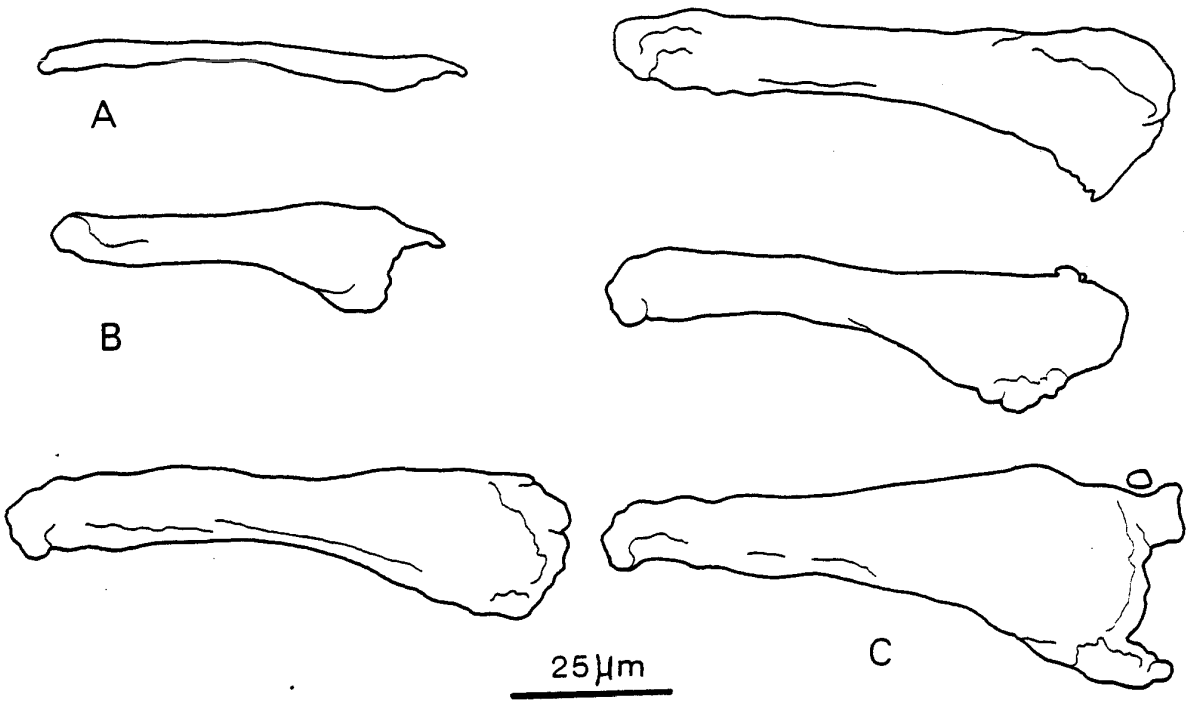


Fig. 144 - Barres transversales latérales du hapteur atypiques ou tératologiques de quelques espèces de *Diplectanidae*. - A : *Lamellodiscus furcosus* ; B : *Diplectanum bocqueti* ; C : *Diplectanum dollfusi*.

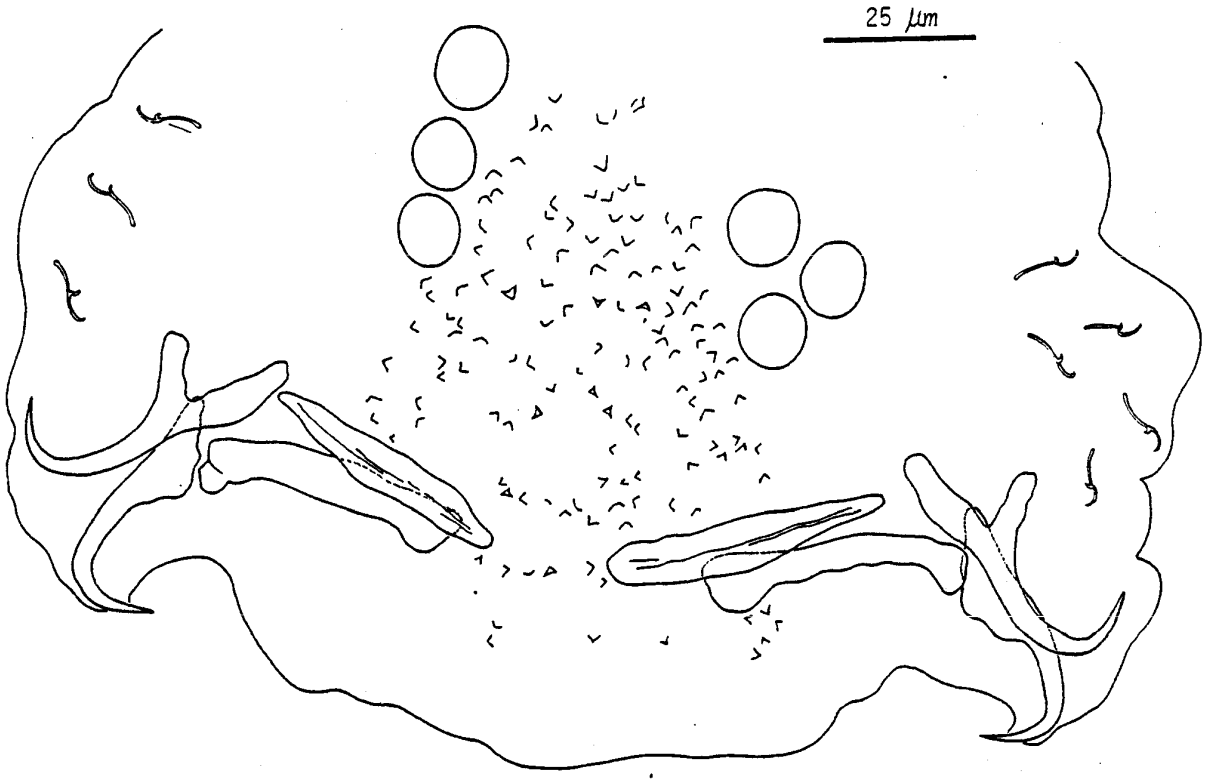


Fig. 145 - Hapteur tératologique d'un jeune *Diplectanum aequans* avec quatre barres transversales latérales.

Des barres transversales latérales de forme anormale ont été observées chez *Lamellodiscus furcosus* (fig. 144-A), *Diplectanum bocqueti* (fig. 144-B) et *Diplectanum dollfusi* (fig. 144-C).

Un jeune individu appartenant à l'espèce *Diplectanum aequans* (hôte, morphologie du pénis et des hamuli), dont les squamodisques étaient en cours de formation, possédait une barre transversale médiane scindée en deux transversalement (fig. 145). Le hapteur, muni de quatre barres transversales (latérales) rappelant ainsi le "type *Diplectanocotyla*" que l'on rencontre chez ce genre décrit par YAMAGUTI (1953).

Cet exemple suggère que les tératologies, lorsqu'elles sont inscrites dans le génotype et qu'elles n'affectent pas l'appareil reproducteur, pourraient constituer un moteur de la spéciation comme l'avaient envisagé DARESTE (1867) pour l'origine des races animales et NAUDIN (1867) pour l'origine des races végétales.

3.4.4.- CONCLUSION

L'étude de l'installation de *Diplectanum aequans* sur les branchies de *Dicentrarchus labrax* nous a permis de mettre en évidence, chez ce poisson, l'existence d'une période de non-infectivité de l'hôte. Ce phénomène, également observé chez la Carpe par PROST (1963), est peut-être plus général chez les Monogènes et mériterait d'être recherché sur d'autres espèces.

Les observations de KEARN (1968), de CONE et BURT (1981) et les expériences de CABRAL et de FRAILE (rapportées par RAIBAUT, 1985) confirment que l'infestation a lieu par la voie cutanée et l'ouverture operculaire.

Chez *Diplectanum aequans* nous avons suivi le développement des dispositifs de fixation du hapteur et les premières phases de l'évolution du système osmorégulateur. La construction des squamodisques à partir d'éléments semblables aux écailles tégumentaires conforte l'hypothèse de la nature et de l'origine des ces pièces émise par BYCHOWSKY (1957: 356).

Comme chez les *Polyopisthocotylea*, il existe une allométrie de croissance chez les *Diplectanidae* et le développement du système osmorégulateur suit cette allométrie. La multiplication des protonéphridies au cours du développement post-larvaire des Monogènes pourrait être liée à des besoins physiologiques consécutifs à l'activité métabolique particulièrement importante pendant les phases de croissance.

Les tératologies sont rares chez les *Diplectanidae* et leur intérêt est donc limité. Elles justifient la nécessité de décrire les espèces nouvelles d'après une collection d'individus et non d'après un petit nombre ou un seul spécimen, ce dernier étant éventuellement susceptible d'être atteint d'une malformation plus ou moins importante.

3.5.- FIXATION DES *DIPLECTANIDAE* ADULTES SUR LES BRANCHIES DE L'HOTE

Une fois installés sur les branchies de l'hôte, les *Diplectanidae* adultes vont y vivre et s'y nourrir, solidement accrochés par leurs différents systèmes de fixation. Il en résultera parfois la formation de lésions sur les branchies du poisson.

3.5.1.- NUTRITION DES *DIPLECTANIDAE* ADULTES

On admet généralement que les *Polyopisthocotylea* sont hématophages et que la majorité des *Monopisthocotylea* se nourrit de mucus et de cellules épithéliales, cutanées ou branchiales selon les espèces, ou de débris cellulaires (BYCHOWSKY, 1957: 81; BAER et EUZET, 1961: 258). Ces différents types d'alimentation ont été mis en évidence chez quelques *Polyopisthocotylea* (LLEWELLYN, 1954) et *Monopisthocotylea* (KEARN, 1963d). BYCHOWSKY (1957: 81) ajoute que certains *Monopisthocotylea* absorbent du sang comme le signalent également USPENSKAYA (1962) et KEARN (1963d et 1971).

Pendant la prise alimentaire, le pharynx de *Diplectanum aequans* est évaginé. Chez les *Diplectanidae*, la partie antérieure du pharynx est musculaire et la partie postérieure aurait une fonction glandulaire car c'est là que débouchent les glandes pharyngiennes comme le montre la photographie de la figure 69 réalisée au microscope électronique à balayage. Les glandes pharyngiennes sont situées dans le pharynx chez les *Capsalidae* Baird, 1853 et à l'extérieur de cet organe chez les *Diplectanidae*. Pendant son évagination, le pharynx appliquerait sa partie postérieure sur les tissus de l'hôte. La sécrétion des glandes pharyngiennes parviendrait directement au contact des tissus branchiaux de l'hôte et pourrait jouer un rôle dans la prédigestion de la nourriture avant son ingestion dans le tube digestif comme l'a démontré KEARN (1963d) pour *Entobdella soleae*. La partie musculaire du pharynx pourrait intervenir pour absorber ces produits prédigérés.

KEARN (1963d) a constaté qu'*Entobdella soleae* se nourrit à partir de l'épiderme qui est rapidement régénéré. Il n'a pas été possible de déterminer la nature exacte de la nourriture absorbée par *Diplectanum aequans*: mucus ou cellules épithéliales? Les lamelles branchiales sont réduites à deux couches épithéliales simples séparées par des cellules en pilastre. L'alimentation à partir de ces cellules entraînerait une destruction partielle de l'épithélium branchial. Nous n'avons pas observé de telles lésions qui sont certainement difficiles à déceler. La présence de sang a été notée dans l'intestin de quatre *Diplectanum aequans* prélevés sur les *Dicentrarchus labrax* après la dissection des branchies. Compte-tenu des conditions dans lesquelles ont été réalisées ces observations, on peut supposer qu'il y a eu ingestion accidentelle d'hématites provenant de la plaie de dissection. L'utilisation du sang de l'hôte comme nourriture par *Diplectanum aequans* reste à démontrer.

3.5.2.- MECANISMES DE FIXATION DES *DIPLECTANIDAE* ADULTES SUR LES BRANCHIES DE L'HOTE

KEARN (1966) a décrit, chez *Diplectanum aequans*, la transformation du parasite cutané, que représentent l'oncomiracidium et la post-larve sur la peau de l'hôte, en parasite branchial lorsque le microbiotope définitif est atteint. Cette transformation porte essentiellement sur le hapteur. Le hapteur larvaire, utilisé pendant la phase cutanée, est constitué par une cupule armée de 7 paires de crochetons marginaux; il se transforme progressivement, après le début de la phase branchiale, par l'acquisition de deux paires d'hamuli et de deux squamodisques.

La fixation des *Diplectanidae* adultes est assurée par des moyens chimiques (sécrétions glandulaires) et mécaniques (hamuli, crochetons latéraux, organes adhésifs accessoires).

3.5.2.1- Dispositifs glandulaires de fixation

Les systèmes glandulaires responsables de la fixation des *Diplectanidae* sont situés dans la région antérieure du corps et dans le hapteur.

3.5.2.1.1- *Dispositifs glandulaires de fixation de la région antérieure*

Les organes glandulaires céphaliques reçoivent la sécrétion produite par des amas de cellules glandulaires situées de chaque côté du corps, les unes en avant, les autres en arrière du pharynx. Ils interviennent temporairement au moment des repas et assurent la fixation de l'animal qui n'est plus maintenu par le hapteur, lorsqu'il se déplace "par culbute" à la manière des sangsues, pour changer de point de fixation. Comparativement, ces organes sont plus importants chez les oncomiracidiums et les post-larves qui effectuent d'importants déplacements pour atteindre le site de fixation alors que le hapteur n'a pas achevé son développement et n'a pas atteint toute son efficacité.

3.5.2.1.2- *Dispositifs glandulaires de fixation du hapteur*

Dans le hapteur se trouvent trois types de formations glandulaires susceptibles d'intervenir dans la fixation:

– deux groupes de trois cellules glandulaires, situés au niveau des extrémités de la barre transversale médiane, semblent être la source d'une substance granuleuse colorable en rouge par le carmin boracique de Grenacher. Nous avons observé ces cellules chez *Diplectanum aequans* (fig. 18 et 132), *Diplectanum aculeatum* et *Diplectanum simile*. Une masse glandulaire, ayant peut-être la même origine, est située au niveau de la barre transversale médiane de *Diplectanum banyulense*;

– deux bourses glandulaires, localisées dans le pédoncule haptorial, aboutissent au niveau des organes adhésifs accessoires (situés l'un sur la face ventrale, l'autre sur la face dorsale du hapteur) chez *Diplectanum banyulense, Cycloplectanum amplidiscatum, Cycloplectanum beverleyburtonae, Cycloplectanum echinophallus, Heteroplectanum yamagutii, Lamellodiscus ignoratus* et *Lamellodiscus knoepffleri*. D'après les descriptions ou les figures originales, ces bourses glandulaires sont constituées par des amas de grosses cellules chez *Diplectanum bilobatum, Calydiscoides flexuosus* et *Lobotrema spari*. De part et d'autre des squamodisques, *Diplectanum dollfusi* possède deux bourses glandulaires qui se dirigent chacune vers une extrémité de la barre transversale médiane;

– une masse glandulaire transversale, parfois volumineuse, existe en avant des organes adhésifs accessoires chez *Diplectanum bocqueti, Diplectanum sciaenae, Diplectanum megacirrus, Lamellodiscus japonicus, Lamellodiscus spari* et *Lamellodiscus takitai*.

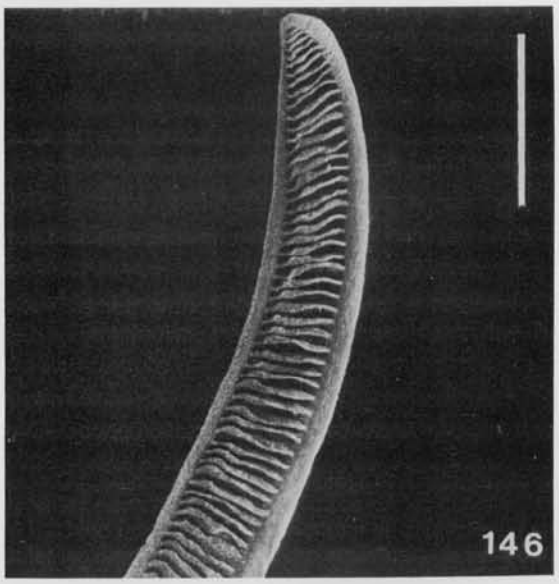
La localisation de toutes ces formations glandulaires laisse penser que leurs sécrétions interviendraient pour faciliter ou renforcer la fixation des organes adhésifs mécaniques, en particulier celle des organes adhésifs accessoires. Toutefois le rôle n'est pas établi avec certitude puisque PALING (1966b) n'a pu démontrer le pouvoir adhésif de ces substances.

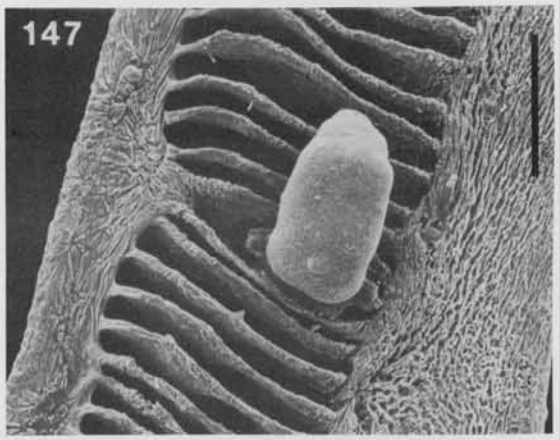
3.5.2.2- Organes de fixation mécanique

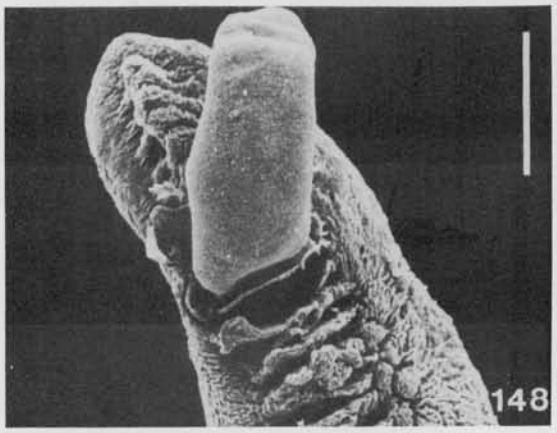
Diplectanum aequans, ainsi que la plupart des autres *Diplectanidae*, se fixe sur les filaments branchiaux (fig. 146) de l'hôte, entre deux lamelles branchiales (fig. 147-148) sur lesquelles s'appliquent les squamodisques (fig. 149-150).

3.5.2.2.1- *Fixation par les hamuli*

La fixation la plus efficace semble être assurée par les hamuli divergents lorsque leur pointe est enfoncée dans le tissu branchial (fig. 151). Les mouvements des hamuli sont commandés par un ensemble de petits muscles reliant deux barres transversales, deux hamuli ou un hamulus et une barre transversale entre eux, ou encore en attachant l'une de ces pièces à la paroi du corps. PALING (1966b) a décrit six muscles assurant le fonctionnement de chaque paire d'hamuli. Nous en avons observé quinze (OLIVER, 1970) chez *Diplectanum aculeatum* (fig. 152) et *Diplectanum simile*.







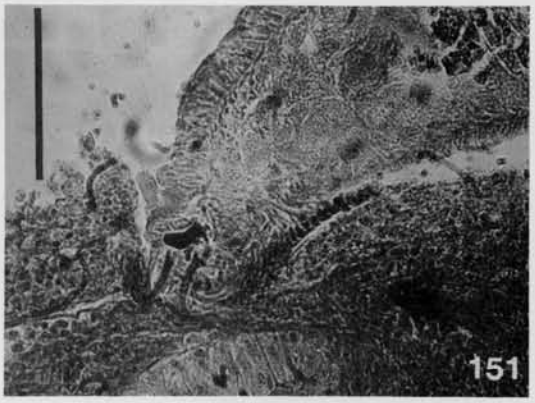


Fig. 146 - Filament branchial de *Dicentrarchus labrax* avec ses lamelles branchiales (échelle : 400 µm).

Fig. 147 - *Diplectanum aequans* fixé entre deux lamelles branchiales du niveau moyen d'un filament branchial de *Dicentrachus labrax*. Noter la déformation du filament branchial sur la gauche de la photographie (échelle : 100 µm).

Fig. 148 - *Diplectanum aequans* fixé entre deux lamelles branchiales de l'extrémité distale d'un filament branchial de *Dicentrachus labrax* (échelle : 100 µm).

Fig. 149 - Coupe histologique de *Diplectanum aequans* fixé entre deux lamelles branchiales de *Dicentrarchus labrax* (échelle : 200 µm).

Fig. 150 - Coupe histologique du hapteur de *Diplectanum aequans* fixé sur un filament branchial de *Dicentrarchus labrax*. Noter les squamodisques appliqués sur les lamelles branchiales (échelle : 75 µm).

Fig. 151 - Coupe histologique du hapteur de *Diplectanum aequans* fixé sur un filament branchial de *Dicentrarchus labrax*. Noter les hamuli divergents implantés dans le tissu branchial (échelle : 75 µm).

A l'extrémité distale des barres transversales latérales sont fixés plusieurs muscles dont la plupart s'attachent sur les hamuli. Nous avons retrouvé le muscle I qui part du sommet de l'hamulus dorsal et qui semble fixé à la base du manche de l'hamulus ventral. Trois autres muscles partent du même point: les muscles VII et VIII s'attachent respectivement sur le bord antérieur et sur une oncosité postérieure de la barre transversale latérale; le muscle IX semble se fixer sur la garde de l'hamulus ventral. Le muscle II relie le sommet du manche de l'hamulus ventral au bord antérieur de la barre transversale latérale. Les muscles III et IV réunissent le bord postérieur de cette pièce à l'hamulus dorsal. Le muscle X est fixé sur la barre transversale latérale à côté du muscle II et au milieu du manche de l'hamulus ventral. A l'extrémité de la garde de l'hamulus ventral se trouvent le muscle VI, s'attachant à la paroi du corps, et le muscle V, se terminant en éventail au niveau de la barre transversale médiane, sans doute fixé sur cette pièce et en même temps sur la barre transversale latérale. Le muscle XI part de la base de la courbure de la pointe de l'hamulus dorsal et se termine au niveau de l'extrémité interne de la barre transversale latérale, mais on ne peut pas savoir avec certitude s'il se fixe sur cette pièce ou sur la barre transversale médiane. Le muscle XII situé à l'extrémité externe de la barre transversale médiane semble se fixer sur la barre transversale latérale. Deux muscles rattachent la barre transversale latérale à la paroi du corps. Le muscle XIII est fixé au même niveau mais sur le bord postérieur. Le muscle XV, en éventail, situé au milieu de la barre transversale latérale, semble être également fixé à l'extrémité de la barre transversale médiane.

En outre, nous avons noté chez *Diplectanum aequans*, la présence de deux muscles longitudinaux, paraissant fixés chacun à une extrémité de la barre transversale médiane et passant antérieurement dans la couche musculaire sous-cutanée. Chez *Diplectanum banyulense* on trouve un muscle en arc de cercle reliant les deux extrémités de la barre transversale médiane. Du sommet de cet arc de cercle partent deux faisceaux musculaires antérieurs. Dans certains cas ce dispositif musculaire prend l'aspect de S croisés (OLIVER, 1968) qui ne représente qu'un cas particulier de la contraction de ces éléments (OLIVER, 1980).

Il parait logique de penser que ces muscles interviennent dans la fixation des *Diplectanidae* au moyen des hamuli. Les hamuli semblent pivoter autour d'un axe virtuel situé à la base du manche. En tirant sur le manche des hamuli dorsaux, les muscles VII et VIII entraineraient l'implantation de la pointe dans les tissus branchiaux. Les muscles II et X auraient la même action sur les hamuli ventraux; cette

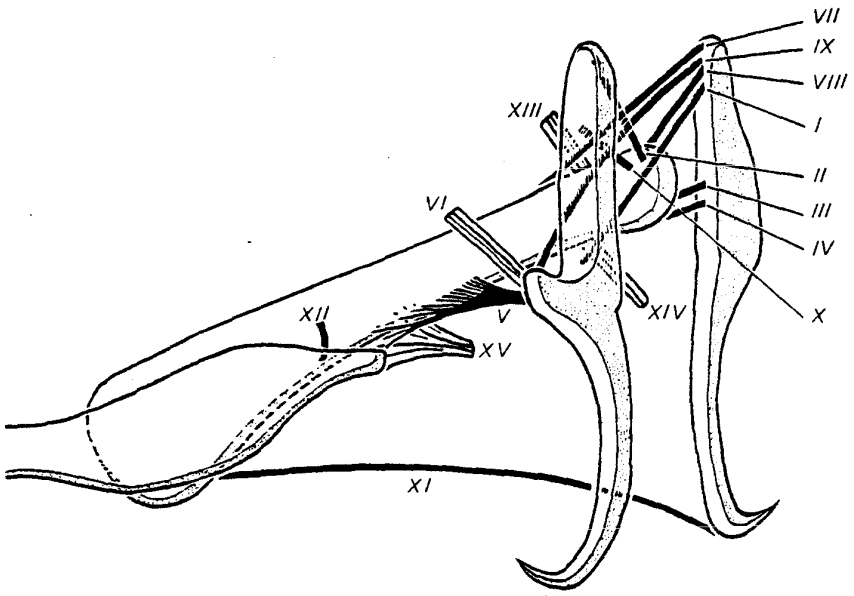


Fig. 152 - Musculature du hapteur de *Diplectanum aculeatum*.

action pourrait être complétée par le muscle VI. La contraction des muscles I et IX entrainerait la fixation simultanée des deux hamuli de chaque paire. Le relâchement de tous ces muscles libérerait la pointe des hamuli et le parasite aurait alors la possibilité de se déplacer sur le filament branchial. La contraction du muscle XI provoquerait le retrait de la pointe des hamuli dorsaux.

3.5.2.2.2- *Fixation par les organes adhésifs accessoires*

L'étude de la fixation des *Murraytrematoidinae*, seule sous-famille de *Diplectanidae* dépourvue d'organes adhésifs accessoires, présenterait un intérêt certain. D'après BYCHOWSKY et NAGIBINA (1977) l'absence d'organes adhésifs accessoires et la réduction de la musculature du hapteur auraient été compensées, dans le genre *Lobotrema*, par l'adaptation à un mode de vie sédentaire et par un enfoncement du hapteur dans les tissus de l'hôte.

Le microscope électronique à balayage nous a permis de constater que les squamodisques forment une sorte de coupe plus ou moins profonde chez *Cycloplectanum beverleyburtonae* (fig. 90), *Cycloplectanum echinophallus* (fig. 100) et souvent chez *Diplectanum aequans* (fig. 51). Chez cette dernière espèce, les squamodisques ont parfois l'aspect d'une plaque légèrement incurvée comme c'est le cas chez *Diplectanum aculeatum* (fig. 76) et *Diplectanum sciaenae* (fig. 86).

Sur la plupart des espèces étudiées, nous avons relevé la présence de deux faisceaux musculaires longitudinaux fixés sur les organes adhésifs accessoires et se rattachant, en avant, à la couche musculaire sous-cutanée.

Les organes adhésifs accessoires s'appliquent sur les lamelles branchiales (fig. 149-150). Le repli tégumentaire (R.t.) qui les borde chez *Diplectanum aequans* (fig. 57), *Cycloplectanum beverleyburtonae* (fig. 90), *Cycloplectanum echinophallus* (fig. 100), *Lamellodiscus elegans, Lamellodiscus erythrini, Lamellodiscus verberis* et certainement d'autres espèces, doit contribuer à assurer leur "étanchéité". Ils peuvent alors fonctionner comme des ventouses grâce à l'action des muscles longitudinaux dont la contraction doit provoquer un effet de dépression. L'éperon surmontant les pièces des squamodisques des *Diplectaninae* leur permet sans doute de jouer un rôle anti-dérapant (fig. 60-63 et 91). Les lamellodisques des *Lamellodiscinae* jouent un rôle identique à celui des squamodisques des *Diplectaninae* et complètent l'action des hamuli. Chez *Furnestinia echeneis*, dont les hamuli sont proportionnellement réduits, on peut attribuer un rôle primordial au lamellodisque qui est relativement très important (comparer la figure 105 avec les figures 51 et 59). Aucune observation ne permet d'estimer si l'efficacité des placodisques des *Rhabdosynochinae* est semblable à celle des squamodisques et des lamellodisques.

3.5.2.2.3- *Rôle des crochetons latéraux*

La morphologie des crochetons latéraux révélée par le microscope électronique à balayage, en particulier chez *Diplectanum aequans* (fig. 59), *Diplectanum aculeatum* (fig. 58) et *Diplectanum sciaenae* (fig. 86), ainsi que les réactions tissulaires qu'ils déclenchent parfois sur les branchies de l'hôte (ROUBAL, 1986), nous fait penser qu'ils jouent dans la fixation un rôle plus important que PALING (1966b) ne le pensait. Ils contribuent peut-être à maintenir l'adhésion sur le filament branchial lorsque les hamuli s'enfoncent dans les tissus après un déplacement.

3.5.2.2.4- *Rôle des écailles tégumentaires*

PALING (1966b) suppose que les écailles tégumentaires les plus postérieures interviennent activement dans la fixation en pénétrant dans le tissu branchial. SHAW (1980) pense que ces écailles interviennent en particulier pendant la première phase de l'installation de *Diplectanum aequans* sur les branchies.

Il convient de noter les éléments suivants:

- les écailles tégumentaires vraies sont toujours localisées à la partie postérieure du corps,
- les squamodisques ne sont pas différenciés au moment de l'installation du parasite sur les branchies,

- il y a homologie entre les écailles tégumentaires et les pièces des squamodisques,
- les cinq espèces de *Diplectanidae* possédant des écailles que nous avons étudiées, sont localisées entre les lamelles secondaires des filaments branchiaux. Au contraire, *Furnestinia echeneis*, qui est dépourvu d'écailles, "coiffe" habituellement les lamelles branchiales avec son énorme lamellodisque cupuliforme,
- sur les coupes histologiques des branchies que nous avons réalisées, les lamelles branchiales mesurent jusqu'à 550-600µm de haut. Cette dimension correspond à la taille d'un juvénile ou approximativement à la moitié de la taille d'un adulte de *Diplectanum aequans*; elle représente les parties du corps couvertes d'écailles tégumentaires vraies.

Ces arguments nous conduisent à considérer que les écailles tégumentaires du corps jouent effectivement un rôle anti-dérapant. Elles facilitent donc la fixation des *Diplectanidae* sur les branchies de l'hôte, entre les lamelles secondaires. Leur rôle est probablement plus important pendant la phase d'installation sur les branchies, lorsque les jeunes animaux sont encore dépourvus d'organes adhésifs accessoires.

Les écailles tégumentaires présentes sur le hapteur de certaines espèces comme *Diplectanum aculeatum* (fig. 78-79) et *Diplectanum sciaenae* (fig. 85) jouent vraisemblablement un rôle identique.

3.5.2.2.5- *Cas particulier de* Furnestinia echeneis

Chez *Furnestinia echeneis*, le rôle du lamellodisque dans la fixation est prépondérant. La taille relative et la position des hamuli (fig. 105) implique qu'ils interviennent secondairement. Effectivement il n'y a pratiquement pas d'ancrage dans le tissu branchial et on peut très facilement détacher ces parasites.

Bien qu'ayant une structure assez différente, le fonctionnement du hapteur de *Furnestinia echeneis* rappelle celui d'*Ergenstrema mugilis* Paperna, 1964 décrit par LAMBERT et SANFILIPPO (1977). *Furnestinia echeneis* subit apparemment la transformation d'un parasite cutané (dont le hapteur constitue une cupule ventrale chez l'oncomiracidium) en parasite branchial (dont le hapteur a acquis des éléments supplémentaires: hamuli, barres transversales, lamellodisque) décrite par KEARN (1968). Cependant cette espèce est manifestement retournée au type cutané: seule la face ventrale du hapteur adulte est fonctionnelle, comme c'est le cas chez les *Monopisthocotylea* possédant un hapteur du type cutané classique. En outre chez *Furnestinia echeneis* on peut interpréter la présence exceptionnelle d'individus sur les branchiospines comme un changement de microbiotope sous l'effet de la pression démographique. A cette occasion on doit relever l'identité de comportement avec *Ergenstrema mugilis* Paperna, 1964 considéré comme un parasite revenu au type cutané (LAMBERT et SANFILIPPO, 1977).

3.5.3.- ACTION PATHOGENE DES *DIPLECTANIDAE* SUR LES HOTES

Avant le développement de l'aquaculture marine, les conséquences économiques de la présence des Monogènes chez les Poissons marins étaient négligeables et les effets pathogènes éventuels qui résultent de leur fixation ont été peu étudiés. D'après BAER et EUZET (1961: 245): "Il n'existe, en effet, aucune évidence de la pathogénicité des Monogènes dans la Nature". Cependant elle a été constatée chez les Muges en élevage et en milieu naturel (PAPERNA *et al.*, 1984). Ces accidents sont plus fréquents en aquarium (MACCALLUM, 1927) et dans les élevages où ils sont généralement provoqués par des *Gyrodactylidae* et des *Dactylogyridae* chez les poissons d'eau douce (WUNDER, 1929; WILDE, 1963, BYCHOWSKY, 1957: 76-78; PAPERNA, 1964b; MOLNAR, 1971), par des *Capsalidae* et des *Microcotylidae* chez les poissons marins (HOSHINA, 1968; OGAWA, 1984; PAPERNA *et al.*, 1984).

Pour les *Diplectanidae*, SKINNER (1982) signale que l'action pathogène de *Diplectanum wenningeri* est surtout marquée dans les cas d'infestations sévères et ROUBAL (1986) constate qu'elle dépend de l'espèce parasite en cause. LAMBERT et MAILLARD (1976) précisent que chez *Dicentrarchus labrax*, seul *Diplectanum aequans* provoque une action pathogène sur les tissus branchiaux. Cette action, que nous avons observée (OLIVER, 1977b), se manifeste au point de fixation de *Diplectanum aequans* sur le filament branchial de *Dicentrarchus labrax*. On l'observe parfois pour de jeunes parasites, mais ce sont le plus souvent des adultes qui la provoquent.

A la surface du filament branchial on constate que *Diplectanum aequans* repousse les lamelles branchiales entre lesquelles il se fixe (fig. 153). A ce niveau se développe un bourrelet réactionnel qui finit par envelopper le hapteur du parasite (fig. 154). Sur les branchies prélevées sur un poisson fraîchement tué, ce bourrelet, de couleur blanchâtre, paraît exsangue et ne plus être irrigué par le courant sanguin. Il arrive que les parasites se détachent, laissant une cicatrice sur le filament branchial (fig. 155) où on distingue l'emplacement des hamuli par le trou qu'ils ont creusé dans le tissu branchial (fig. 156). Sur les coupes histologiques on observe le bourrelet réactionnel (B.r.) enveloppant le hapteur (H) ainsi que la partie postérieure du corps (fig. 157-158). Au niveau de l'emplacement des squamodisques et au point où les hamuli pénètrent dans le tissu branchial, des amas d'hématies (hé) traduisent l'existence d'hémorragies plus ou moins importantes (fig. 157-158) provoquées par l'action des sclérites sur le tissu branchial.

ROUBAL (1986) a relevé, en plus de la cicatrice des lamellodisques la présence de petites papilles provoquées par les crochetons marginaux et des rides résultant de la fixation des lamellodisques de *Lamellodiscus acanthopagri* sur le tissu branchial d'*Acanthopagrus australis*. Chez ce poisson seul *Lamellodiscus major* entraîne la formation d'une importante hyperplasie branchiale qui recouvre pratiquement tout le parasite.

Chez les *Diplectanidae* nous n'avons pas rencontré de transformations des branchies avec coalescence des filaments branchiaux voisins semblables à celles décrites chez *Neodactylogyrus macracanthus* (Wegener, 1909) =*Dactylogyrus macracanthus* Wegener, 1909 par WUNDER (1929), chez *Dactylogyrus pseudaspii* Gussev, 1953 =*Dactylogyrus iwanovi* Bychowsky, 1957 par BYCHOWSKY (1957: 76), chez *Dactylogyrus vastator* Nybelin, 1924 par PAPERNA (1964) et chez *Haliotrema spariensis* Roubal, 1981 par ROUBAL (1986).

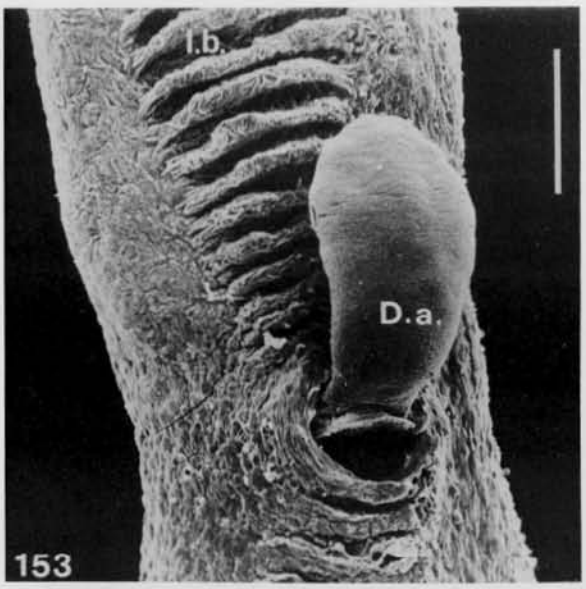
Certains individus se fixent au milieu des lamelles branchiales, d'autres à leur base. Ces derniers parviennent à "creuser" le tissu basal du filament branchial où ils insèrent leurs hamuli (fig. 159). Au niveau du point de fixation de *Diplectanum aequans* une importante hyperplasie atteint parfois le tissu basal dont l'épaisseur peut devenir sept fois plus importante que la normale (fig. 160).

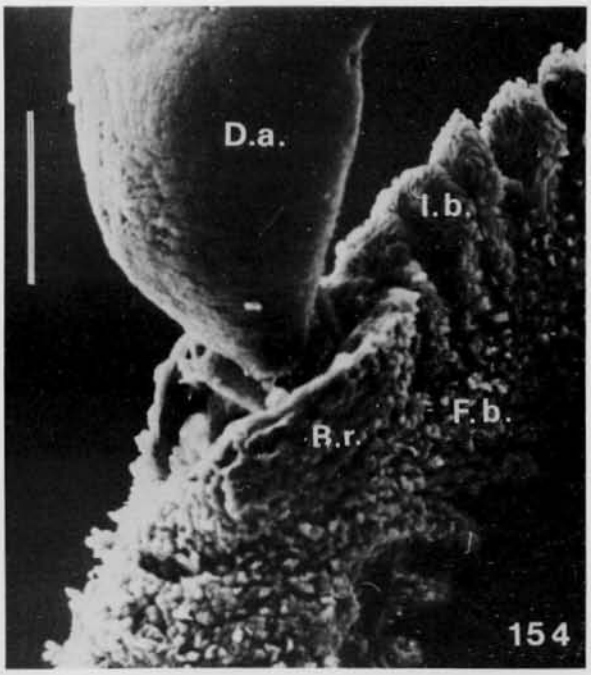
Les conséquences physiologiques de cette action pathogène de *Diplectanum aequans* n'ont pu être déterminées. BICAL (1977) a étudié l'activité respiratoire des juvéniles de *Dicentrarchus labrax* provenant du Centre Océanologique de Bretagne à Brest. Il n'y a pas de différence entre ces résultats et ceux qu'elle a obtenus sur des poissons de 9,7 à 13,2cm de longueur totale provenant de "Méditerranée Pisciculture", installée sur la résurgence de Font-Dame en bordure de l'étang de Salses, (BICAL, communication personnelle) bien que ces poissons aient hébergé de 180 à 200 parasites dont 63 à 67% d'adultes.

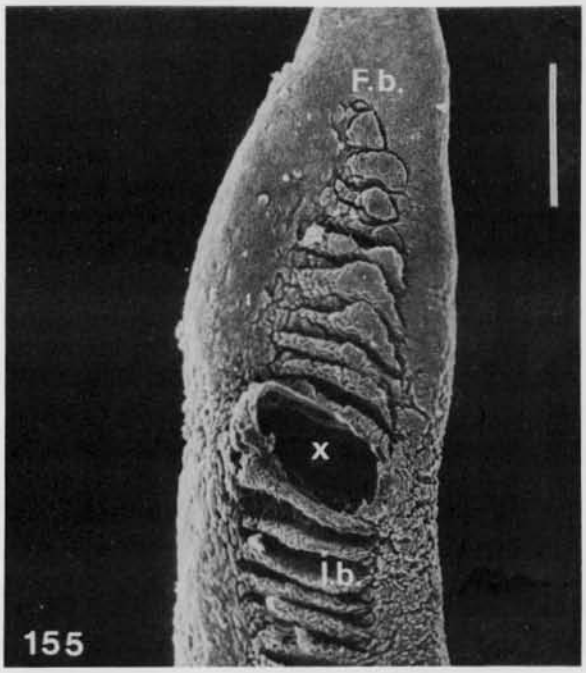
MOLNAR (1971) signale des infestations létales de Carpes chinoises, *Ctenopharyngodon idella* (Valenciennes, 1844) mesurant de 10 à 15cm, par 5.000 à 7.000 *Neodactylogyrus lamellatus* Achmerov, 1952.

BARNABÉ (1976: 171) précise que son élevage de géniteurs de *Dicentrarchus labrax* a été décimé en 1972 par une infestation massive de *Diplectanum aequans* pouvant atteindre 100.000 individus par arc branchial. De leur côté BAER et EUZET (1961: 245) signalent qu'à la Station Biologique de Sète, des Sars, *Diplodus* sp., morts en aquarium, avaient les branchies littéralement couvertes par *Lamellodiscus ignoratus* (et probablement d'autres espèces appartenant au même genre) dont le nombre avoisinait 40.000 chez un poisson de 40cm. PAPERNA *et al.* (1977) ont constaté que les élevages de *Sparus auratus* nés en laboratoire ont été menacés par une explosion démographique de *Furnestinia echeneis*; les poissons malformés ou dont le développement était retardé ont été les plus atteints (jusqu'à 239 parasites par poisson de 8 à 13cm de longueur totale).

Chez les *Diplectanidae* nous n'avons pas rencontré d'infestations aussi importantes, ni dans la nature, ni dans les élevages, à l'exception d'un *Dicentrarchus labrax* provenant de l'étang de Canet. Ce poisson, mesurant une vingtaine de centimètres de longueur totale, est mort en janvier 1977 après un séjour de quelques semaines en aquarium; il hébergeait alors 18.275 *Diplectanum aequans* à différents stades de développement. Les conditions d'élevage de ce poisson ne permettent pas d'attribuer aux parasites l'entière responsabilité de la mort de l'hôte.







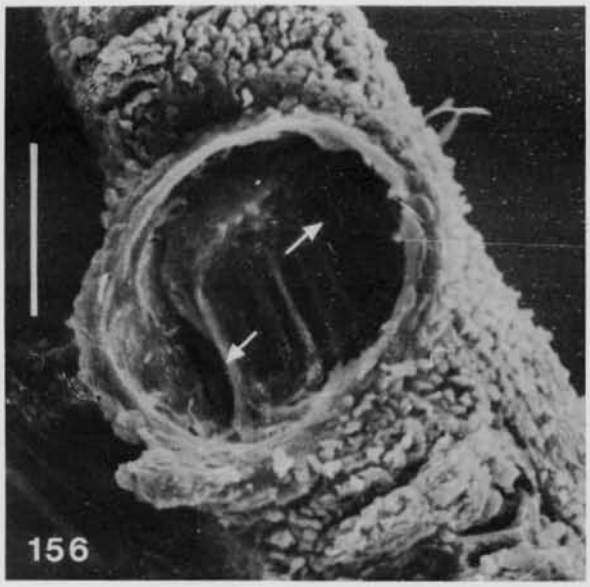


Fig. 153 - *Diplectanum aequans* (D.a.) fixé sur un filament branchial (F.b.) de *Dicentrarchus labrax* où il repousse les lamelles branchiales (I.b.) (échelle : 100 µm).

Fig. 154 - Bourrelet réactionnel (B.r.) développé sur un filament branchial (F.b.) de *Dicentrarchus labrax* autour du point de fixation de *Diplectanum aequans* (D.a.) entre les lamelles branchiales (I.b.) (échelle : 80 µm).

Fig. 155 - Cicatrice (X) laissée par *Diplectanum aequans* sur un filament branchial (F.b.) de *Dicentrarchus labrax* (échelle : 100 µm).

Fig. 156 - Cicatrice laissée par *Diplectanum aequans* sur un filament branchial (F.b.) de *Dicentrarchus labrax* avec l'emplacement des hamuli (flèches) (échelle : 60 µm).

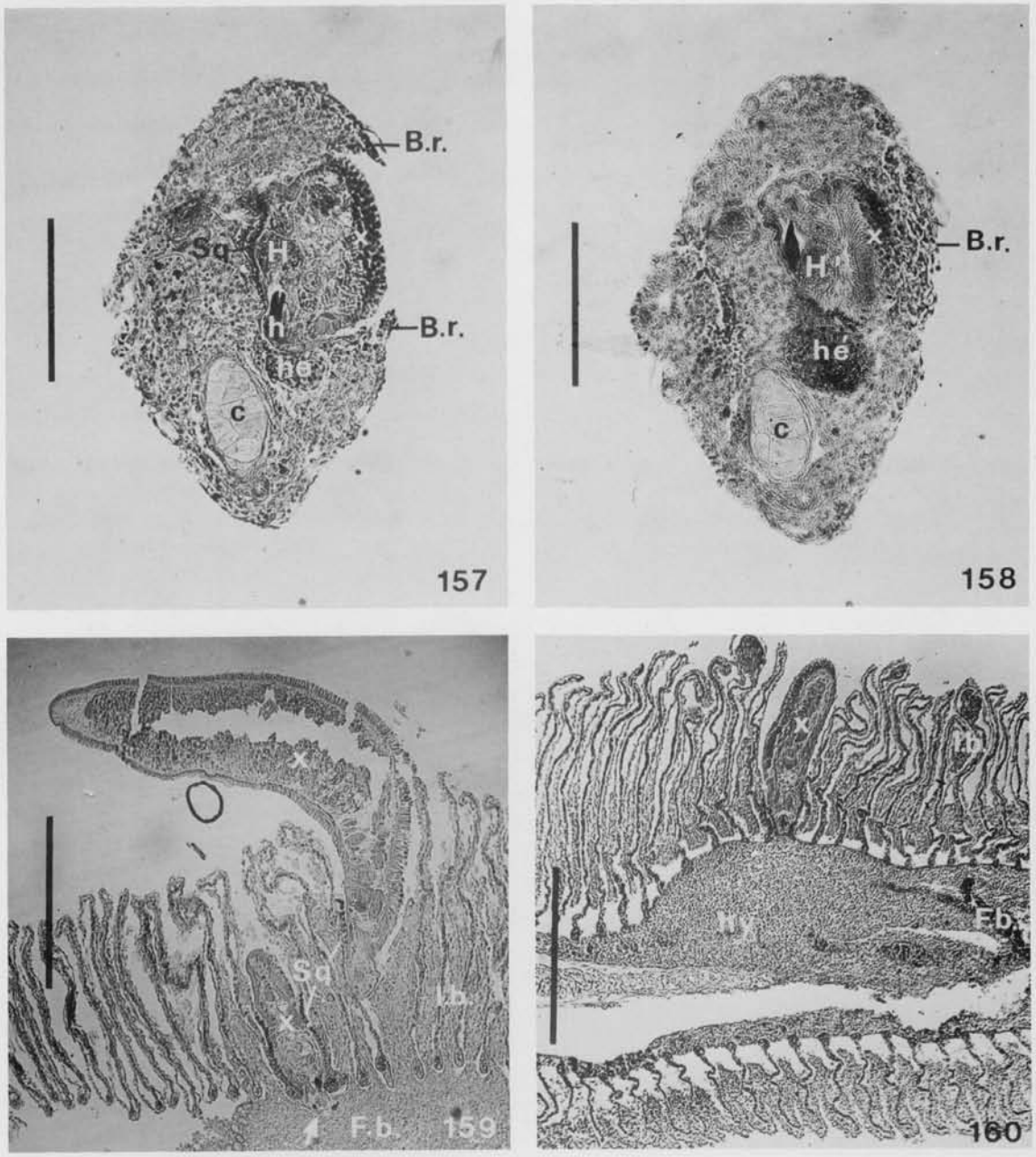


Fig. 157 - Coupe transversale d'un filament branchial de *Dicentrarchus labrax* avec un *Diplectanum aequans* fixé. Noter les amas d'hématies (hé) au niveau des squamodisques (Sq) et du point de fixation des hamulis (h) et le bourrelet réactionnel (B.r.) entourant partiellement le hapteur (H) (échelle : 100 µm).

Fig. 158 - Coupe transversale d'un filament branchial de *Dicentrarchus labrax* avec un *Diplectanum aequans* fixé. Noter l'hémorragie (hé) au point de fixation des hamuli (h) et le bourrelet réactionnel (B.r.) entourant le hapteur (H) (échelle : 100 µm).

Fig. 159 - Coupe longitudinale d'un filament branchial (F.b.) de *Dicentrarchus labrax* avec deux *Diplectanum aequans* fixés. Noter que l'individu de gauche a creusé le tissu basal du filament branchial (flèche) (échelle : 250 µm).

Fig. 160 - Coupe longitudinale d'un filament branchial (F.b.) de *Dicentrarchus labrax* avec un *Diplectanum aequans* fixé. Noter l'hyperplasie (hy) du tissu basal du filament au niveau du point de fixation du parasite (échelle : 300 µm).
B.r. : bourrelet réactionnel ; c : cartilage ; F.b. : filament branchial ; h : hamuli ; H : hapteur ; hé : hématies ; hy : hyperplasie ; l.b. : lamelle branchiale ; Sq : squamodisque ; X : *Diplectanum aequans.*

3.5.4.- CONCLUSION

Pour PALING (1966b: 501) la taille des hamuli et celle des muscles qui leur sont associés, par rapport à la longueur du corps, sont plus petites chez *Diplectanum aequans* que chez les genres *Tetraonchus* Diesing, 1850 et *Amphibdelloides* Price, 1937. Il explique cette différence par la présence des squamodisques chez *Diplectanum aequans*. Implicitement cet auteur attribue aux squamodisques un rôle efficace dans la fixation. En contradiction avec cette conception, PALING (1966b: 500 et 502) précise que les mouvements provoqués par les squamodisques "tend to push the parasite out from its position between two adjacent secondary lamellae. This tendency towards dislodgement is opposed by the "gaffing" action of the four hamuli..." Nous pensons que les organes adhésifs accessoires interviennent activement et efficacement dans la fixation en jouant un rôle anti-dérapant ou en fonctionnant comme des ventouses. Nous n'avons pas retrouvé de différence significative entre la taille relative des hamuli des espèces du genre *Diplectanum* et celles de la sous-famille des *Murraytrematoidinae* qui sont dépourvues d'organes adhésifs accessoires.

Les systèmes de fixation assurent l'implantation des *Diplectanidae* sur les branchies des hôtes où ils peuvent provoquer des lésions locales. L'action pathogène des *Diplectanidae* ne se manifeste pas pour toutes les espèces. ROUBAL (1986) interprète l'importante hyperplasie provoquée par *Lamellodiscus major* comme une adaptation à la fixation de cette espèce dont le hapteur est de taille relativement petite. Un processus semblable se manifeste peut-être chez *Dicentrarchus labrax* où seuls les adultes de *Diplectanum aequans* provoquent une réaction tissulaire lorsqu'ils atteignent le site définitif de fixation, c'est-à-dire l'extrémité distale du filament branchial. Cependant seules les infestations massives, exceptionnelles, s'avèrent létales. De telles infestations se rencontrent essentiellement en élevage et très rarement dans la Nature.

Du point de vue économique c'est donc essentiellement l'aquaculture qui, en créant des conditions favorables à l'augmentation des populations de parasites, se trouve confrontée au problème du développement de ces populations.

Quatrième Partie

ASPECTS DE L'ECOLOGIE DES DIPLECTANIDAE

"(...) il est essentiel de considérer l'association du parasite et de son hôle comme une entité biologique où l'hôte représente le milieu écologique indispensable dans lequel vit le parasite."

J.-G. BAER (1970: 216)

Les travaux antérieurs nous ont convaincu que la lumière et la salinité figurent parmi les facteurs régissant la vie des *Diplectanidae*. Cette partie est consacrée à l'étude de l'action de la lumière sur l'éclosion des oncomiracidiums et la recherche d'une relation entre les fluctuations, saisonnières ou annuelles, de la prévalence des adultes et la salinité.

La répartition des *Diplectanidae* sur les branchies des hôtes et le parasitisme congénérique ont été examinés pour quelques espèces.

La spécificité parasitaire a fait l'objet d'expérimentations et d'une étude statistique que nous avons reliée à des questions ichthyologiques. La biogéographie a été traitée de manière semblable.

4.1.- ACTION DE QUELQUES FACTEURS DU MILIEU SUR LES *DIPLECTANIDAE*

Parmi les facteurs abiotiques susceptibles d'intervenir sur les Monogènes ectoparasites, marins ou lagunaires, différents auteurs ont essentiellement retenu l'action de la salinité du milieu sur les adultes (ANDERSON, 1981) ou expérimenté sur l'action de la lumière sur l'éclosion des oncomiracidiums (KEARN, 1973, 1974, 1982; MACDONALD, 1975; MACDONALD et JONES, 1978).

Pour les *Diplectanidae* l'étude de l'éclosion des oncomiracidiums en lumière naturelle a été effectuée en automne, qui représente la saison la plus favorable pour obtenir de nombreux spécimens de *Furnestinia echeneis*. Nous avons expérimenté aussi avec *Diplectanum aequans* à la même époque, afin de réaliser des comparaisons entre les deux espèces, et ensuite au printemps pour estimer l'effet de la saison, en fait l'heure du lever du soleil. Nous avons complété ce travail par une expérimentation en lumière artificielle.

Dans les milieux naturels nous avons étudié la prévalence et l'intensité parasitaires que nous avons essayé de relier à la salinité des différents biotopes.

A la suite de MARGOLIS *et al.* (1982) nous retenons les définitions suivantes:

- prévalence: pourcentage des hôtes parasités par rapport au nombre d'hôtes examinés,
- intensité: nombre d'individus d'une espèce parasite donnée récoltés chez chaque hôte infesté,
- intensité moyenne: nombre moyen d'individus d'une espèce parasite donnée par hôte infesté dans un échantillon,
- densité: nombre d'individus d'une espèce donnée par unité de surface ou de volume.

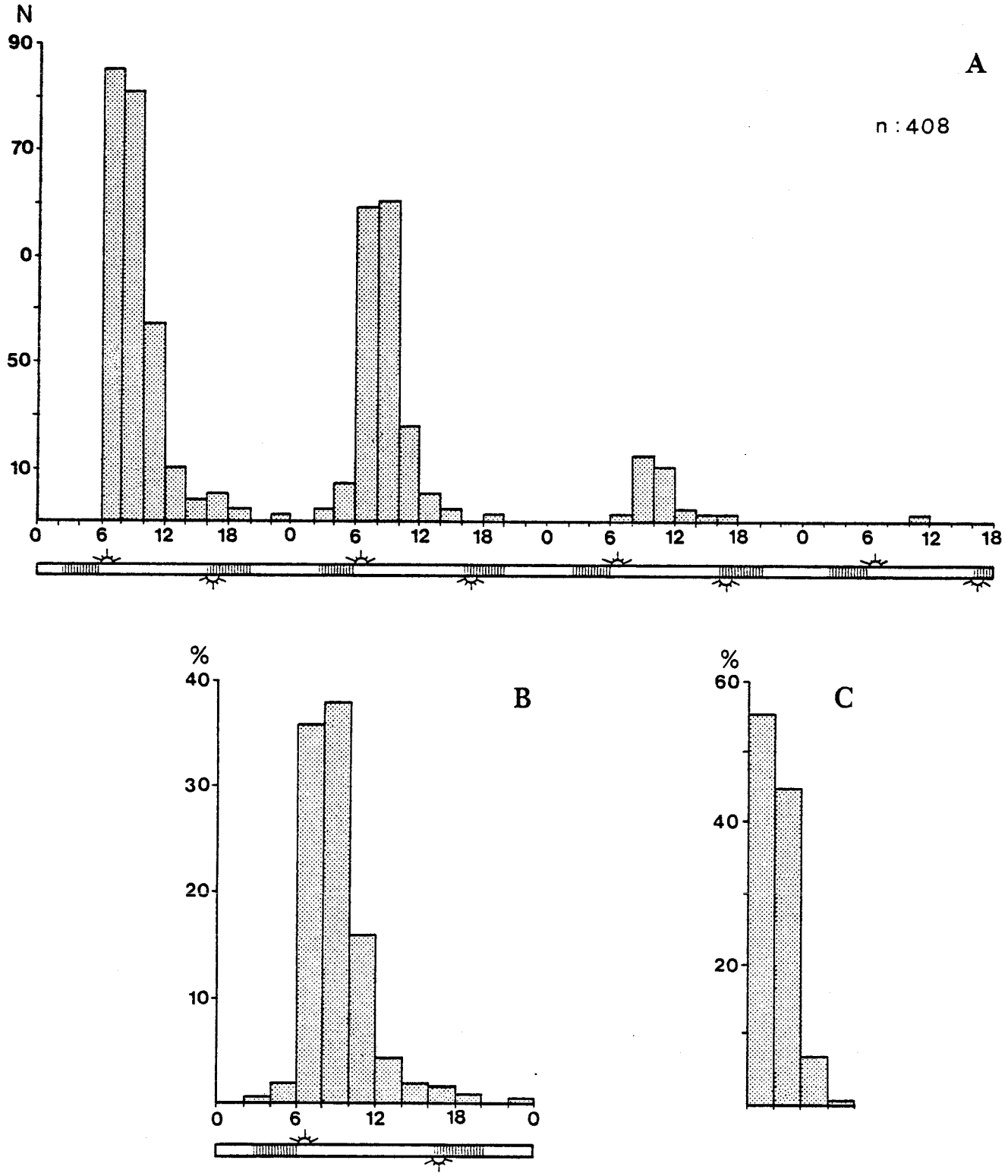


Fig. 161 - Eclosion des oncomiracidiums de *Furnestinia echeneis* en photopériode normale et éclairement naturel en automne (les heures sont indiquées en heures solaires). A : Nombre d'éclosions par tranches de deux heures ; B : Nombre d'éclosions cumulées par tranches de deux heures (les hachures indiquent les périodes d'activité de l'hôte : *Sparus auratus*) ; C : Pourcentages d'éclosions par journées.

Pour ces auteurs, l'abondance ou densité relative est le nombre moyen d'individus d'une espèce parasite donnée par hôte examiné.

4.1.1.- ACTION DE LA LUMIERE SUR L'ECLOSION DES ONCOMIRACIDIUMS DE *DIPLECTANIDAE*

ZELLER (1872, cité par BOVET, 1967: 118) avait noté que chez *Diplozoon paradoxum* Von Nordmann, 1832 la plupart des éclosions ont lieu à 5 heures; BYCHOWSKY (1957: 93) signale que la lumière a une influence sur l'éclosion des oncomiracidiums de plusieurs espèces du genre *Axine* Abilgaard, 1794. Depuis une dizaine d'années des travaux expérimentaux ont été consacrés à ce problème (KEARN, 1973, 1974, 1982; MACDONALD, 1975; MACDONALD et JONES, 1978).

L'éclosion des oncomiracidiums de *Furnestinia echeneis* et de *Diplectanum aequans* a été étudiée selon le protocole défini dans la première partie. Pour chaque série d'expériences les graphiques représentent les résultats obtenus pendant toute la durée de l'expérience exprimés en valeur absolue (A), le regroupement de ces résultats sur une période de 24 heures exprimés en pourcentage (B), le pourcentage journalier des éclosions par rapport au total des éclosions observées (C). Les heures (heure solaire) ou les jours figurent en abscisse, les nombres ou les pourcentages d'oncomiracidiums figurent en ordonnée.

4.1.1.1- **Eclosion des oncomiracidiums en photopériode normale et éclairement naturel**

Ces expériences ont été réalisées à la température du laboratoire (18-20°C), les boîtes de Pétri contenant les œufs étant placées devant une fenêtre où elles recevaient la lumière du jour.

4.1.1.1.1- **Eclosion des oncomiracidiums de *Furnestinia echeneis***

Douze expériences réalisées entre le 10 et le 18 novembre 1975 et 1976 ont porté sur 408 oncomiracidiums.

A la fin de l'automne (novembre) les éclosions débutent massivement entre 6h et 8h (heure solaire) et se maintiennent à un niveau élevé entre 8h et 10h. Leur nombre diminue de moitié entre 10h et 12h, devient très faible ensuite et pratiquement négligeable pendant la nuit. Les jours suivants, des éclosions peu nombreuses précèdent les nouvelles éclosions importantes de 6h-8h et de 8h-10h (fig. 161-A).

En cumulant les éclosions par tranches de deux heures on constate que 96,5% d'entre elles ont lieu entre 6h et 12h, 73,2% ont lieu entre 6h et 10h, réparties pour 35,6% entre 6h et 8h et pour 37,6% entre 8h et 10h (fig. 161-B).

Le regroupement des résultats par journées indique que la majorité (93%) des éclosions ont lieu pendant les deux premiers jours (55,8% et 37,2% respectivement) (fig. 161-C).

L'éclosion des oncomiracidiums de *Furnestinia echeneis* suit un rythme circadien avec une acrophase nettement marquée.

4.1.1.1.2- ***Eclosion des oncomiracidiums de* Diplectanum aequans**

Ces expérimentations ont été réalisées en automne et au printemps.

4.1.1.1.2.1- *En automne*

Six expériences effectuées entre le 4 novembre et le 13 décembre 1975 et 1976 ont porté sur 251 oncomiracidiums.

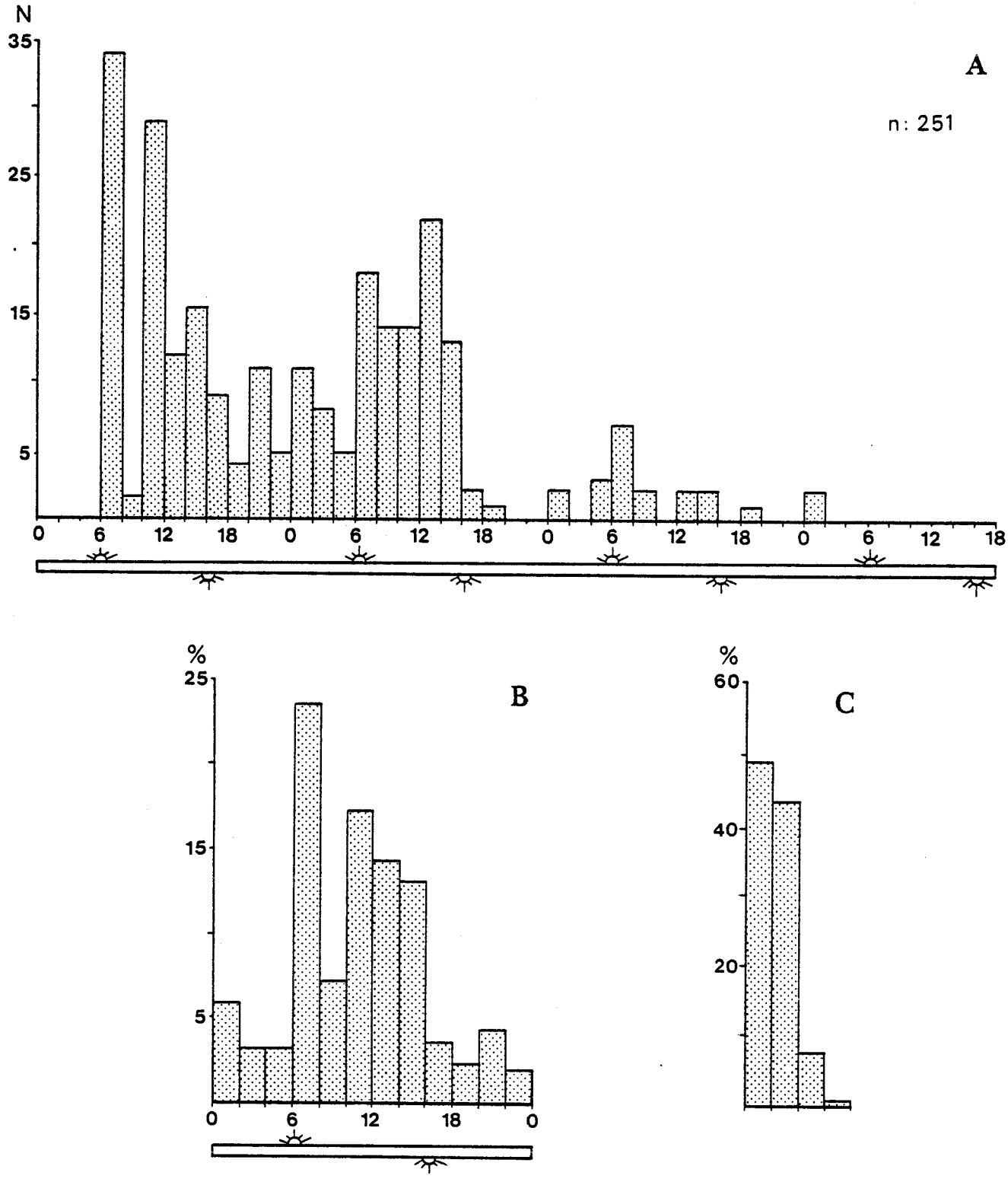


Fig. 162 - Eclosion des oncomiracidiums de *Diplectanum aequans* en photopériode normale et éclairement naturel en automne (les heures sont indiquées en heures solaires). A : Nombre d'éclosions par tranches de deux heures ; B : Nombre d'éclosions cumulées par tranches de deux heures ; C : Pourcentages d'éclosions par journées.

En novembre-décembre les éclosions débutent massivement entre 6h et 8h. Elles sont plus étalées, surtout pendant la première journée, que chez *Furnestinia echeneis* et les éclosions nocturnes sont plus nombreuses. Après une importante diminution entre 8h et 10h, on observe une période d'éclosions relativement importantes entre 10h et 16h (fig. 162-A).

En cumulant les éclosions par tranches de deux heures on constate que 75,3% d'entre elles ont lieu entre 6h et 16h avec un pic matinal de 23,5% entre 6h et 8h. Après une diminution entre 8h et 10h (7,2%) les éclosions se stabilisent de 10h à 16h (44,6%) (fig. 162-B). L'importante diminution relevée entre 8h et 10h est essentiellement due aux éclosions du premier jour de l'expérience qui a fourni le plus grand nombre d'oncomiracidiums; elle est moins marquée dans les autres expériences. De ce fait, cette diminution entre 8h et 10h n'est peut-être pas très significative.

En regroupant les éclosions par journée on constate que le plus grand nombre d'entre elles (91,6%) se produisent pendant les deux premiers jours (48,6 et 43% respectivement) (fig. 162-C).

Le rythme d'éclosion de *Diplectanum aequans* est plus variable que celui de *Furnestinia echeneis*. Compte tenu de la particularité de la diminution des éclosions entre 8h et 10h, on ne peut pas le définir avec toute la rigueur souhaitable; il paraît possible de l'assimiler à un rythme circadien.

4.1.1.1.2.2- *Au printemps*

Huit expériences réalisées entre le 25 avril et le 4 mai en 1976 et 1977 ont porté sur 180 oncomiracidiums.

Le graphique représentant les éclosions des oncomiracidiums de *Diplectanum aequans* au printemps (avril-mai) (fig. 163-A et B) conserve la même périodicité que celui de l'automne. Le minimum observé entre 10h et 12h se retrouve pendant les trois premiers jours des éclosions et dans toutes les expériences. On note une différence plus importante entre les éclosions cumulées du premier jour (57,8%) et du deuxième jour (38,3%) qui les rassemblent presque toutes (96,1%) (fig. 163-C). Cependant il faut souligner une différence entre l'heure des premières éclosions et du pic matinal principal qui ont lieu de 4h à 6h au lieu de 6h à 8h en automne.

4.1.1.2- **Eclosion des oncomiracidiums en photopériode inversée et éclairement artificiel**

Ces expériences ont été réalisées dans une enceinte thermostatée maintenue à 18°C ± 1°, éclairée par des tubes fluorescents type "lumière du jour" fournissant une puissance lumineuse de $0{,}6.10^3 \mu w/cm^2$ (2.300 lux) avec une photopériode L/D: 12/12.

4.1.1.2.1- ***Eclosion des oncomiracidiums de* Furnestinia echeneis**

Deux expériences réalisées le 19 octobre et le 21 novembre 1978 ont porté sur 91 oncomiracidiums.

Avec une photopériode L/D: 12/12 (J: 16h-4h; N: 4h-16h) l'éclosion des oncomiracidiums de *Furnestinia echeneis* ressemble à celle qui a été observée en photopériode normale et éclairement naturel. L'acrophase, située pendant les deux premières heures de la photophase, est précédée par quelques éclosions peu nombreuses pendant les dernières heures de la scotophase (fig. 164-A et B). Les éclosions ont lieu pendant deux jours seulement et la plupart se produisent pendant la première journée (93,4%) (fig. 164-C).

4.1.1.2.2- ***Eclosion des oncomiracidiums de* Diplectanum aequans**

Huit expériences réalisées le 28 juillet 1978 ont porté sur 639 oncomiracidiums et dix expériences réalisées le 9 octobre et le 11 décembre 1977 ont porté sur 325 oncomiracidiums.

Avec une photopériode L/D: 12/12 (J: 16h-4h; N: 4h-16h), en été et en automne, l'éclosion des oncomiracidiums de *Diplectanum aequans* est plus régulier (fig. 165-A et 166-A) que celle qui a été notée en photopériode normale et éclairement naturel et présente des différences notables. L'acrophase

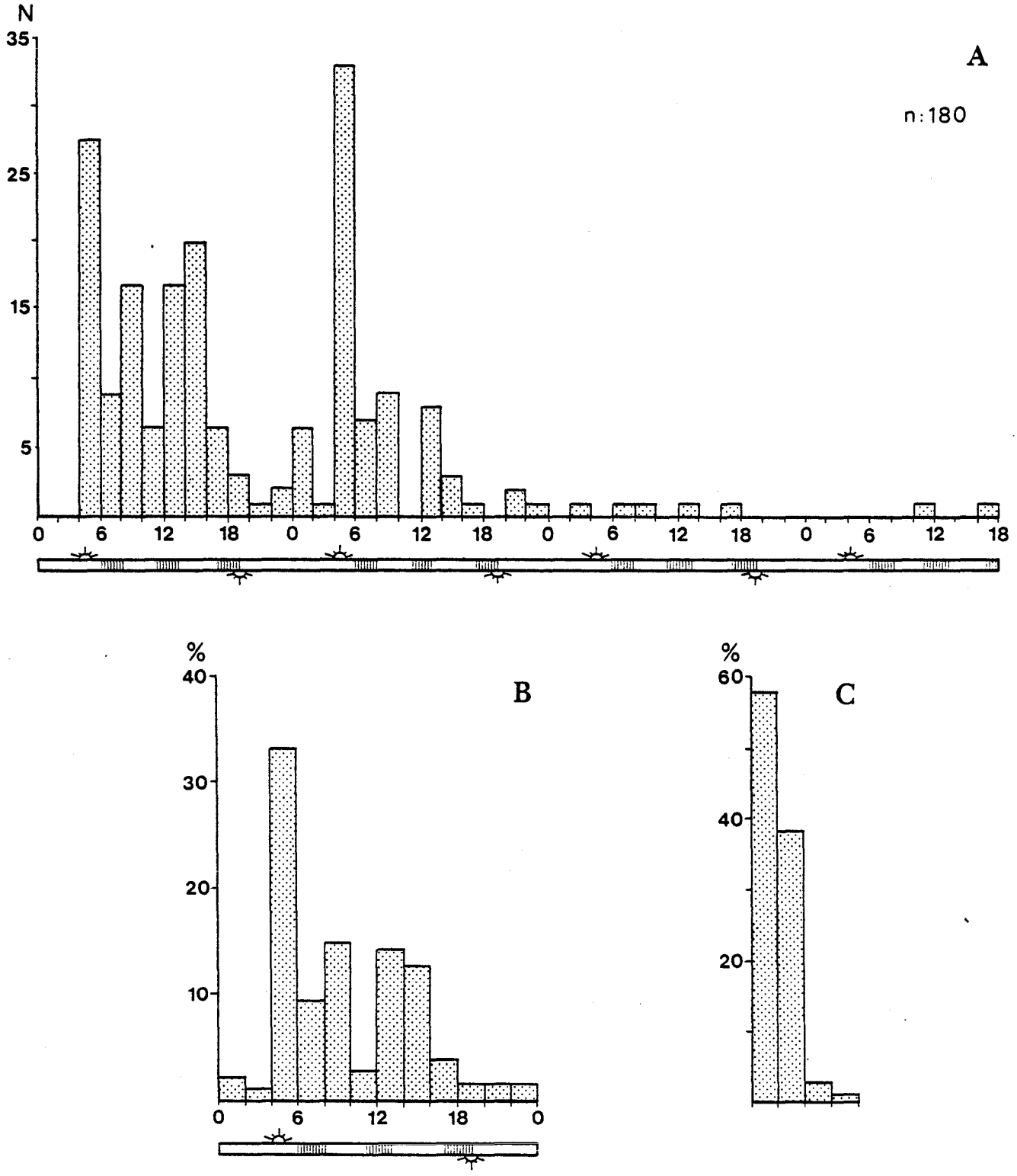


Fig. 163 - Eclosion des oncomiracidiums de *Diplectanum aequans* en photopériode normale et éclairement naturel au printemps (les heures sont indiquées en heures solaires). A : Nombre d'éclosions par tranches de deux heures ; B : Nombre d'éclosions cumulées par tranches de deux heures (les hachures indiquent les périodes d'activité de l'hôte : *Dicentrarchus labrax*) ; C : Pourcentages d'éclosions par journées.

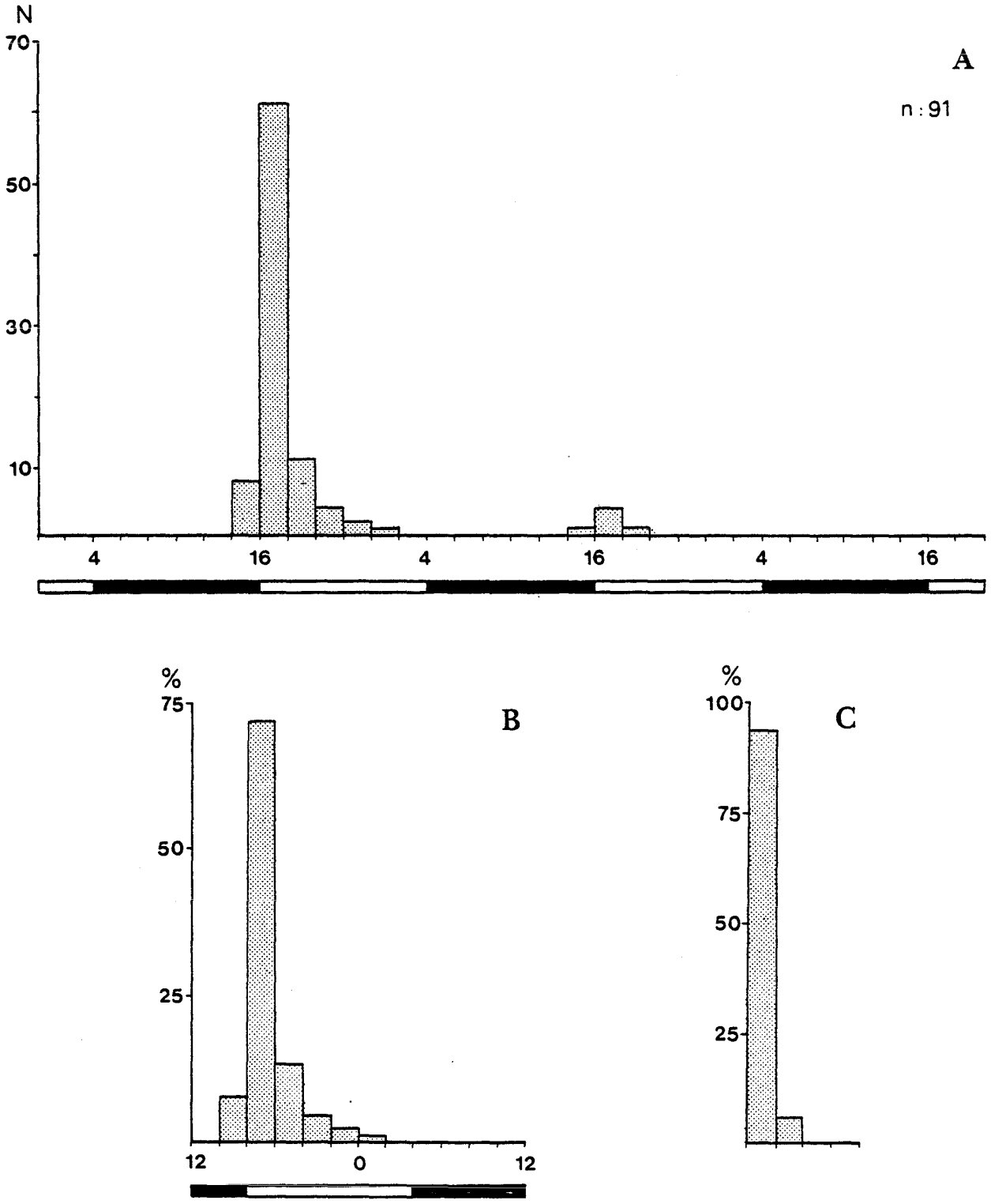


Fig. 164 - Eclosion des oncomiracidiums de *Furnestinia echeneis* en photopériode inversée (J : 16h-4h ; N : 4h-16h) et éclairement artificiel en automne (les heures sont indiquées en heures solaires). A : Nombre d'éclosions par tranches de deux heures ; B : Nombre d'éclosions cumulées par tranches de deux heures ; C : Pourcentages d'éclosions par journées.

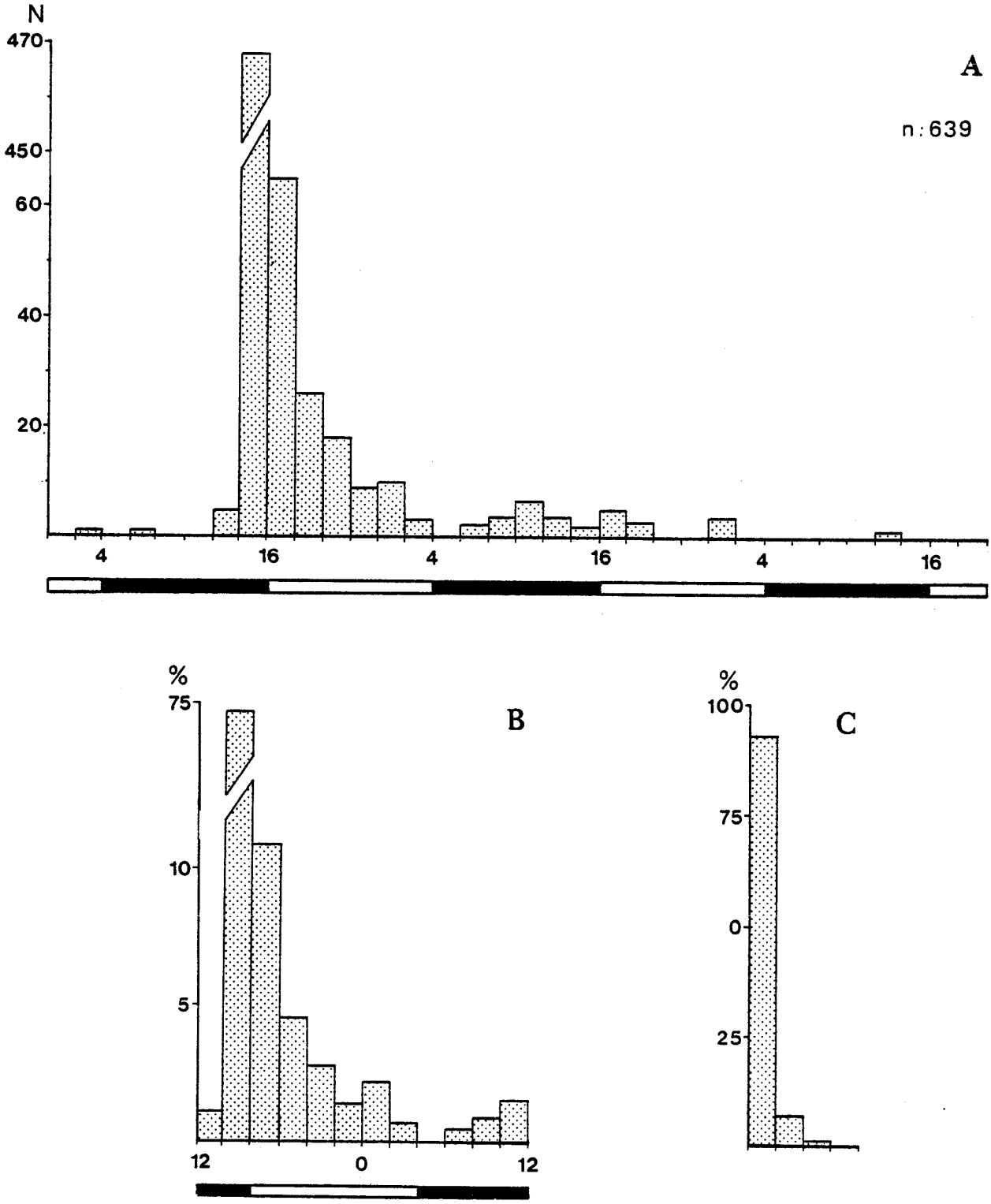


Fig. 165 - Eclosion des oncomiracidiums de *Diplectanum aequans* en photopériode inversée (J : 16h-4h ; N : 4h-16h) et éclairement artificiel en été (les heures sont indiquées en heures solaires). A : Nombre d'éclosions par tranches de deux heures ; B : Nombre d'éclosions cumulées par tranches de deux heures ; C : Pourcentages d'éclosions par journées.

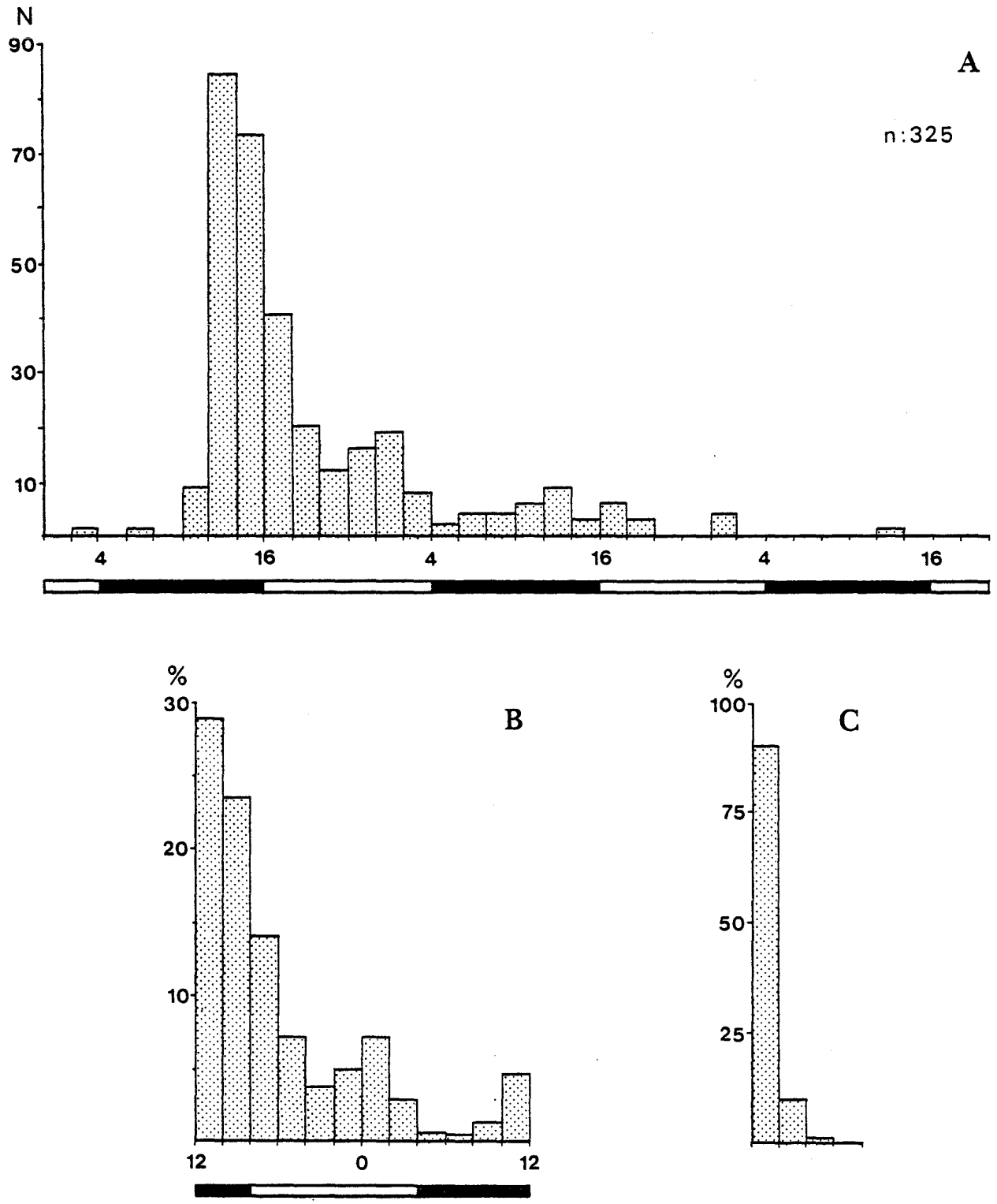


Fig. 166 - Eclosion des oncomiracidiums de *Diplectanum aequans* en photopériode inversée (J : 16h-4h ; N : 4h-16h) et éclairement artificiel en automne (les heures sont indiquées en heures solaires). A : Nombre d'éclosions par tranches de deux heures ; B : Nombre déclosions cumulées par tranches de deux heures; C : Pourcentages d'éclosions par journées.

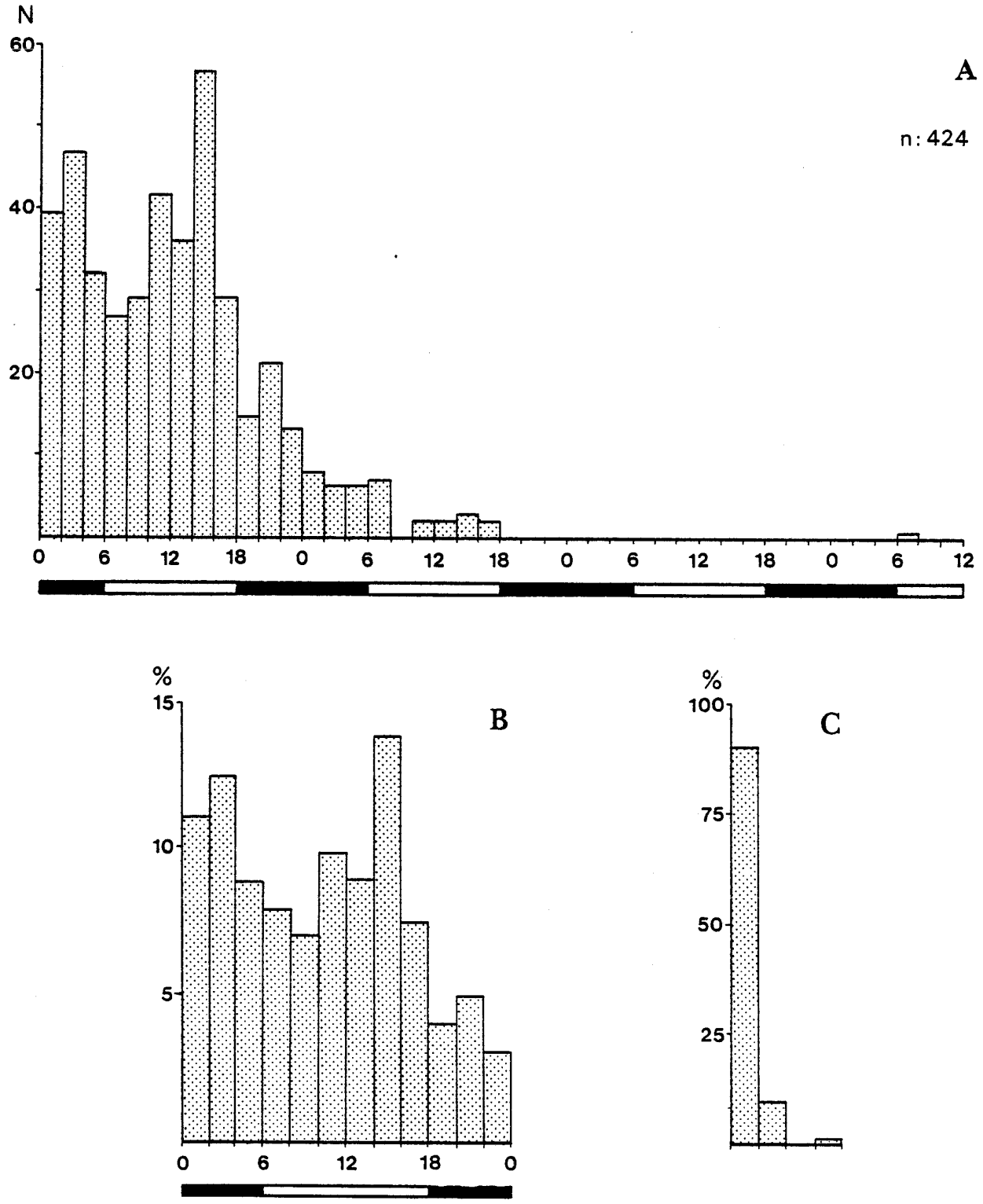


Fig. 167 - Eclosion des oncomiracidiums de *Diplectanum aequans* en photopériode normale (J : 6h-18h ; 18h-6h) et éclairement artificiel en hiver (les heures sont indiquées en heures solaires). A : Nombre d'éclosions par tranches de deux heures ; B : Nombre d'éclosions cumulées par tranches de deux heures ; C : Pourcentages d'éclosions par journées.

est précédée par quelques éclosions peu nombreuses comme chez *Furnestinia echeneis*, mais elle se produit avant le "lever" du jour artificiel: pendant les deux dernières heures de la scotophase en été, (fig. 165), pendant les quatre dernières heures en automne (fig. 166). Les éclosions s'étalent sur trois jours mais presque toutes ont lieu pendant la première journée: 93% en été et 90% en automne (fig. 165-C et 166-C).

Dans ces deux séries d'expériences, les éclosions de *Diplectanum aequans* présentent un rythme circadien typique avec une acrophase pendant les deux dernières heures de la scotophase.

4.1.1.3- **Eclosion des oncomiracidiums de *Diplectanum aequans* en photopériode normale et éclairement artificiel**

Deux expériences réalisées le 26 janvier et le 2 février 1978 ont porté sur 424 oncomiracidiums.

En hiver, avec une photopériode L/D: 12/12 (J: 6h-18h; N: 18h-6h) l'éclosion des oncomiracidiums de *Diplectanum aequans* présente deux maxima: l'un avant le "lever" du jour artificiel (12,5% de 4h à 6h), l'autre avant son "coucher" (13,9% de 14h à 16h) (fig. 167-A et B). Les éclosions s'étalent sur quatre jours et la majorité se produit pendant la première journée (90%) (fig. 167-C).

4.1.1.4- **Eclosion des oncomiracidiums de *Diplectanum aequans* en éclairement continu**

Deux expériences réalisées le 26 janvier 1979 ont porté sur 160 oncomiracidiums.

Le rythme d'éclosion des oncomiracidiums de *Diplectanum aequans* soumis à un éclairement continu en hiver devient un rythme circadien avec un maximum de 4h à 10h (48,1%) (fig. 168-A et B). Les éclosions ont lieu pendant deux jours et presque toutes se produisent pendant la première journée (93,8%) (fig. 168-C).

4.1.1.5- **Discussion**

L'étude expérimentale du rythme d'éclosion des oncomiracidiums des Monogènes a toujours été effectuée avec un éclairement artificiel. Les résultats obtenus par différents auteurs indiquent qu'il existe trois types d'oncomiracidiums:

- oncomiracidiums "diurnes", par exemple *Entobdella soleae* (Van Beneden et Hesse, 1863), qui éclosent de préférence pendant la période éclairée (KEARN, 1973);
- oncomiracidiums "nocturnes", par exemple *Entobdella hippoglossi* (Müller, 1776), dont l'éclosion a lieu surtout pendant la période obscure (KEARN, 1974a);
- oncomiracidiums "crépusculaires" par exemple *Diclidophora luscae* (Van Beneden et Hesse, 1863), qui éclosent à la fin de la période éclairée et au début de la période obscure (MACDONALD, 1975).

En éclairement naturel la majorité des oncomiracidiums de *Furnestinia echeneis* et de *Diplectanum aequans* éclosent pendant la période de jour et ces éclosions se produisent massivement au lever du soleil. Au cours des expériences la température est restée constante ou a supporté des fluctuations très progressives et de très faible amplitude; le facteur thermique n'est pas intervenu.

Chez *Diplectanum aequans* la différence de deux heures entre le début des éclosions en automne et au printemps coïncide, à très peu de chose près, avec la différence des heures du lever du soleil au cours de ces deux saisons. Ce serait donc le lever du soleil qui déclencherait les premières éclosions.

En photopériode inversée la corrélation entre le rythme des éclosions et la photophase, assez nette pour *Furnestinia echeneis*, est moins marquée pour *Diplectanum aequans*. Chez cette dernière espèce, et dans ces conditions, l'acrophase a lieu pendant les deux dernières heures de la scotophase (ou pendant les quatre dernières heures selon la saison). Le résultat est semblable en photopériode normale mais en conservant la même source lumineuse. Dans ce cas il y a eu probablement une perturbation du rythme normal induite par les conditions expérimentales.

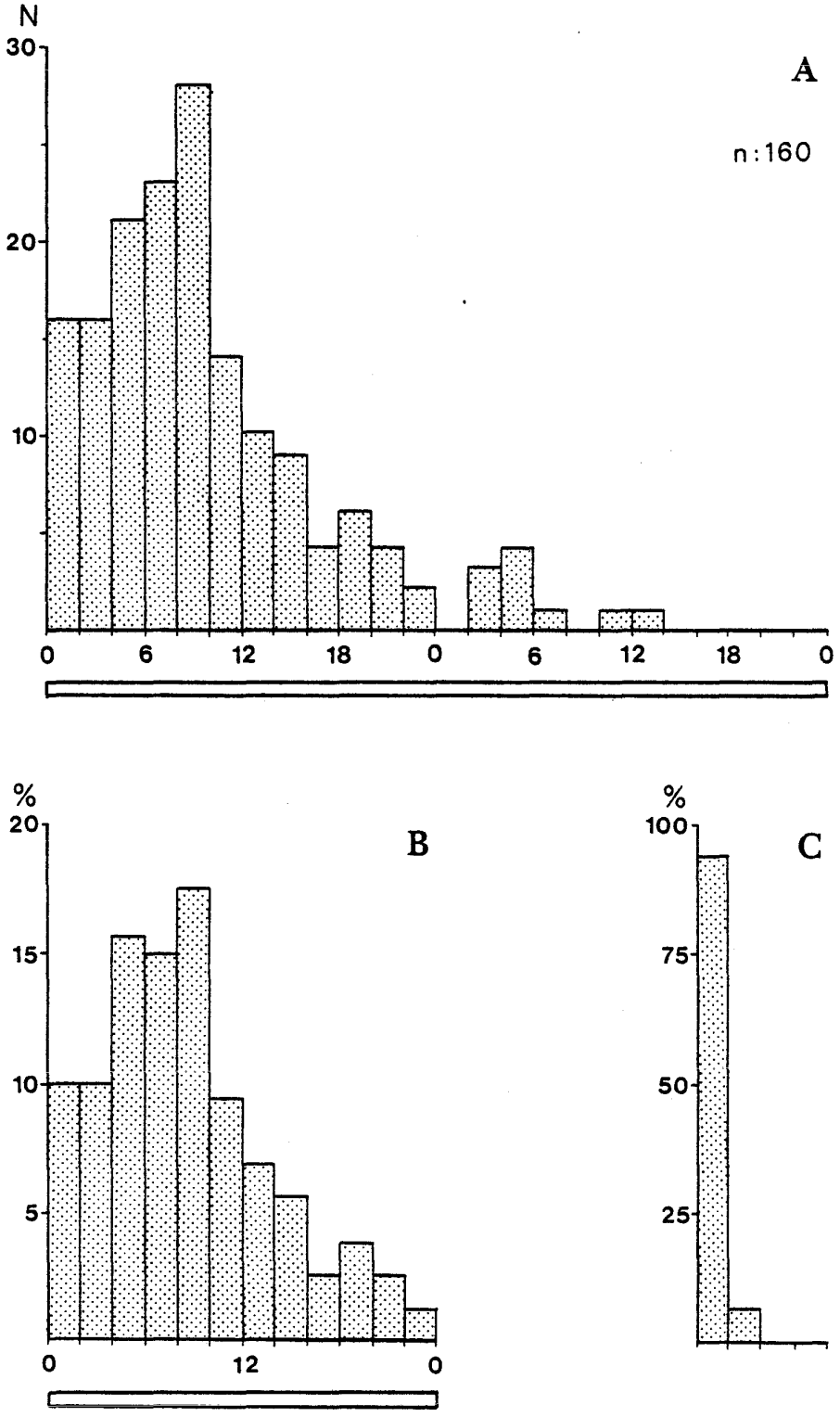


Fig. 168 - Eclosion des oncomiracidiums de *Diplectanum aequans* en éclairement continu en hiver (les heures sont indiquées en heures solaires). A : Nombre d'éclosions par tranches de deux heures ; B : Nombre d'éclosions cumulées par tranches de deux heures ; C : Pourcentage d'éclosions par journées.

Le graphique établi d'après les résultats de l'expérience en photopériode normale et éclairement artificiel semble présenter un rythme ultradien avec deux maxima précédant les changements d'état d'éclairement qui pourrait être le facteur déterminant. Au contraire, le graphique établi d'après les résultats de l'expérience réalisée avec les oncomiracidiums de *Diplectanum aequans* en éclairement continu présente un rythme circadien avec une acrophase située à peu près à l'heure du lever du soleil. Ces observations paraissent traduire, chez *Diplectanum aequans*, une corrélation entre le rythme des éclosions et le cycle journalier calé sur l'heure du lever du soleil, ainsi que l'existence d'un rythme endogène également synchronisé sur le lever du soleil.

Les travaux publiés démontrent, dans la plupart des cas, une étroite corrélation entre les périodes d'éclosion des oncomiracidiums et le comportement des hôtes: la majorité des oncomiracidiums éclos pendant les périodes où l'hôte est le plus facilement accessible, c'est-à-dire les périodes de repos correspondant généralement à des périodes de regroupement (KEARN, 1973 et 1974a; MACDONALD, 1975; MACDONALD et JONES, 1978).

D'après les observations des pêcheurs pêchant le Loup au printemps à l'appât vivant, BARNABE (1976: 350) signale que *Dicentarchus labrax* se nourrit le matin (7-9h, soit 6-8h S), au milieu de la journée (12-14h, soit 11-13h S) et au crépuscule (18-20h, soit 17-19h S). Ces périodes d'activité correspondent, quoique grossièrement, aux "creux" des éclosions des oncomiracidiums de *Diplectanum aequans*.

D'après les pêcheurs de Leucate (Aude) et de Saint-Cyprien (P.-O.) que nous avons interrogés, la Daurade, *Sparus auratus*, serait surtout active pendant quelques heures avant le lever et après le coucher du soleil. Ces périodes d'activité de l'hôte encadrent parfaitement la période d'éclosion des oncomiracidiums de *Furnestinia echeneis*. *Sparus auratus* héberge sur ses branchies un deuxième Monogène: *Microcotyle chrysophrii* (Van Beneden et Hesse, 1863). La période d'éclosion de l'oncomiracidium (nocturne) de cette dernière espèce est, elle aussi, parfaitement encadrée par les périodes d'activité du poisson (fig. 169).

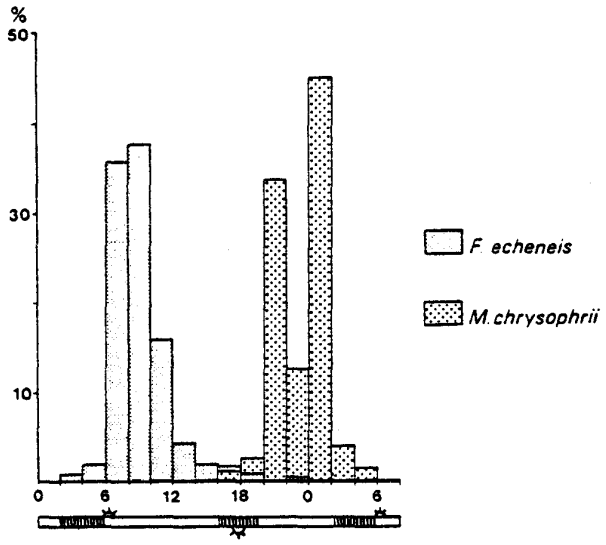


Fig. 169 - Eclosion des oncomiracidiums de deux monogènes parasites de *Sparus auratus* : *Furnestinia echeneis* et *Microcotyle chrysophrii* en photopériode normale et éclairement naturel en automne : nombre d'éclosions cumulées par tranches de deux heures (les heures sont indiquées en heures solaires). Les hachures indiquent les périodes d'activité de l'hôte.

L'éclosion préférentielle des oncomiracidiums pendant les périodes de repos et de regroupement des poissons-hôtes, leur permet d'atteindre plus facilement leur cible et favorise la réalisation du cycle du parasite. L'hôte a acquis, au cours de son évolution, ses caractéristiques, y compris celles concernant son éthologie. Les particularités du comportement de l'hôte ont sans doute contribué à sélectionner les souches de parasites présentant la corrélation la plus favorable.

4.1.2.- TOLERANCE DES *DIPLECTANIDAE* A LA SALINITE DU MILIEU

Les informations sur la tolérance des Monogènes à la salinité du milieu sont relativement peu nombreuses (BYCHOWSKY, 1957: 79-80; PAPERNA, 1963a; MALMBERG, 1970: 157-158; ANDERSON, 1981). Nous avons eu la possibilité d'effectuer quelques observations dans les milieux naturels prospectés.

4.1.2.1- Tolérance des espèces du genre *Lamellodiscus*

Diplodus annularis, Diplodus sargus sargus et *Diplodus vulgaris* hébergent les mêmes espèces de *Lamellodiscus* dans le Golfe du Lion et dans le Bassin de Thau dont les salinités sont assez voisines (34-37,4‰ et 30-38,5‰ respectivement).

Nous avons retrouvé *Lamellodiscus ignoratus* chez *Diplodus sargus cadenati* et *Lamellodiscus verberis* chez *Lithognatus mormyrus* dans le Bassin d'Arcachon dans une zone à salinité de 30‰ environ, ainsi que *Lamellodiscus knoepffleri* chez *Spondyliosoma cantharus* au Banc d'Arguin où la salinité est d'environ 33-34‰. Ces trois *Lamellodiscus* sont communs dans le Golfe du Lion dont les eaux sont légèrement plus salées (36-38‰).

Les espèces de *Lamellodiscus* spécifiques de *Crenidens crenidens* (Forsskål, 1775) en Méditerranée orientale et en Mer Rouge n'ont pas été retrouvées dans la lagune hypersaline de Bardawil (S = 50-75‰) (PAPERNA et LAHAV, 1975).

4.1.2.2- Tolérance de *Furnestinia echeneis*

Furnestinia echeneis se rencontre chez *Sparus auratus* dans le Golfe du Lion, dans la plupart des étangs littoraux du Languedoc-Roussillon, dans le Golfe de Gascogne et dans le Bassin d'Arcachon, c'est-à-dire des milieux dont la salinité varie de 10 à 44‰. PAPERNA et LAHAV (1975) l'ont également retrouvé dans la lagune de Bardawil (S = 50-75‰). C'est dans les milieux les plus salés qu'ont été relevées les intensités parasitaires les plus élevées.

4.1.2.3- Tolérance des espèces du genre *Diplectanum*

Nous avons retrouvé *Diplectanum aequans* dans tous les milieux où nous avons pu obtenir son hôte principal, *Dicentrarchus labrax*, en mer: Golfe du Lion (S = 34-38‰), Golfe de Gascogne (S = 35‰), Baie de Morlaix (S = 34,7-35,3‰), dans les étangs littoraux du Languedoc-Roussillon (S = 10-44‰), mais aussi dans la lagune de Bardawil (S = 50-75‰), dans les Réservoirs à Poissons du Bassin d'Arcachon (S = 3,5-23‰), dans la Piscicultue de Font-Dame sur l'étang de Salses (S = 1-6‰) et même dans la Têt à Canet-Village (Pyrénées-Orientales) à 2,5km de la mer (S = 0‰) (nous ignorons depuis combien de temps ce poisson se trouvait dans l'eau douce).

Diplectanum aequans parasite également *Dicentrarchus punctatus* en Méditerranée orientale (PAPERNA et KOHN, 1964), dans la lagune de Bardawil (PAPERNA et LAHAV, 1975; OLIVER et PAPERNA, 1984) et dans le Golfe de Gascogne. Il sera peut-être possible de retrouver cette espèce chez cet hôte dans les milieux moins salés puisque ce poisson s'adapte aussi à l'eau douce (YASHOUV, 1969, cité par CHERVINSKI, 1975).

Diplectanum laubieri se rencontre sur *Dicentrarchus labrax* en mer (Golfe du Lion, Baie de Morlaix) et dans les étangs du Languedoc-Roussillon, dont les salinités peuvent aller de 30 à 40‰.

Les espèces du genre *Diplectanum* parasites d'*Argyrosomus regius* et d'*Umbrina cirrosa* sont présentes en mer (Golfe du Lion et Golfe de Gascogne) et dans la lagune de Bardawil où on rencontre en plus *Diplectanum simile* chez le Maigre, *Diplectanum melvillei* et *Diplectanum nagibinae* chez l'Ombrine.

4.1.2.4- Discussion

Les espèces du genre *Lamellodiscus* semblent être, au moins relativement, sténohalines, mais les observations sur lesquelles il est actuellement possible de s'appuyer sont encore fragmentaires. *Furnestinia echeneis* est capable de supporter des salinités élevées, toutefois les observations concernant les faibles salinités sont insuffisantes pour en tirer une conclusion.

THURSTON et PAPERNA (1969) considèrent que le genre *Diplectanum* est essentiellement parasite de Téléostéens marins et que la présence d'une espèce de ce genre qu'ils viennent de découvrir en eau douce est inhabituelle. Quelques espèces du genre *Diplectanum* sont effectivement inféodées aux eaux douces: *Diplectanum collinsi* parasite de *Roccus lineatus* en Floride (MUELLER, 1936), *Diplectanum lacustre* parasite de *Lates albertianus* et de *Lates niloticus* en Afrique (THURNSTON et PAPERNA, 1969; ERGENS, 1981), *Diplectanum decorum, Diplectanum gymnopeus, Diplectanum hilum, Diplectanum pescadae, Diplectanum piscinarius* parasites de *Plagioscion squamosissimus* et de *Plagioscion* sp. en Amazonie (KRITSKY *et al.*, 1984).

L'absence de *Diplectanum laubieri* dans la résurgence de Font-Dame, alors qu'il est présent, quoique peu fréquent, dans l'étang de Salses-Leucate indique la moindre résistance de cette espèce aux faibles salinités également notée par SILAN (1984: 245).

Le caractère euryhalin ou sténohalin présente, en matière d'aquaculture, un aspect pratique que l'on pourra intégrer dans la définition de la qualité du milieu d'élevage. Ce caractère présente un intérêt plus général d'indicateur des caractéristiques du milieu.

Les observations originales que nous avons effectuées nuancent celles de NOBLE (1960) qui note que les poissons migrateurs perdent leurs parasites lorsqu'ils changent de milieu, et celles de HERVÉ et BRUSLÉ (1980) qui incluent *Diplectanum aequans* dans une liste de parasites indicateurs du "caractère marin et ouvert du système lagunaire de l'étang de Salses-Leucate". En effet, au moins quelques espèces de *Diplectanidae* que nous avons étudiées, en particulier *Diplectanum aequans*, "accompagnent" leur hôte au cours de ses déplacements dans des milieux de salinité différente de celle de la mer et, éventuellement, dans l'eau douce.

4.1.3.- PREVALENCE ET INTENSITE DES *DIPLECTANIDAE* CHEZ LEURS HOTES EN MILIEU NATUREL

Cette étude, soumise aux aléas de la pêche dont dépend l'approvisionnement en poissons, est limitée aux deux espèces les plus facilement accessibles: *Diplectanum aequans* parasite de *Dicentrarchus labrax* et *Furnestinia echeneis* parasite de *Sparus auratus*. Elle concerne essentiellement la prévalence et l'intensité moyenne des parasites ou les variations saisonnières de ces paramètres. Les observations ont été effectuées dans les étangs littoraux du Languedoc-Roussillon (étang de Canet, de Salses-Leucate, de Bages, des Eaux Blanches), dans le Golfe de Gascogne, dans le Bassin d'Arcachon et ses dépendances que constituent les Réservoirs à Poissons. Les caractères physiques et chimiques de ces biotopes ont été décrits plus haut (1.3.).

4.1.3.1- Etude de *Diplectanum aequans* chez *Dicentrarchus labrax*

Les observations portant sur *Diplectanum aequans* chez *Dicentrarchus labrax* ont été effectuées dans l'étang de Salses-Leucate sur les alevins et dans l'étang de Canet sur les juvéniles.

4.1.3.1.1- *Modifications de la prévalence de* Diplectanum aequans *chez les alevins de* Dicentrarchus labrax *dans l'étang de Salses*

Comme nous l'avons vu précédemment, *Diplectanum aequans* s'installe sur des hôtes dont la taille dépasse 3cm. Un fort pourcentage des hôtes de cette classe de taille sont parasités dans les deux stations prospectées dans l'étang de Salses (tab. 6).

Tab. 6 - Prévalence et intensité moyenne de *Diplectanum aequans* chez *Dicentrarchus labrax* de la classe O+ dans deux stations de l'étang de Salses.

		La Rouquette	Coudalère	Différence significative et seuil
Prévalence	Juin	85,5 %	33,3 %	+ p < 0,001
	Juillet	96,4 %	66,6 %	+ p < 0,01
	Différence significative et seuil	– p = 0,05	+ p = 0,05	
Intensité moyenne	Juin	2,7	1,6	+ p = 0,05
	Juillet	3,2	2	– p = 0,05
	Différence significative et seuil	– p = 0,05	– p = 0,05	

Tab. 7 - Prévalence et intensité de *Diplectanum aequans* chez *Dicentrarchus labrax* dans l'étang de Canet (Pyrénées-Orientales). i : intensité ; i.c. : intervalle de confiance ; n : nombre de poissons examinés ; p : nombre de poissons parasités ; % : prévalence.

		Sept.	Oct.	Nov.	AUTOMNE	Déc.	Janv.	Févr.	HIVER	Mars	Avril	Mai	PRINT.
74-75	n		11	14	25	40		66	106	94		28	122
	p		9	11	20	32		63	95	94		28	122
	%		81,8	78,6	80	80		95,5	89,6	100		100	100
	ic		58,6-100	58,7-100	64-96	67,4-92,6		90,4-100	83,7-95,5				
	i		1(22,5)64	1(16,1)58	1(19)64	1(28,4)168		1(37,1)1084	1(34)1084	15(34,7)65		1(23,2)60	1(28,6)60
75-76	n	50	50		100	16	27	15	58	9	20	4	33
	p	50	50		100	16	27	15	58	9	20	4	33
	%	100	100		100	100	100	100	100	100	100	100	100
	ic												
	i	1(6,2)25	2(9,5)30		1(7,5)30	2(16,6)36	1(14,6)31	1(17,6)38	1(16,4)36	3(12,6)34	5(26,6)51	18(16,2)72	3(25,2)72
76-77	n		15	8	23		2	9	11		28	13	41
	p		15	8	23		2	9	11		28	13	41
	%		100	100	100		100	100	100		100	100	100
	ic												
	i		2(15,8)48	12(21,5)53	2(17,8)53		5(15)25	4(28,2)76	4(24,5)76				

– La station de "Coudalère" (fig. 3) est située sur la rive est de l'étang de Salses, près du débouché du grau Saint-Ange. La prévalence est de 33,3% en juin et de 66,6% en juillet (différence significative, p = 0,05)). La différence de l'intensité moyenne (1,6 en juin et 2 en juillet) n'est pas significative (p = 0,05).

– La station de "La Rouquette" (fig. 3) est située sur la rive ouest, à 7km environ de la précédente. La prévalence est de 85,5% en juin et de 96,4% en juillet (différence non significative, p = 0,05). La différence de l'intensité moyenne (2,7 en juin et 3,2 en juillet) n'est pas significative (p = 0,05).

L'augmentation de la prévalence entre juin et juillet est une donnée constante. Les alevins plus âgés ont plus de chances d'avoir rencontré leurs parasites et d'être infestés. Cependant, la différence entre les deux stations est significative pour la prévalence en juin ($p < 0,001$) et en juillet ($p < 0,01$) et pour l'intensité moyenne en juin ($p < 0,05$). La station de "Coudalère", plus proche de la mer, paraît être "en retard" par rapport à la station de "La Rouquette". Ce phénomène pourrait s'expliquer par l'existence de plusieurs recrutements successifs d'alevins de *Dicentrarchus labrax* dans l'étang de Salses. Les alevins entrés les premiers auraient eu le temps de s'avancer plus loin dans l'étang et présenteraient un parasitisme "plus ancien", ayant évolué plus longtemps, que traduiraient une prévalence et une intensité moyenne plus élevées. L'importance de la valeur de ces paramètres à "La Rouquette" pourrait être due à une sédentarisation des alevins dans cette station qui aurait favorisé leur infestation.

4.1.3.1.2- ***Variations saisonnières du parasitisme de* Diplectanum aequans *chez* Dicentrarchus labrax *dans l'étang de Canet*** (fig. 170-171; tab. 7)

D'octobre 1974 à mai 1977 nous avons pu suivre assez régulièrement une population de *Dicentrarchus labrax* entrée au stade alevin dans l'étang de Canet où elle a été emprisonnée par la fermeture naturelle du grau en avril 1974. Lorsque les alevins sont entrés, l'étang était pratiquement vide de poissons et pendant la période de l'étude les *Dicentrarchus labrax* examinés appartenaient tous à la même classe d'âge.

D'où proviennent les parasites que nous avons rencontrés? Trois explications paraissent possibles:

- quelques poissons plus âgés et parasités sont entrés en même temps que les alevins et les ont contaminés. Toutefois, pendant toute cette période, nous n'avons jamais vu les pêcheurs prendre un poisson appartenant à une autre classe d'âge;

- les alevins étaient déjà parasités lorsqu'ils sont entrés dans l'étang. Cela parait peu probable compte-tenu de l'entrée de ces alevins en avril puisqu'il existe une période de non-réceptivité jusqu'en mai-juin et que *Diplectanum aequans* apparait après le 15 juin chez les alevins de *Dicentrarchus labrax* dans l'étang de Salses tout proche;

- *Diplectanum aequans* pondrait, dans certaines conditions, des œufs de résistance. Ces œufs, pondus par les parasites de la précédente population de *Dicentrarchus labrax* ayant occupé l'étang de Canet, auraient éclos après l'entrée de ces alevins. BYCHOWSKY (1957: 107-108) a examiné cette question et considère qu'elle est mal établie. L'existence des "œufs d'hiver" se comprend lorsque les adultes disparaissent pendant cette saison; ces œufs constituent le départ d'une nouvelle génération au printemps suivant. Dans l'étang de Canet, *Diplectanum aequans* est présent tout l'hiver mais sa population diminue vraisemblablement en été (nous ignorons si elle disparait en totalité). Est-ce des "œufs d'été" qui seraient pondus au début de cette saison et n'écloraient qu'au printemps suivant? Des recherches complémentaires sont encore nécessaires pour étayer ou infirmer cette hypothèse.

Dès le mois d'octobre la prévalence dépasse 75% chez les poissons de la classe 0^+ mesurant de 8 à 13,5cm. Elle atteint 100% en mars chez des poissons de la classe 1^+ mesurant de 7 à 12cm. Cette valeur s'est maintenue jusqu'en avril 1977 où la réouverture du grau a "libéré" ces poissons ayant atteint la classe d'âge 3^+ et une taille de 19,5 à 29,5cm (fig. 170-A). En regroupant ces observations par saisons on constate une progression régulière de la prévalence qui atteint le maximum dès le printemps suivant l'entrée des alevins dans l'étang (fig. 171-A).

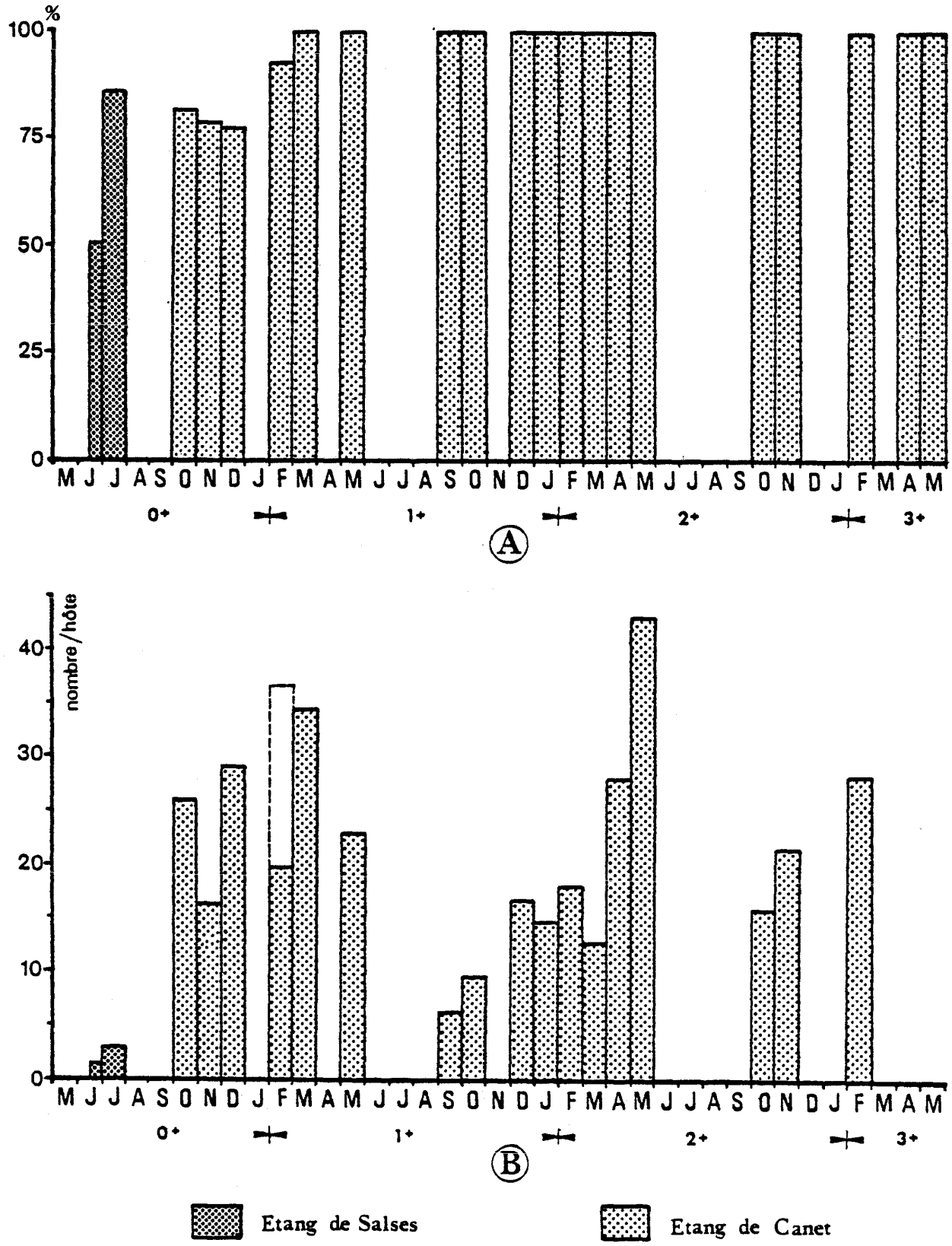


Fig. 170 - Prévalence (A) et intensité moyenne (B) mensuelles de *Diplectanum aequans* chez *Dicentrarchus labrax* dans les étangs de Salses et de Canet. La classe d'âge des poissons est indiquée pour chaque année.

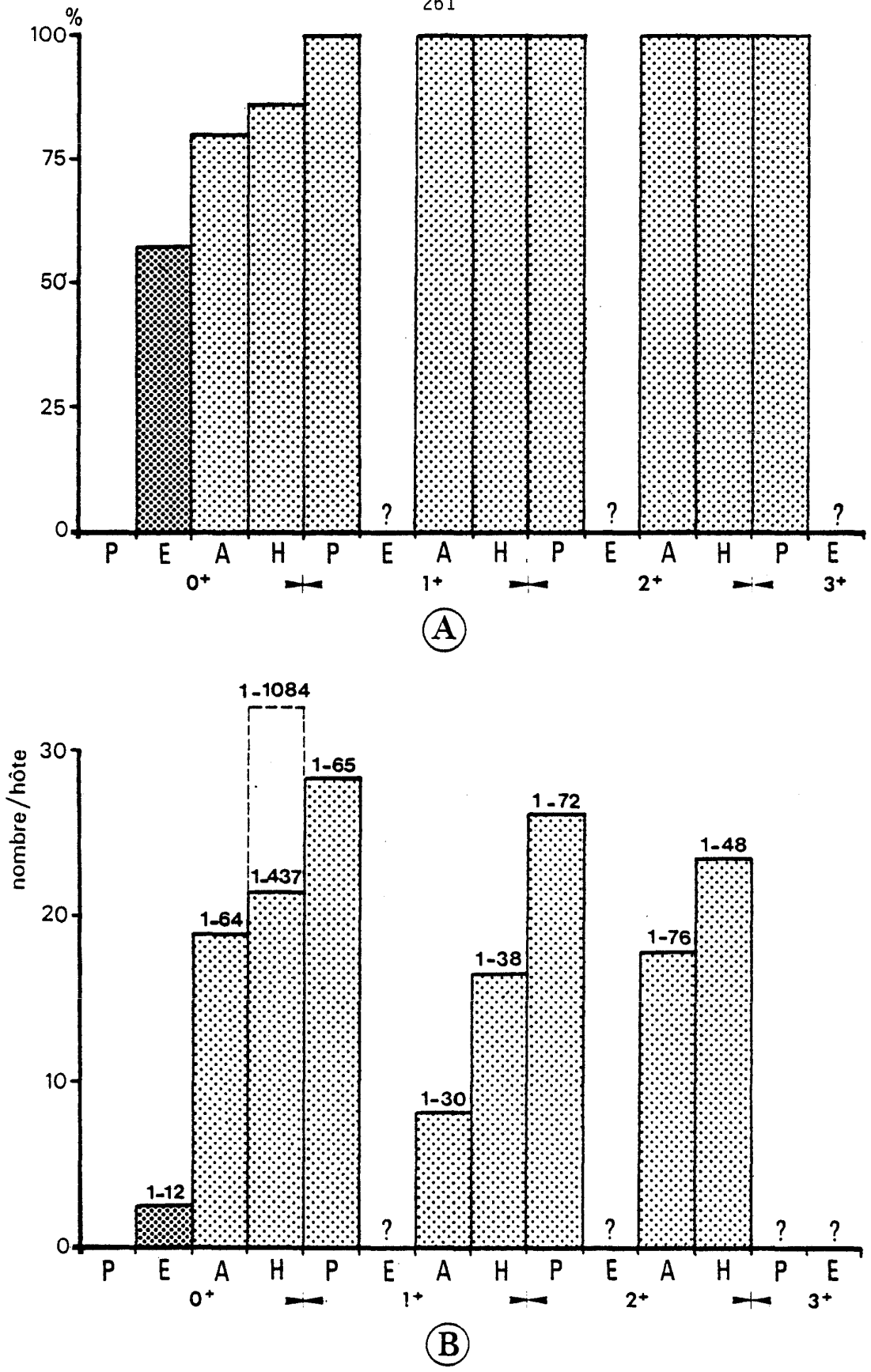


Fig. 171 - Prévalence (A) et intensité moyenne (B) saisonnières de *Diplectanum aequans* chez *Dicentrarchus labrax* dans les étangs de Salses et de Canet. A : Automne ; E : été ; H : hiver ; P : printemps. La classe d'âge des poissons est indiquée pour chaque année.

Tab. 8 - Estimation de la production d'oeufs et d'oncomiracidiums par la population de *Diplectanum aequans* parasite de *Dicentrarchus labrax* dans l'étang de Canet.

Saisons	Population hôte	Intensité moyenne	Ponte moyenne	Production d' oeufs	Fécondité moyenne	Production d'oncomiracidiums
Automne 1974	150.000 200.000	18	14	37.800.000 50.400.000	12,5%	4.725.000 6.300.000
Hiver 1974-1975	150.000 200.000	22	14	46.200.000 61.600.000	12,5%	5.775.000 15.400.000
Printemps 1975	150.000 200.000	36	14	75.600.000 100.800.000	12,5%	9.450.000 12.600.000
Automne 1975	150.000 200.000	7,5	14	15.750.000 21.000.000	12,5%	1.968.750 2.625.000
Hiver 1975-1976	130.000 180.000	16	14	29.120.000 40.320.000	12,5%	3.640.000 5.040.000
Printemps 1976	130.000 180.000	25	14	45.500.000 63.000.000	12,5%	5.687.000 7.875.000
Automne 1976	80.000 130.000	18,5	14	20.720.000 33.670.000	12,5%	2.590.000 4.208.750

Tab. 9 - Prévalence et intensité moyenne de *Furnestinia echeneis* chez *Sparus auratus* dans les étangs littoraux du Languedoc-Roussillon. n : nombres d'hôtes examinés ; p : nombre d'hôtes parasités ; % : prévalence ; i : intensité.

Etangs		mars—mai	juin	juillet	aout	septembre	octobre	novembre	décembre
Etang des Eaux Blanches	Date			1976-1977	1977				
	n			222	55				
	p			116	36				
	%			52,3	65,5				
	i			1(2,5)10	1(3,9)21				
Etang de Salses-Leucate	Date	1976-1977	1976-1977				1975-1978	1975-1977	1975-1977
	n	137	70				59	454	26
	p	0	2				34	345	26
	%	-	2,9				57,6	75,9	100
	i	-	1(3)5				1(3,3)19	1(6,7)120	1(11,2)54
Etang de Bages	Date		1976-1977		1976	1978	1975-1976	1978	
	n		20		98	40	117	14	
	p		0		24	9	78	2	
	%		-		24,5	22,5	66,6	14,3	
	i		-		1(1,3)3	1(1)1	1(3,4)16	1(1)1	
Etang du Prevost	Date	1976							
	n	174							
	p	0							
	%	-							
	i	-							

L'intensité moyenne mensuelle varie de 7,5 à 34,4 (fig. 170-B) et l'intensité moyenne globale atteint 24,5. Sur 256 *Dicentrarchus labrax* cette dernière valeur a été dépassée chez 72 (23,7%) d'entre eux. L'intensité moyenne saisonnière présente un accroissement régulier de l'automne au printemps. La valeur de l'intensité moyenne et de l'intensité maximale peuvent varier d'une année à l'autre (fig. 171-B). L'intensité atteint 168 et nous avons relevé trois cas de surdispersion chez des *Dicentrarchus labrax* de la classe 1^+ mesurant 9,7 , 11 et 11,1cm de longueur totale qui hébergeaient respectivement 424, 437 et 1.084 *Diplectanum aequans*.

Une espèce se développe d'autant mieux que sa population est importante. Avant leur mort, les hôtes constituant les cas de surdispersion, hébergent de nombreux parasites qui produisent une importante quantité d'œufs. Le grand nombre de larves qui naîtra assurera facilement l'infestation de la population-hôte.

Comme nous l'avons rappelé plus haut (3.5.3), les intensités élevées entraînent la mort de l'hôte. Cependant la population-hôte n'est pas menacée puisque les cas de surdispersion sont rares dans la nature. Il est certain qu'au-dessus d'un certain seuil l'intensité parasitaire est responsable d'une action pathogène, plus ou moins grave, sur l'hôte. La concentration d'un grand nombre de parasites chez quelques individus-hôtes permet à la population-parasite de se répartir avec une intensité moindre sur le reste de la population-hôte. Le parasitisme "en douceur" qui en résulte représente une situation bénéfique pour la population-hôte. La surdispersion peut être interprétée comme une stratégie démographique favorable au parasite.

HERVÉ (1978: 226) estime que 150.000 à 200.000 alevins de *Dicentrarchus labrax* sont entrés dans l'étang de Canet au printemps 1974. On ne connait pas la quantité de Loups capturés pendant la saison de pêche 1974-1975; d'après les indications du même auteur, 20.000 individus environ ont été pêchés pendant la saison 1975-1976 et 50.000 pendant la saison 1976-1977.

Compte-tenu de l'intensité moyenne, de la ponte moyenne et de la fécondité moyenne de *Diplectanum aequans*, on peut estimer que, pendant la période de présence de *Dicentrarchus labrax* dans l'étang de Canet, la production journalière d'œufs par le parasite pouvait être de 15 à 100 millions et celle des oncomiracidiums de 2 à 15 millions (tab. 8). Chaque Loup pouvait se trouver en présence de 10 à 100 oncomiracidiums par jour. Ces conditions particulières expliquent le taux de la prévalence (100%) et le niveau de l'intensité (plusieurs dizaines d'individus par hôte).

Dans l'étang de Canet la pêche s'arrête de juin à septembre et nous n'avons recueilli aucune donnée pendant cette période. L'intensité moyenne atteint-elle son maximum ou au contraire son minimum en été? D'après SILAN (1984: 136) les *Diplectanum aequans* paraissent moins nombreux en été et en automne. L'élévation de température parfois importante, la diminution de la pression d'oxygène dissous, les fermentations qui se produisent pendant cette saison, représentent des conditions délétères pour un ectoparasite tel *Diplectanum aequans* et suffiraient à expliquer cette diminution estivale.

4.1.3.2- Etude de *Furnestinia echeneis* chez *Sparus auratus*

Quelques prélèvements concernant *Furnestinia echeneis* chez *Sparus auratus* ont été réalisés dans plusieurs étangs du Languedoc-Roussillon, mais l'essentiel porte sur les populations de l'étang de Salses-Leucate.

4.1.3.2.1- *Prévalence et intensité de* Furnestinia echeneis *chez* Sparus auratus *dans les étangs littoraux du Languedoc-Roussillon* (fig. 172; tab. 9)

Furnestinia echeneis a été absent chez *Sparus auratus* pendant tout le printemps 1976 (174 alevins mesurant de 2,3 à 5,5cm de longueur totale) de mi-mars à fin mai. Ce parasite était encore absent en juin dans l'étang de Bages. Absent chez les Daurades de l'étang de Salses en avril et mai 1977 sur des alevins de 1,9 à 5,5cm de longueur totale, *Furnestinia echeneis* est apparu dans cet étang pendant la deuxième quinzaine de juin 1977; la prévalence est alors de 11,8% et l'intensité moyenne de 3 à la station de "Coudalère".

Les graphiques, réalisés en cumulant mensuellement les résultats obtenus pendant la durée de cette

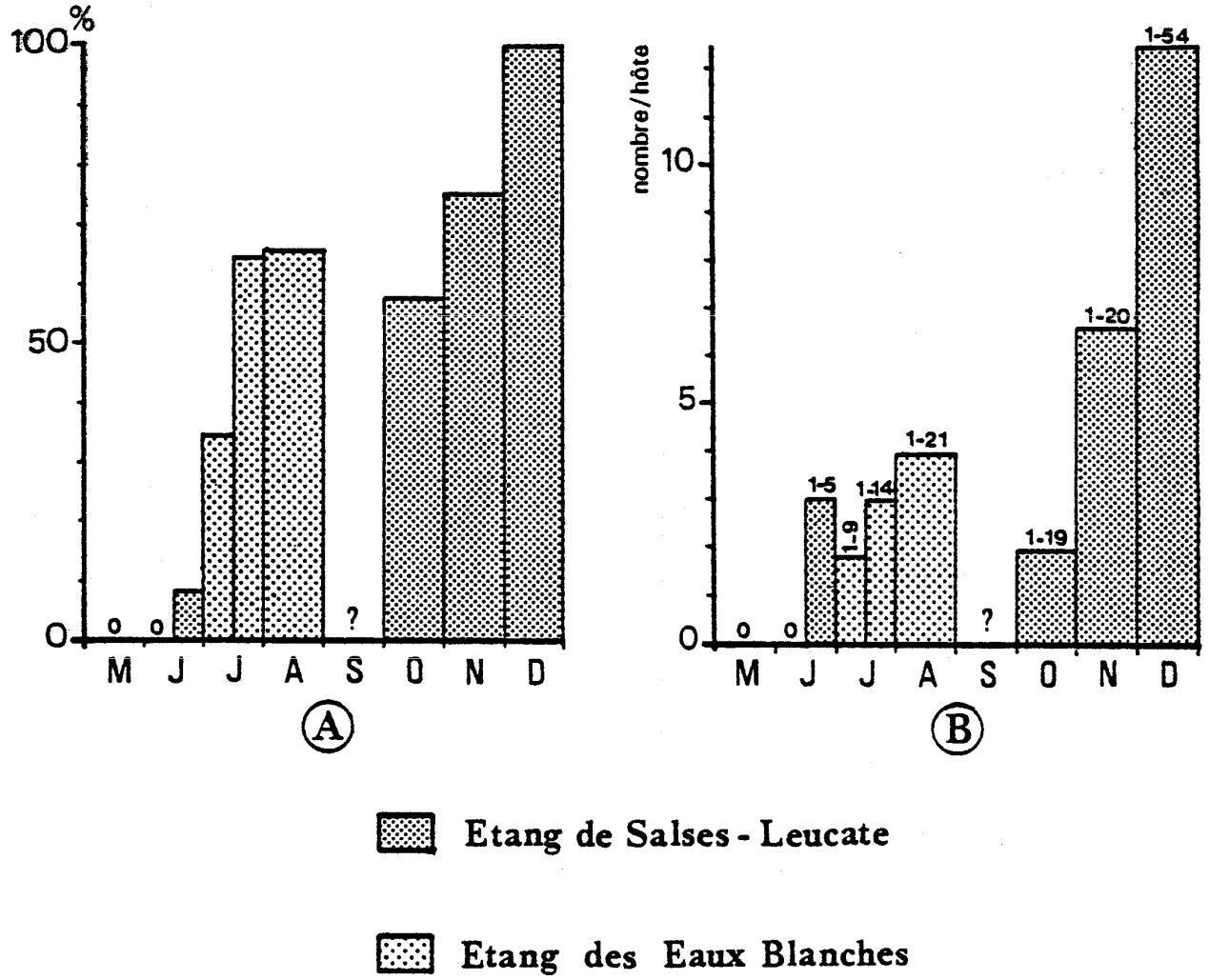


Fig. 172 - Prévalence (A) et intensité moyenne (B) de *Furnestinia echeneis* chez *Sparus auratus* dans les étangs des Eaux-Blanches et de Salses-Leucate.

étude, permettent de constater une progression assez régulière de la prévalence et de l'intensité moyenne de *Furnestinia echeneis* chez les *Sparus auratus* de la classe 0^+ entre le début de l'été (date d'apparition du parasite) et le début de l'hiver (fig. 172). La prévalence dépasse 50% dès le milieu de l'été dans l'étang des Eaux Blanches et atteint 100% en décembre 1977 dans l'étang de Salses-Leucate. L'intensité maximale a été rencontrée en novembre 1976 dans l'étang du Paurel chez une Daurade de 14,9cm qui hébergeait 120 parasites. PAPERNA *et al.* (1977) signalent jusqu'à 239 *Furnestinia echeneis* chez les Daurades de 8 à 13cm nées en laboratoire.

Il est évident qu'en cumulant les résultats obtenus au cours de deux ou plusieurs années, on ne tient pas compte des différences, parfois statistiquement significatives (p = 0,01), que l'on peut relever entre deux années consécutives:

- dans l'étang des Eaux Blanches, la prévalence de *Furnestinia echeneis* était plus élevée en juillet 1976 (62,2%) qu'en juillet 1977 (40,8%);
- dans l'étang de Bages, la prévalence était plus élevée en octobre 1976 (77,8%) qu'en octobre 1977 (42,4%);
- dans l'étang de Salses-Leucate, la prévalence était plus élevée en novembre 1976 (86,7%) qu'en novembre 1975 (71,1%) et qu'en novembre 1977 (63%).

On est tenté d'attribuer ces différences à la salinité plus élevée en 1976 qu'en 1977. La prévalence dans l'étang de Bages (étang "doux") en août (24,5%) est statistiquement différente de celle de l'étang des Eaux Blanches (étang "salé") (65,5%). En octobre la prévalence relevée dans l'étang de Bages (66,6%) n'est pas statistiquement différente de la prévalence notée dans l'étang de Salses-Leucate (étang "salé") le même mois (57,6%) (tab. 9).

4.1.3.2.2- ***Prévalence et intensité de*** **Furnestinia echeneis** ***dans l'étang de Salses-Leucate*** (fig. 173)

Furnestinia echeneis a fait l'objet d'une étude en automne (début octobre-début décembre) de 1975 à 1978 chez les *Sparus auratus* de la classe 0^+ dans l'étang de Salses-Leucate.

En 1975 et en 1976, à partir de la fin de l'été, l'étang du Paurel a été isolé du reste de l'étang de Salses-Leucate (désigné ici sous le nom d'étang de Salses) par un barrage de filets (fig. 3). Ce dispositif permet aux pêcheurs de capturer la plus grande partie des poissons emprisonnés dans l'anse du Paurel au moment où ces poissons migrent vers la mer en automne.

En 1975 on note une différence statistiquement significative entre la prévalence dans l'étang de Salses et la prévalence dans l'étang du Paurel. Dans l'étang de Salses, l'augmentation de la prévalence est statistiquement significative entre 1975 et 1976 (fig. 173-A).

L'intensité moyenne dans l'étang de Salses et dans l'étang du Paurel présente aussi une différence statistiquement significative. Entre 1975 et 1976, l'augmentation de l'intensité moyenne dans l'étang du Paurel est statistiquement significative (fig. 173-C).

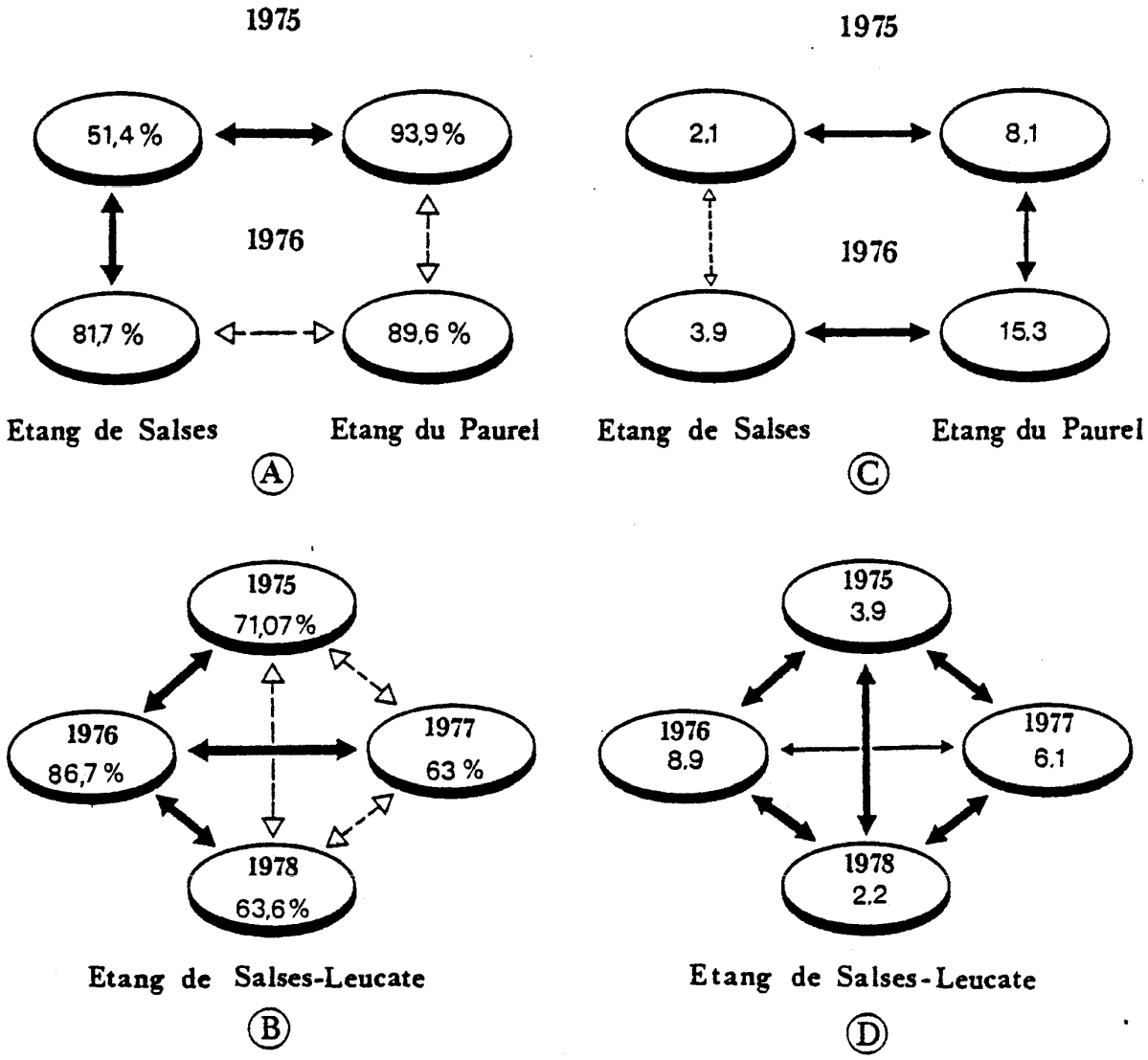
En 1975 et en 1976 la prévalence et l'intensité moyenne sont plus élevées dans l'étang du Paurel que dans l'étang de Salses. Cette particularité peut être interprétée comme une conséquence de l'isolement accru de l'étang du Paurel, résultant de la pose du barrage de filets.

De 1975 à 1978 la prévalence est statistiquement différente entre deux années consécutives, sauf entre 1977 et 1978 (fig. 173-B). L'intensité moyenne présente les mêmes différences significatives (fig. 173-D). Une augmentation ou une diminution de la prévalence est généralement accompagnée de la même variation de l'intensité moyenne (toutefois il n'apparait pas de corrélation linéaire statistiquement marquée: r = +0,77, seuil = 77%).

Des résultats semblabes ont été obtenus pour *Microcotyle chrysophrii*, un autre Monogène parasite de *Sparus auratus* (OLIVER, 1984b) (fig. 174) (r = +0,89; seuil = 89%). Chez cette espèce ces variations se produisent à contre temps par rapport à celles de *Furnestinia echeneis*.

Une prévalence et une intensité moyenne élevées de l'une des ces deux espèces de Monogènes correspond à une prévalence ou une intensité moyenne faiblesde l'autre espèce. Toutefois, il n'y a pas de

corrélation linéaire entre les intensités moyennes des deux espèces et la corrélation n'est pas significative entre les prévalences (r = -0,79; seuil = 80%).



Difference: significative (seuil 0,1 %)
significative (seuil 1 %)
significative (seuil 5 %)
non significative

Fig. 173 - Variations annuelles de la prévalence et de l'intensité moyenne de *Furnestinia echeneis* chez *Sparus auratus* dans les étangs de Salses et du Paurel en Automne. A-B : prévalence ; C-D : intensité moyenne.

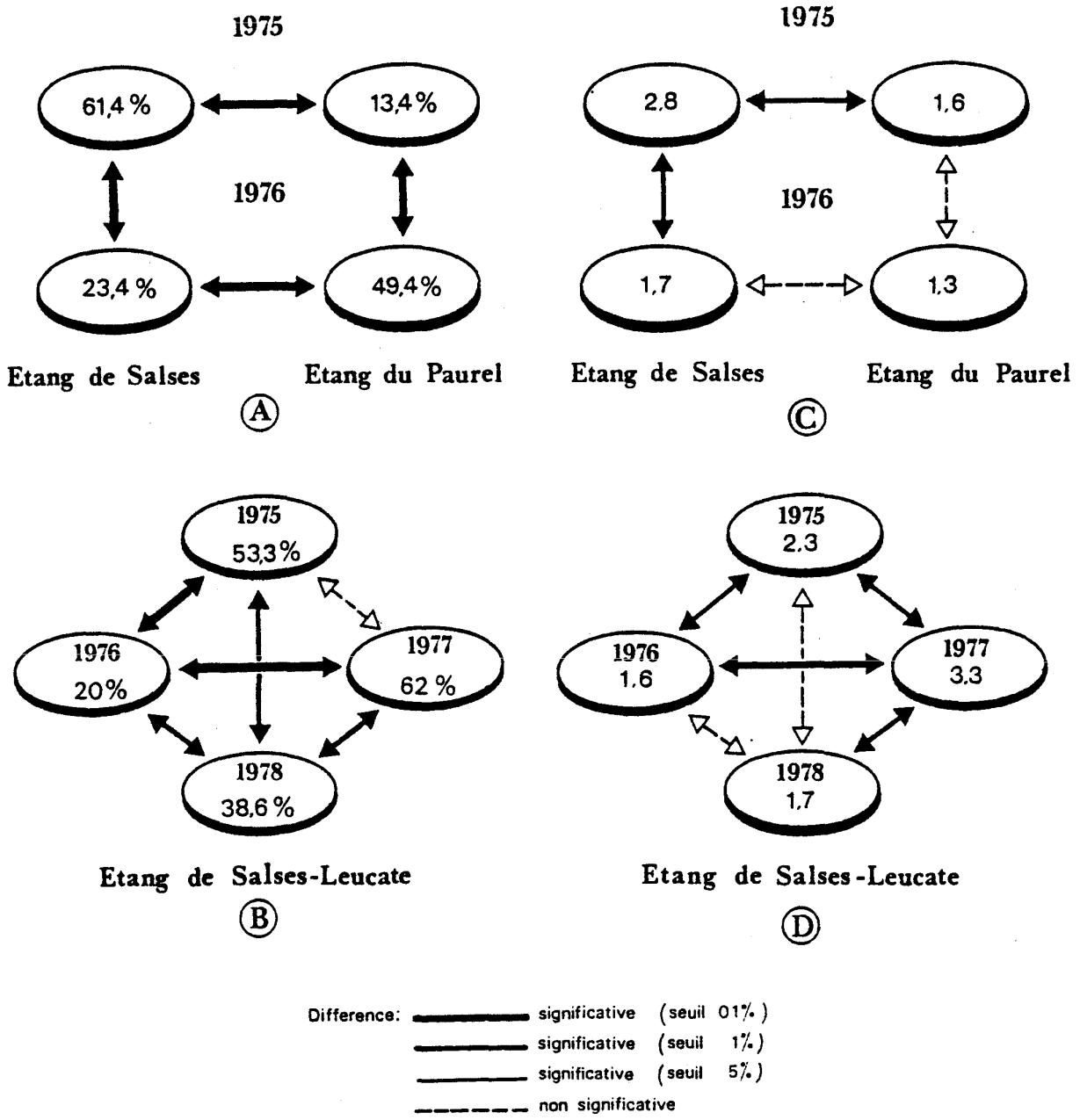


Fig. 174 - Variations annuelles de la prévalence et de l'intensité moyenne de *Microcotyle chrysophrii* chez *Sparus auratus* dans les étangs de Salses et du Paurel en Automne. A-B : prévalence ; C-D : intensité moyenne.

4.1.3.3- Discussion

Cette étude, limitée à deux espèces, confirme que le parasitisme (prévalence et intensité moyenne) des *Diplectanidae* subit parfois des fluctuations saisonnières ou annuelles. Il apparaît que l'âge et la densité des hôtes ainsi que les caractéristiques des biotopes représentent des facteurs importants. Dans les étangs littoraux du Golfe du Lion la fréquence et l'intensité du parasitisme augmentent régulièrement au cours de l'année. Ces paramètres dépendent également de la densité des hôtes et du degré de confinement du milieu. La salinité influe aussi sur leur importance.

Dans le Golfe du Lion et dans l'étang de Thau, SILAN (1984) trouve que les *Dicentrarchus labrax* adultes sont toujours parasités (p. 141) et que les immatures n'hébergent pas plus d'une soixantaine de parasites (p. 130). Cet auteur considère (p. 137) que les lagunes ne constituent pas des endémiotopes (6) pour les Monogènes à cause de l'erratisme des jeunes *Dicentrarchus labrax*.

Les résultats que nous avons obtenus dans d'autres milieux diffèrent, au moins partiellement, de ces observations. Comme nous l'avons indiqué ci-dessus, l'intensité de *Diplectanum aequans* chez *Dicentrarchus labrax* peut atteindre des valeurs élevées et supérieures à 60 dans l'étang de Canet. Dans ce même étang, seuls des immatures de la classe 0^+ peuvent être exempts de parasites; par contre dans le Golfe de Gascogne plus de 40% des *Dicentrarchus labrax* (de 20 à 61cm de longueur totale) ne sont pas (plus?) parasités. Dans certains cas il semble que l'on puisse considérer les lagunes, par exemple l'étang de Canet, comme des endémiotopes (6), favorables au développement des populations de *Diplectanum aequans*. Compte-tenu de la taille et de l'isolement de l'étang de Canet, il s'agit sans doute de la conséquence d'un confinement important accompagné d'une limitation de l'erratisme des hôtes. La masse d'eau et la facilité des communications avec la mer, nous incitent à considérer l'étang de Thau comme un milieu semi-ouvert assez semblable à la mer et non comme un milieu confiné.

Parmi les facteurs abiotiques, la salinité est susceptible de jouer un grand rôle. SCHACHTER (1950), ainsi que d'autres auteurs, lui attribuent un rôle important sur la répartition des organismes vivants, y compris les Monogènes (ANDERSON, 1981).

La salinité de l'étang de Salses-Leucate subit les fluctuations saisonnières que nous avons suivies pendant les années 1976, 1977 et 1978 (fig. 10). Ce graphique montre une augmentation en été, où elle dépasse 35‰, et un abaissement en hiver où elle peut être inférieure à 30‰. La salinité moyenne annuelle présente également des fluctuations provoquées par les variations climatiques, en particulier les précipitations: de 35‰ en 1976, elle est descendue à 31‰ en 1977 pour remonter à 33‰ en 1978.

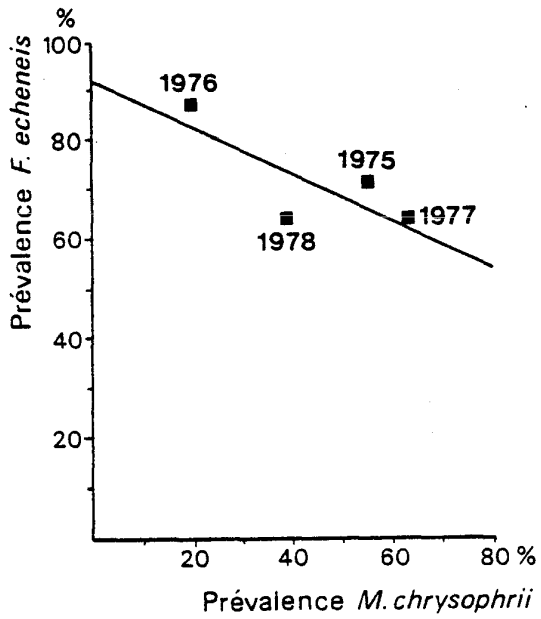
L'intensité moyenne et surtout la prévalence de *Furnestinia echeneis* ont augmenté ou diminué en même temps que la salinité moyenne annuelle (fig. 173), celles de *Microcotyle chrysophrii* ont varié en sens inverse (fig. 174). Il existe une corrélation linéaire négative pour la prévalence de *Microcotyle chrysophrii* et la salinité moyenne annuelle ($r = -0,997$; seuil: 95%); la relation est moins bien établie entre la prévalence de *Furnestinia echeneis* et la salinité moyenne annuelle ($r = +0,88$; seuil: 80%) (fig. 176). Sur la figure 176 on constate que les deux droites se croisent; ce point d'intersection correspondant à la salinité moyenne annuelle de 31‰ pourrait être considéré comme un "point d'équilibre" de part et d'autre duquel la prévalence des deux espèces de Monogènes varierait en sens inverse.

Les variations de salinité pourraient avoir une influence sur la sécrétion de mucus par les cellules épithéliales, ce qui expliquerait les variations de *Furnestinia echeneis* qui est un *Monopisthocotylea* mucophage, mais non celles de *Microcotyle chrysophrii* dont le régime alimentaire est hématophage. Ou bien les fluctuations de la salinité agiraient sur la fonction excrétrice des branchies dont l'effet serait inverse selon l'espèce de Monogène considérée.

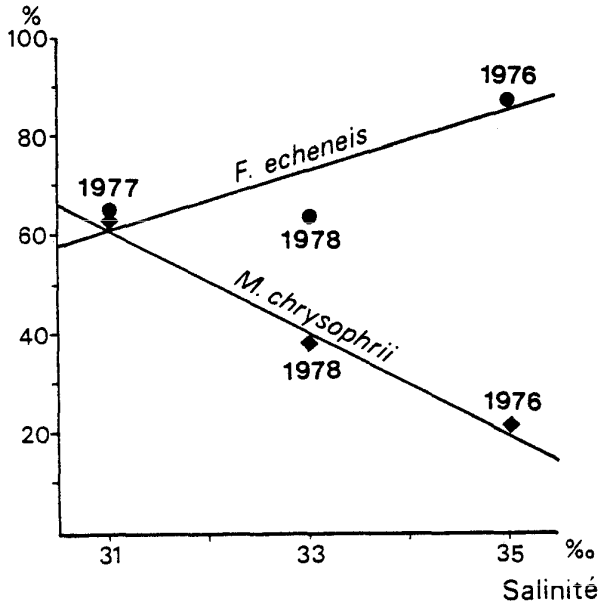
L'absence de corrélation linéaire ($r = 0,012$) entre l'intensité moyenne de *Furnestinia echeneis* et de *Microcotyle chrysophrii* pourrait traduire une absence de compétition entre ces deux espèces.

---

(6) - Rebecq (1964:92) a proposé le terme *épidémiotope* pour désigner le "biotope où faune et environnement sont favorables au passage d'un parasite d'un milieu ou d'un hôte dans un autre". Jourdane (1977:154) a rectifié ce terme par *endémiotope*, étymologiquement plus correct.



175



176

Fig. 175 - Variations de la prévalence de *Furnestinia echeneis* et *Microcotyle chrysophrii* dans l'étang de Salses-Leucate.
Fig. 176 - Variations de la prévalence de *Furnestinia echeneis* et *Microcotyle chrysophrii* et de la salinité moyenne annuelle de l'étang de Salses-Leucate.

4.1.4.- CONCLUSION

Parmi les facteurs abiotiques, la lumière et la salinité sont ceux dont l'action sur les *Diplectanidae* est la plus facile à aborder.

La concordance entre le rythme d'éclosion des oncomiracidiums et le comportement des hôtes constitue une situation favrorisant le déroulement du cycle du parasite.

En milieu fermé, *Diplectanum aequans* est rapidement présent chez tous les hôtes; cependant les populations de ce parasite subissent des fluctuations saisonnières apparemment provoquées par les conditions hydrologiques du milieu. *Diplectanum aequans*, ectoparasite de poisson, "suit" son hôte lorsque ce dernier change de milieu. L'euryhalinité de l'hôte se retrouve chez le parasite.

Chez *Sparus auratus*, les populations de *Furnestinia echeneis* et de *Microcotyle chrysophrii* évoluent en sens inverse l'une de l'autre, peut-être en fonction de la salinité plutôt qu'à cause d'un processus de compétition pour l'occupation du territoire branchial.

4.2.- OCCUPATION DES BRANCHIES DES HOTES PAR LES *DIPLECTANIDAE*

Les Monogènes occupent des localisations variées sur les poissons-hôtes. BYCHOWSKY (1957: 74) rappelle: les branchies, la cavité branchiale, la cavité buccale, la surface du corps, les nageoires, la cavité cloacale, les uretères, la cavité générale et, exceptionnellement, le cœur et l'appareil circulatoire. LAWLER (1981: 377) ajoute les capsules nasales, les oviductes, la glande rectale et la valvule spirale où l'on rencontre essentiellement des *Capsaloidea* Price, 1936. On connait maintenant: l'intestin (BYCHOWSKY *et al.*, 1970) ainsi que l'estomac (PAPERNA, 1962; GUSSEV et FERNANDO, 1973).

Les adultes de toutes les espèces de *Diplectanidae* que nous avons étudiées sont localisés sur les filaments branchiaux de leurs hôtes. Actuellement on ne connait pas d'autres localisations pour les adultes de cette famille, sauf pour *Furnestinia echeneis*. Nous avons trouvé quelques individus de cette espèce sur les arcs branchiaux et sur les branchiospines de la Daurade, *Sparus auratus*, dans les cas de fortes infestations; elle a également été signalée sur le tégument de la face interne de l'opercule de jeunes *Sparus auratus* (8-13cm) très parasitées (jusqu'à 239 parasites par poisson) dans les élevages d'Eilat en Israël (PAPERNA *et al.*, 1977).

CERFONTAINE (1896 et 1898) a été le premier à signaler que les Monogènes du genre *Diclidophora* Diesing, 1850 sont préférentiellement localisés sur certains arcs branchiaux de leurs hôtes. Ce n'est pourtant qu'une soixantaine d'années plus tard que de nouvelles observations concernant cette répartition ont été effectuées et approfondies (FRANKLAND, 1955; LLEWELLYN, 1956; LLEWELLYN et OWEN, 1960; OWEN, 1963; SLINN, 1963; AKAZAKI, 1965; WILES, 1968; KTARI, 1969 et 1971; SUYDAM, 1971; ROHDE, 1976 et 1977; NOISI et EUZET, 1979; NOISY et MAILLARD, 1980; OLIVER, 1984c). Ces travaux, qui portent exclusivement sur des *Polyopisthocotylea*, ont fourni des résultats significativement différents:

- avec l'âge du parasite: les jeunes *Diclidophora denticulata* Olsson, 1876 se fixent préférentiellement sur les arcs I et II, tandis qu'on les trouve de préférence sur les arcs II et III lorsqu'ils sont plus âgés (LLEWELLYN, 1956);

- selon les espèces: chez leurs hôtes respectifs, *Diclidophora luscae* (Van Beneden et Hesse, 1863) occupe de préférence les arcs II et III, tandis que *Diclidophora merlangi* (Kuhn, in Nordmann, 1832) se trouve en majorité sur les arcs I (LLEWELLYN, 1956);

- selon l'hôte: *Diplozoon paradoxum* von Nordmann, 1832 est distribué au hasard sur les branchies de *Gobio gobio* (Linnaeus, 1766), *Phoxinus phoxinus* (Linnaeus, 1766) et *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1766) alors qu'il est significativement plus abondant sur les deux premières branchies d'*Abramis brama* (Linnaeus, 1766) (WILES, 1968);

- selon la station: *Microcotyle chrysophrii* Van Beneden et Hesse, 1863 est abondant sur les arcs IV de *Sparus auratus* de la classe 0^+ dans l'étang de Thau (NOISY et MAILLARD, 1980) alors qu'il est rare sur cet arc dans l'étang de Salses-Leucate (OLIVER, 1984b).

L'étude de la répartition branchiale des *Monopisthocotylea*, initiée par GROBEN (1940), sur *Dactylogyrus vastator* Nybelin, 1924, et BYCHOWSKY (1957), sur diverses espèces, est moins avancée et son développement plus récent (WOOTTEN, 1974; HANEK et FERNANDO, 1978a-b; EUZET et SANFILIPPO, 1983).

Les *Diplectanidae*, qui offrent des exemples d'infestations monospécifiques et plurispécifiques, ont été parfois utilisés pour effectuer ce type de recherches (OLIVER, 1970, 1974a-b, 1976; LAMBERT et MAILLARD, 1975; SILAN, 1984).

La localisation des *Diplectanidae* n'est pas immuable. Chez *Dicentrarchus labrax* nous avons remarqué un étagement de *Diplectanum aequans* le long du filament branchial en fonction de l'âge du parasite: les jeunes individus sont généralement fixés dans la moitié basale du filament branchial tandis que les adultes se trouvent pratiquement toujours à l'extrémité distale.

Dans ce chapitre nous discuterons les résultats que nous avons obtenus et qui sont exposés dans l'Annexe II.

4.2.1.- INFESTATIONS MONOSPECIFIQUES

La réparition branchiale des 12 espèces (ou de leurs stades de développement) étudiées permet de constater des différences entre espèces (ou entre stades), même dans les cas d'infestations monospécifiques. Ces différences traduisent vraisemblablement des besoins écologiques et/ou physiologiques variés.

La différence entre le nombre d'individus fixés sur les branchies gauches et sur les branchies droites est statistiquement significative pour *Furnestinia echeneis* chez *Sparus auratus* dans l'étang de Salses-Leucate, pour *Lamellodiscus drummondi* chez *Pagellus acarne* dans le Golfe de Gascogne, pour *Diplectanum labourgi* chez *Umbrina canariensis* dans le Golfe de Gascogne, pour les adultes de *Diplectanum aequans* chez *Dicentrarchus labrax* dans les Réservoirs à Poissons du Bassin d'Arcachon et pour les juvéniles de la même espèce sur le même hôte dans l'étang de Canet. WOOTTEN (1974) a effectué une observation similaire pour *Dactylogyrus amphibothrium* Wagener, 1857 chez *Gymnocephalus cernua* (Linnaeus, 1758). Comme l'a déjà souligné cet auteur ce résultat est difficile à interpréter et aucune explication satisfaisante ne peut être fournie. En effet, chez les Téléostéens Perciformes, les quatre arcs branchiaux droits et gauches sont apparemment symétriques et irrigués de la même manière par le courant d'eau respiratoire (PALING, 1968; WOOTTEN, 1974).

Le nombre d'individus fixés sur les hémibranchies antérieures est statistiquement plus important que le nombre d'individus fixés sur les hémibranchies postérieures pour *Furnestinia echeneis, Diplectanum banyulense, Diplectanum labourgi* et les adultes de *Diplectanum aequans*. Pour les autres espèces et les autres stades, la différence n'est pas statistiquement significative. On retrouve une différence similaire (ou parfois inverse) chez des *Polyopisthocotylea* (WILES, 1968; KTARI, 1969 et 1971). Chez les *Monopisthocotylea*, les *Ancyrocephalidae* parasites de *Lepomis gibbosus* (Linnaeus, 1758) et d'*Ambloplites rupestris* (Rafinesque) sont statistiquement plus nombreux sur les hémibranchies antérieures que sur les hémibranchies postérieures (HANEK et FERNANDO, 1978a).

A la suite de LLEWELLYN (1956) on a souvent estimé que la répartition branchiale des Monogènes était une résultante de l'action du courant d'eau respiratoire; LEBEDEV (1979) partage ce point de vue essentiellement pour les *Monopisthocotylea*. Toutefois, LLEWELLYN (1972) considère que ce n'est sans doute pas le seul facteur à intervenir. Ces études portent généralement sur des *Polyophisthocotylea* (grande taille, hématophages); les *Dactylogyridea* (petite taille, mucophages et épithéliophages) ne présentent peut-être pas les mêmes exigences.

Dans la répartition par arc, on note, même dans le cas d'infestations monospécifiques, un gradient antéro-postérieur décroissant pour *Furnestinia echeneis, Protolamellodiscus serranelli, Lamellodiscus knoepffleri* dans le Golfe du Lion, pour *Diplectanum banyulense, Lamellodiscus drummondi* dans le Golfe de Gascogne et pour les *Diplectanum aequans* adultes dans tous les sites. Il en est de même pour *Ergenstrema mugilis* Paperna, étudié par LAMBERT et SANFILIPPO (1977) et *Ligophorus imitans* (Euzet et Suriano, 1977) étudié par EUZET et SANFILIPPO (1983). Toutefois un gradient antéro-postérieur croissant a été observé pour *Ligophorus parvicirrus* Euzet et Suriano, 1977 par ces derniers auteurs et pour *Diplectanum laubieri* par LAMBERT et MAILLARD (1975); nous l'avons également noté pour les subadultes de *Diplectanum aequans* dans l'étang de Canet.

La surface branchiale est généralement décroissante du premier au quatrière arc branchial (parfois avec une légère augmentation entre le premier et la deuxième) (HUGUES, cité par PALING, 1969). L'inversion de la répartition de certaines espèces sur le gradient arc laisse penser que la densité ne serait pas l'unique facteur déterminant la répartition numérique d'une espèce sur les branchies de l'hôte. On constate des préférences propres à chaque espèce, mais il est difficile de les interpréter. Le problème posé par les infestations plurispécifiques sera envisagé plus loin.

La répartition par zones traduit également des préférences pour chaque espèce, même dans le cas d'infestations monospécifiques: zone distale pour *Furnestinia echeneis, Lamellodiscus drummondi, Diplectanum labourgi, Diplectanum aequans* (adultes dans tous les cas, subadultes et juvéniles dans les Réservoirs à Poissons du Bassin d'Arcachon), zone médiane pour *Protolamellodiscus serranelli, Lamellodiscus knoepffleri, Lamellodiscus virgula* à Banyuls, *Diplectanum banyulense* dans le Golfe de Gascogne, les subadultes et les juvéniles de *Diplectanum aequans* dans l'étang de Canet. Nous n'avons observé aucun cas de préférence pour la zone basale comme l'ont signalé EUZET et SANFILIPPO (1983) pour *Ligophorus imitans* Euzet et Suriano, 1977.

IZIUMOVA (1953, citée par BYCHOWSKY, 1957: 76-77) a constaté que la modification du taux d'oxygène dissout entraîne un déplacement de *Dactylogyrus solidus* Achmerov, 1948: lorsque le taux d'oxygène dissout diminue, cette espèce se déplace à l'extrémité des filaments branchiaux du secteur ventral du premier et du quatrième arc branchiaux où se situe la région la mieux oxygénée; lorsque le taux d'oxygène dissout redevient normal, cette espèce regagne sa place habituelle, c'est-à-dire les zones médiane et basale des filaments des deuxièmes et troisièmes arcs branchiaux. Cependant la variation du taux d'oxygène dissout ne provoque pas le déplacement de *Dactylogyrus vastator* Nybelin, 1924.

Il semble donc manifeste que des espèces taxinomiquement proches n'ont pas les mêmes besoins au point de vue de l'oxygénation de l'eau, ce qui pourrait expliquer leurs localisations distinctes. Les stades de développement ont peut-être, eux aussi, des besoins variés d'où la différence de leur localisation. Ainsi la diversité des localisations des subadultes et des juvéniles de *Diplectanum aequans* dans les Réservoirs à Poissons du Bassin d'Arcachon et dans l'étang de Canet pourrait éventuellement être dûe à une différence du taux d'oxygénation de l'eau.

La répartition par secteurs présente également des différences entre espèces ou entre stades d'une même espèce. Le maximum se trouve dans le secteur 4 pour *Furnestinia echeneis* et *Protolamellodiscus serranelli*, dans le secteur 3 pour *Lamellodiscus knoepffleri*, dans le secteur 2 pour *Diplectanum banyulense* et *Diplectanum labourgi*. Pour *Diplectanum aequans* le maximum varie d'un secteur à l'autre selon le stade et la localité: on le trouve dans le secteur 2 pour les adultes dans le Golfe de Gascogne et les juvéniles dans l'étang de Canet, dans le secteur 3 pour tous les stades dans les Réservoirs à Poissons du Bassin d'Arcachon, dans le secteur 4 pour les subadultes dans l'étang de Canet, dans le secteur 5 pour les adultes dans l'étang de Canet.

En tenant compte de l'observation faite par IZIUMOVA (1953, citée par BYCHOWSKY, 1957: 76-77), on peut supposer que ces parasites recherchent le site d'oxygénation optimale. Mais ce site pourrait varier:

- selon les hôtes,
- selon les espèces de parasites; toutefois certaines espèces voisines pourraient peut-être satisfaire leurs besoins dans le même site: d'où le maximum dans le même secteur pour les deux *Diplectanum* parasites d'*Umbrina canariensis* et les deux *Ligophorus* parasites de *Liza ramada* (Risso, 1826),
- selon l'âge des parasites, comme l'indique la migration basifuge de *Diplectanum aequans*.

Le mode particulier de fixation permet à *Furnestinia echeneis* de se déplacer facilement sur les branchies de l'hôte. Cette espèce est certainement en mesure de répondre à la variation de facteurs écologiques par des déplacements rapides à la surface des branchies. Faut-il rapporter à cette faculté d'occuper la totalité de la surface branchiale la présence d'une espèce unique chez *Sparus auratus*? *Furnestinia echeneis* a un comportement comparable à celui des *Capsalidae* Baird, 1853 qui sont toujours seuls sur les branchies de l'hôte; au contraire, bien que leur hapteur soit du type *Capsala*, les *Monocotylidae* Taschenberg, 1879 sont fixés entre les lamelles branchiales des Sélaciens et on peut rencontrer plusieurs espèces congénériques sur le même hôte.

Tab. 10 - *Pluralites* congénériques simultanées observées dans la famille des *Diplectanidae*.

Parasites	Hôtes	Auteurs
DIPLECTANINAE		
DIPLECTANUM		
D. aequans *D. laubieri*	*Dicentrarchus labrax*	Lambert et Maillard, 1974 Oliver, 1974 a et b, 1976
D. aculeatum *D. simile*	*Sciaena umbra*	Bychowsky, 1957 Oliver, 1970 et 1976
D. banyulense *D. labourgi*	*Umbrina canariensis*	Oliver, 1974a, 1976
D. bauchotae *D. cazauxi*	*Sphyraena flavicauda*	Oliver et Paperna, 1984
D. bychowskyi *D. veropolynemi*	*Polynemus plebejus*	Nagibina, 1976
D. hilum *D. pescadae*	*Plagioscion sp.*	Kritsky et Thatcher, 1984
D. megacirrus *D. spinosum*	*Galeoides decadactylus*	Maillard et Vala, 1980
D. aculeatum *D. chabaudi* *D. grassei*	*Umbrina cirrosa*	Oliver, 1980
D. bocqueti *D. dollfusi* *D. sciaenae*	*Argyrosomus regius*	Oliver, 1980
D. bocqueti *D. dollfusi* *D. sciaenae* *D. simile*	*Argyrosomus regius*	Oliver et Paperna, 1984
D. decorum *D. gymnopeus* *D. pescadae* *D. piscinarius*	*Plagioscion squamosissimus*	Kritsky et Thatcher, 1984
D. aculeatum *D. chabaudi* *D. grassei* *D. melvillei* *D. nagibinae*	*Umbrina cirrosa*	Oliver et Paperna, 1984
CYCLOPLECTANUM		
C. beverleyburtonae *C. echinophallus* *C. riouxi*	*Epinephelus guaza*	Oliver, 1986
HETEROPLECTANUM		
H. nenuoides *H. serralopenis*	*Rhabdosargus sarba*	Rakotofiringa, Oliver et Lambert, 1987
H. nenuoides *H. serrulopenis* *H. tamatavense*	*Polyamblyodon gibbosum*	Rakotofiringa, Oliver et Lambert, 1987
H. diplobulbus *H. kyphosi* *H. nenue* *H. spicularе* *H. yamagutii*	*Kyphosus cinerascens*	Oliver, 1983
PSEUDOLAMELLODISCUS		
P. sphyraenae *P. sp.*	*Sphyraena sp.*	Yamaguti, 1953

Tab. 10 suite - *Pluralites* congénériques simultanées observées dans la famille des *Diplectanidae*.

Parasites	Hôtes	Auteurs
LAMELLODISCINAE		
LAMELLODISCUS		
L. acanthopagri *L. squamosus*	*Acanthopagrus australis*	Roubal, 1981
L. elegans *L. gracilis*	*Oblada melanura*	Oliver, 1969 et 1970
L. drummondi *L. virgula*	*Pagellus acarne*	Euzet et Oliver, 1967 Oliver, 1969, 1970 et 1974a
L. ignoratus *L. parisi*	*Sarpa salpa*	Oliver, 1969 et 1970 Euzet, 1984
L. ignoratus *L. mormyri* *L. verberis*	*Lithognathus mormyrus*	Radujkovic, 1986 Oliver, observation nouvelle
L. elegans *L. gracilis* *L. knoepffleri*	*Spondyliosoma cantharus*	Oliver, observation nouvelle
L. japonicus *L. spari* *L. takitai*	*Acanthopagrus schlegeli*	Ogawa et Egusa, 1978
L. bidens *L. ergensi* *L. hilii* *L. impervius*	*Diplodus puntazzo*	Euzet, 1984
L. elegans *L. ergensi* *L. fraternus* *L. ignoratus*	*Diplodus vulgaris*	Oliver, 1969 et 1970
L. elegans *L. ignoratus* *L. ergensi* *L. gracilis* *L. fraternus* *L. furcosus*	*Diplodus annularis*	Oliver, 1970
L. elegans *L. ergensi* *L. ignoratus* *L. gracilis* *L. furcosus* *L. mirandus*	*Diplodus sargus sargus* *Diplodas sargus cadenati*	Oliver, 1969 et 1970 Oliver, observation nouvelle
CALYDISCOIDES		
C. australis *C. difficilis* *C. gussevi*	*Lethrinus chrysostomus*	Oliver, 1985
TELEGAMATRIX		
T. ramalingami *T. elegans* *T. grandis*	*Gazza minuta*	Bychowsky et Nagibina, 1976

4.2.2.- PARASITISME CONGENERIQUE CHEZ LES *DIPLECTANIDAE*

BYCHOWSKY (1957: 74-77) cite plusieurs doublets congénériques chez les Monogènes. Mais, pendant longtemps, la présence simultanée d'espèces congénériques chez un même hôte n'a pas retenu l'attention des chercheurs.

DOGIEL (cité par BYCHOWSKY, 1957: 74) a utilisé le terme d'espèces "concomittantes". EUZET (1972) a désigné le phénomène: "parasitisme simultané par deux espèces congénériques". Nous avons proposé (OLIVER, 1974b) "doublets congénériques simultanés". La découverte de triplets et d'associations plus nombreuses ont amené GUSSEV (1982, *in litteris*) à utiliser le terme de "*pluralites* congénériques simultanées".

Les *pluralites* peuvent être définies comme des ensembles d'espèces congénériques présentes simultanément dans un biotope élémentaire. Pour SILAN (1984: 114) le biotope élémentaire est un motif répétitif dont l'ensemble, disjoint, constitue le biotope. Le biotope des *Diplectanidae* étant constitué par les branchies des espèces-hôtes, les branchies des individus-hôtes représentent les biotopes élémentaires correspondants.

Dans le tableau 10 nous donnons la liste des *pluralites* congénériques de la famille des *Diplectanidae* qui ont été signalées comme telles dans la littérature, qui nous ont été confirmées par les auteurs ou que nous avons observées personnellement. Leur nombre est probablement plus élevé car des espèces appartenant au même genre ont été décrites chez le même hôte, dans la même localité, par le même auteur, dans la même publication. Nous n'en avons pas tenu compte car il n'est pas toujours possible de savoir si ces espèces se trouvaient simultanément sur le même individu-hôte.

Pour les doublets congénériques simultanés étudiés, on constate une ségrégation partielle des espèces selon les arcs, parfois selon les secteurs et surtout selon les zones. Les espèces numériquement dominantes occupent une position plus proche du sommet du filament branchial et sont souvent préférentiellement localisées dans la zone distale. Il en est de même pour *Ligophorus parvicirrus* Euzet et Sanfilippo, 1983 et *Ligophorus imitans* Euzet et Suriano, 1977 étudiés par EUZET et SANFILIPPO (1980). Dans l'état actuel des connaissances il n'est pas possible de déterminer avec précision les causes de ces localisations préférentielles. Celles-ci pourraient, éventuellement, être dues à un choix "actif" du parasite, déterminé par des besoins physiologiques particuliers.

Des résultats pas toujours concordants, des interprétations parfois contradictoires, indiquent que l'on n'appréhende pas encore tous les facteurs qui interviennent dans la répartition branchiale des Monogènes et qu'aucune règle générale ne peut être déduite des données disponibles.

4.2.2.1- Colonisation des branchies d'*Umbrina canariensis* par deux espèces de *Diplectanum*

Dans le Golfe de Gascogne, *Umbrina canariensis* héberge simultanément *Diplectanum banyulense* et *Diplectanum labourgi*. Les observations que nous avons pu réaliser ont permis de suivre la colonisation du territoire branchial par ces deux parasites.

4.2.2.1.1- *Observations*

Sur 53 *Umbrina canariensis*, capturées dans le Golfe de Gascogne et mesurant de 16 à 49cm de longueur totale, 39 (73,6%) étaient parasitées par des *Diplectanum* dont 38 (97,4%) étaient parasitées par *Diplectanum banyulense* et 26 (66,6%) par *Diplectanum labourgi*.

Un examen plus détaillé de ce parasitisme (fig. 177) montre que:

- 25 Ombrines (64,1%) étaient parasitées par *Diplectanum banyulense* et *Diplectanum labourgi* simultanément,
- 13 Ombrines (13,3%) étaient parasitées par *Diplectanum banyulense* seul,
- 1 Ombrine (2,6%) était parasitée par *Diplectanum labourgi* seul.

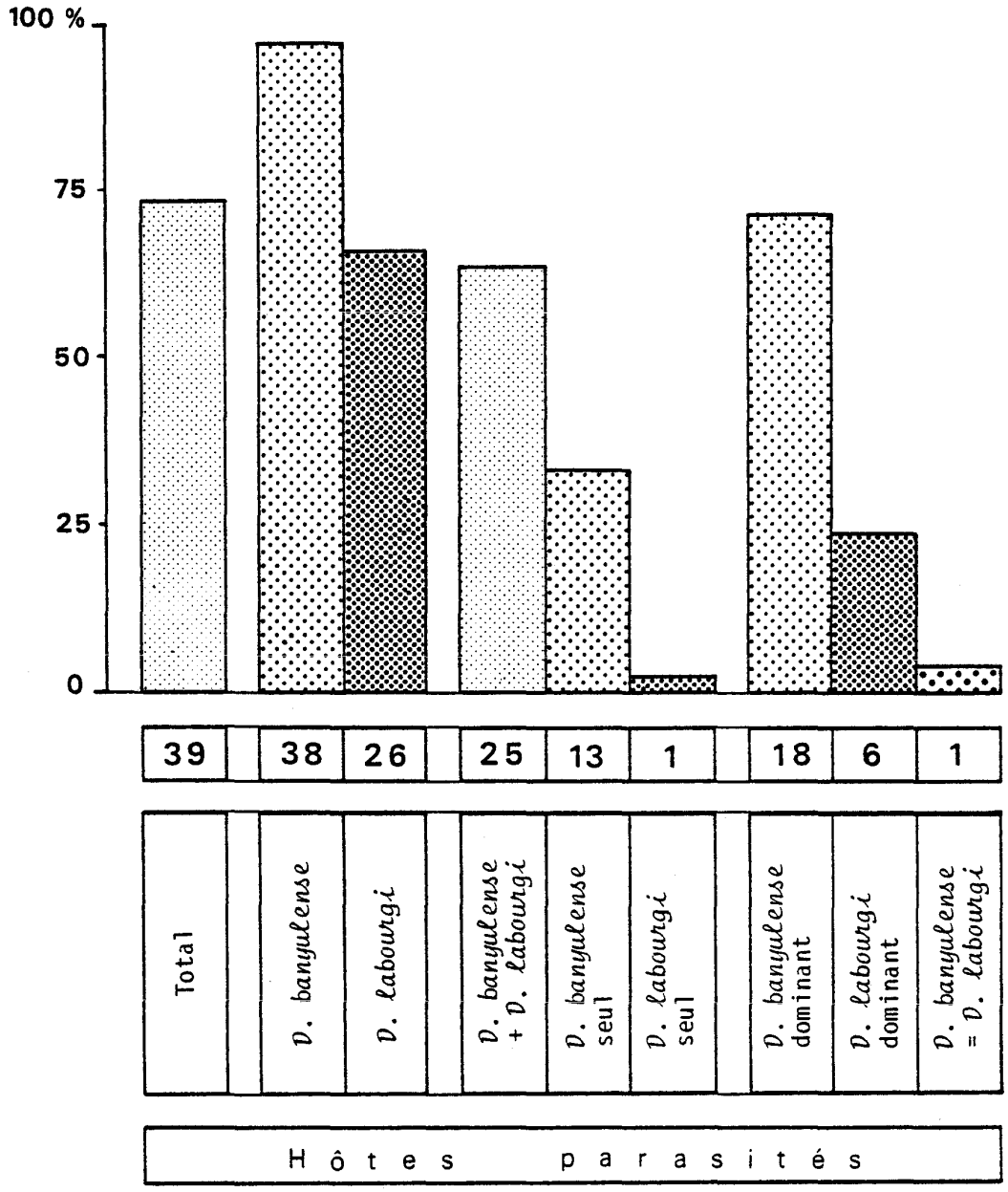


Fig. 177 - Distribution de *Diplectanum banyulense* Oliver, 1968 et *Diplectanum labourgi* Oliver, 1974 chez *Umbrina canariensis* Valenciennes, 1843 (*Sciaenidae*) dans le Golfe de Gascogne.

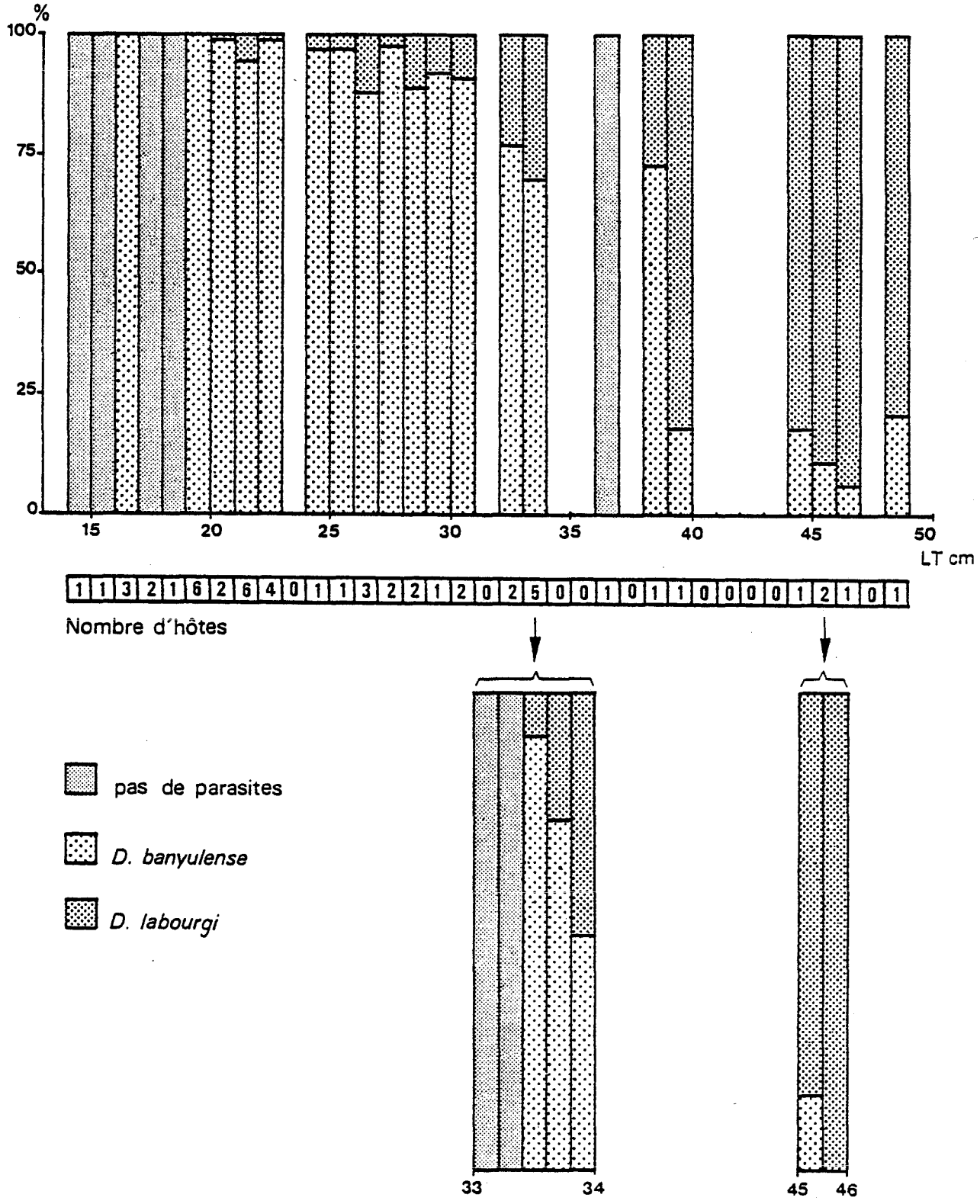


Fig. 178 - Evolution de la dominance de *Diplectanum banyulense* Oliver, 1968 et *Diplectanum labourgi* Oliver, 1974 chez *Umbrina canariensis* Valenciennes, 1843 (*Sciaenidae*) dans le Golfe de Gascogne. Dans le graphique du haut chaque colonne représente la moyenne du nombre relatif de parasites recensés chez les poissons de la classe de taille correspondante ; dans le graphique du bas chaque colonne représente le nombre relatif de parasites recensés chez un poisson.

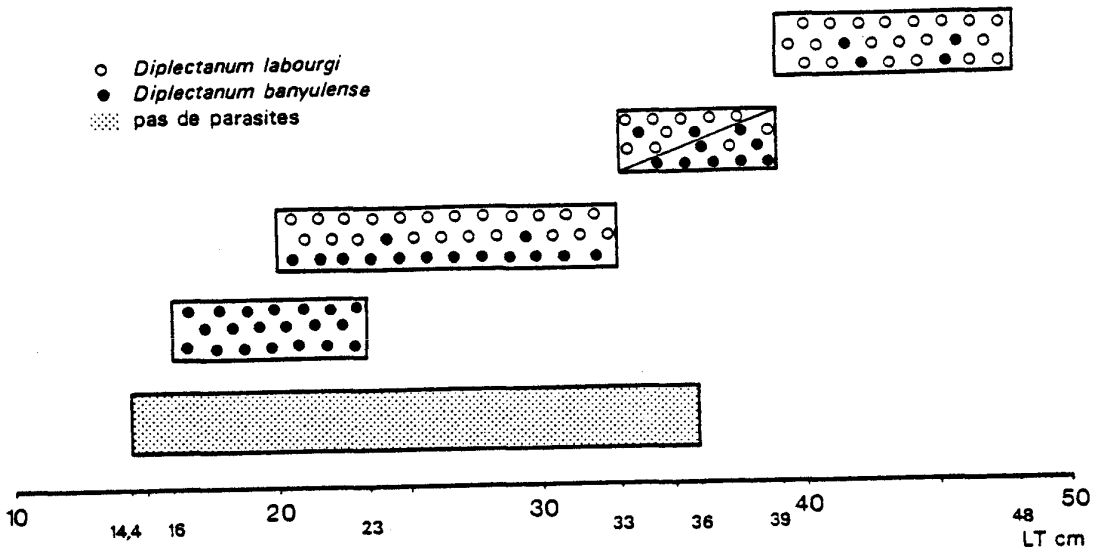


Fig. 179 - Evolution du parasitisme par *Diplectanum banyulense* Oliver, 1968 et *Diplectanum labourgi* Oliver, 1974 chez *Umbrina canariensis* Valenciennes; 1843 (*Sciaenidae*) dans le Golfe de Gascogne.

Bien que l'échantillon soit assez faible, surtout pour les tailles extrêmes, on note que chez *Umbrina canariensis* la dominance d'une espèce de *Diplectanum* sur l'autre dépend de la taille de l'hôte (fig. 178-179):

- les Ombrines de moins de 15cm ne sont pas parasitées et elles peuvent rester indemnes jusqu'à 36cm;
- les *Diplectanum* apparaissent chez des hôtes de plus de 16cm. *Diplectanum banyulense* s'installe le premier et reste souvent seul jusqu'à ce que l'hôte atteigne 26,5cm. *Diplectanum labourgi* apparaît sur les Ombrines de 20cm et persiste chez les poissons de taille supérieure, au moins jusqu'à 49cm;
- *Diplectanum banyulense* domine toujours jusqu'à 33cm;
- entre 33 et 39cm *Diplectanum banyulense* et *Diplectanum labourgi* peuvent dominer indifféremment selon l'individu-hôte;
- *Diplectanum labourgi* domine toujours au-dessus de 39cm.

Il n'y a pas de différence significative de la répartition branchiale de ces deux espèces lorsqu'elles sont dominantes ou dominées. On constate que *Diplectanum banyulense* est plus abondant sur les arcs I et dans la zone médiane, tandis que *Diplectanum labourgi* est plus abondant sur les arcs III et sur la zone distale. Il y aurait peut-être une séparation spatiale entre les deux espèces. La présence de *Diplectanum labourgi* seul sur une Ombrine de 45cm de longueur totale, laisse supposer que cette espèce pourrait être seule présente chez les Ombrines de grande taille. Mais y-a-t-il effectivement exclusion de *Diplectanum banyulense* par *Diplectanum labourgi*?

4.2.2.1.2- ***Discussion***

L'installation successive de *Diplectanum banyulense* et *Diplectanum labourgi* chez *Umbrina canariensis* est peut-être due à l'existence, chez ce poisson, d'une période réfractaire différentielle à l'égard de ces deux parasites, comme l'a signalé PROST (1963) pour *Dactylogyrus anchoratus* (Dujardin, 1845) chez *Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758 et comme nous l'avons observé pour *Diplectanum aequans* chez *Dicentrarchus labrax.*

PAPERNA (1964b) a mis en évidence l'exclusion de *Dactylogyrus extensus* Mueller et Van Cleave, 1932 par *Dactylogyrus vastator* Nybelin, 1924 chez *Cyprinus carpio* Linnaeus, 1766. Cette exclusion s'accompagne de modifications histologiques que nous n'avons pas observées sur les branchies d'*Umbrina canariensis.*

Les observations que nous avons réalisées sur les *Diplectanidae* d'*Umbrina canariensis* ressemblent beaucoup plus à celles qui ont été effectuées par ANDERSON (1981) sur les *Ancyrocephalidae* parasites de *Chelon labrosus* (Risso, 1826) (Pisces, *Mugilidae*) à Plymouth. Cet auteur explique le remplacement d'*Ergenstrema labrosi* Anderson, 1981 par *Ligophorus angustus* Euzet et Suriano, 1977 par la différence de salinité du biotope des jeunes Muges et celui des Muges âgés. Nous n'avons pas noté de telles différences pour les Ombrines du Golfe de Gascogne. Nous supposons que l'évolution du parasitisme de *Diplectanum banyulense* et *Diplectanum labourgi* en fonction de la taille d'*Umbrina canariensis* pourrait traduire que le développement de l'hôte s'accompagne de modifications biochimiques et/ou sérologiques, auxquelles les deux parasites réagissent différemment. Les fourchettes de taille à l'intérieur desquelles se manifestent ces modifications traduiraient une différence de compatibilité des couples hôtes-parasites en fonction des hôtes.

4.2.3.- CONSIDERATIONS SUR LA NICHE DES *DIPLECTANIDAE* ET LEURS RELATIONS INTERSPECIFIQUES

BARBAULT (1981: 43; 1983: 74) rappelle que le concept de niche a été propagé par ELTON (1927) et qu'HUTCHINSON (1957) conçoit la niche comme un hyper-volume (espace écologique) à *n* dimensions et la définit "ensemble des conditions dans lesquelles vit et se perpétue la population". Devant la difficulté d'appréhender la totalité des paramètres, l'approche partielle généralement pratiquée revient à distinguer les différentes dimensions de la niche. Au cours de nos recherches nous avons seulement abordé l'étude de la composante spatiale de la niche des *Diplectanidae.*

EUZET (1972) souligne que le phénomène du parasitisme congénérique simultané chez les *Monopisthocotylea* est plus général qu'on ne pensait. Depuis cette date de nouveaux cas ont été découverts dans ce groupe ainsi que chez les *Polyopisthocotylea* (ROHDE, 1976; LEBEDEV, 1978 et 1979). Ce phénomène est également connu chez divers groupes d'endoparasites et d'ectoparasites (CHABAUD et DURETTE-DESSET, 1978). En se basant sur le "Principe d'exclusion compétitive", EUZET (1972) suppose qu'il "existerait donc sur les branchies des poissons deux ou plusieurs niches écologiques distinctes, chacune étant occupée par une espèce de *Monopisthocotylea*".

Les premières observations sur la répartition branchiale des *Diplectanum* parasites d'*Umbrina canariensis* nous avaient amené (OLIVER, 1974b) à reprendre les conclusions de cet auteur. Des recherches ultérieures (OLIVER, 1976) n'ont pas permis de caractériser des niches distinctes, sur les branchies des poissons-hôtes, occupées par les différentes espèces de parasites, ni d'établir avec certitude l'existence d'une exclusion compétitive.

LAMBERT et MAILLARD (1976) partent du principe que, chez *Dicentrarchus labrax, Diplectanum aequans* et *Diplectanum laubieri* "occupent deux niches écologiques distinctes" et fixent comme objectif à leur travail de préciser et de délimiter les "microbiotopes préférentiels" de ces deux espèces. EUZET et SANFILIPPO (1983) concluent en ce qui concerne les deux espèces de *Ligophorus* Euzet et Suriano, 1977 étudiées: "la séparation du microhabitat branchial selon les zones que nous interprétons comme le premier résultat de cette compétition, ne paraît pas suffisante. Les deux *Ligophorus* tendent à séparer encore plus leur niche écologique en se cantonnant préférentiellement sur les divers arcs".

LEBEDEV (1978 et 1979) a critiqué ces interprétations, soulignant qu'elles représentent une confusion entre "niche" et "habitat". Cet auteur rappelle l'image que l'on doit à ODUM (1959, cité par BLONDEL, 1979: 67) "faisant de l'habitat l'adresse où l'organisme exerce sa profession, c'est-à-dire sa niche". Il ne partage pas, non plus, la conception de ROHDE (1976) pour qui la limitation des niches est plus le fait de l'augmentation des chances d'accouplement que celui de la compétition ou du renforcement des barrières reproductrices.

Les *Diplectanidae* "habitent" les branchies où ils "exercent" la profession de mucophages et épithéliophages. Dans ces conditions il semblerait que le "Principe d'exclusion compétitive", tel que l'a résumé HARDIN (1960), doive s'appliquer aux espèces de cette famille et que l'on aboutisse à l'exclusion d'une espèce par une autre. Dans l'étude des *Ancyrocephalidae* parasites de *Chelon labrosus* (Risso, 1826) à Plymouth, ANDERSON (1981) dispose d'un argument (variation de la salinité) pour expliquer le remplacement d'*Ergenstrema labrosi* Anderson, 1981 par *Ligophorus angustus* Euzet et Suriano 1977, sans faire appel à un processus de compétition interspécifique. Il est vrai que ces deux espèces, quoique taxinomiquement proches, ne sont pas congénériques. Dans le cas des deux espèces de *Diplectanum* parasites d'*Umbrina canariensis* dans le Golfe de Gascogne, nous ne savons pas si *Diplectanum labourgi* remplace effectivement *Diplectanum banyulense* comme le laisse préfigurer le graphique de la figure 178. S'il en était ainsi nous ignorerions encore si ce changement résulterait d'un processus d'exclusion compétitive ou proviendrait d'une réaction physiologique ou immunologique.

"Le chevauchement de niche n'implique pas nécessairement l'existence d'une compétition, mais seulement une probabilité de rencontre: si la ressource est abondante (...), l'offre excédant la demande il n'y a pas de compétition" (BLONDEL, 1979: 64). Une restriction de la dimension spatiale de la niche a été signalée chez des espèces congénériques (MAC ARTHUR, 1958, *in* MAC ARTHUR, 1968) ou appartenant à des groupes non apparentés (HOLMES, 1961; SHOTTER, 1976, cité par ROHDE, 1984a). La ségrégation spatiale des *Diplectanidae* et d'autres Monogènes (selon les arcs, les secteurs ou les zones) pourrait, aussi, résulter d'une restriction de la "niche spatiale".

Comme pour d'autres groupes zoologiques (KLOPFER, 1972: 4-7), le nombre plus ou moins grand d'espèces de *Diplectanidae* constituant les *pluralites* congénériques simultanées, c'est-à-dire la richesse spécifique, traduirait l'importance de l'hétérogénéité du biotope branchial. Il n'est pas impossible que le courant d'eau et le taux d'oxygénation aient une part de responsabilité de cette hétérogénéité.

4.2.4.- CONCLUSION

Dans tous les cas que nous avons examinés chez les *Diplectanidae*, la cohabitation d'espèces congénériques parait résulter d'une restriction de la dimension spatiale de la niche écologique. La présence de *Diplectanum banyulense* et *Diplectanum labourgi* sur l'hôte est caractérisée par une période de cohabitation au cours de laquelle les deux parasites manifestent une restriction de la composante spatiale de leur niche écologique. Ce comportement serait temporaire puisqu'on semble aboutir à l'exclusion de la première espèce par la seconde. Aucun indice ne permet d'extrapoler ces modalités aux autres doublets congénériques étudiés.

Dans l'hypervolume à *n* dimensions par lequel HUTCHINSON (1958) représente la niche écologique, un très petit nombre de paramètres sont accessibles à l'observateur et à l'expérimentateur. Tel ou tel paramètre sera apparemment appréhendé selon cas, alors que l'observation effectuée pourra être le résultat de l'action simultanée de plusieurs facteurs. De nombreux travaux sont vraisemblablement encore nécessaires pour évaluer le poids relatif des différents paramètres responsables de la ségrégation que subissent les espèces congénériques sur les branchies des poissons-hôtes.

4.3.- SPECIFICITE PARASITAIRE DES *DIPLECTANIDAE*

La spécificité parasitaire a depuis longtemps retenu l'attention des chercheurs et plusieurs d'entre eux se sont penchés sur le problème de sa définition. HUSSON (1970: 258), MANUILA *et al.* (1972: 715), la définissent comme le "fait qu'un parasite ne peut vivre qu'aux dépens d'une ou de quelques espèces rigoureusement déterminées". Pour ODENING (1976: 22): "Host specificity is the term to define restriction of a parasite species to one host group or host species". Cette dernière définition recouvre la "spécificité stricte ou étroite" ainsi que la "spécificité large" généralement admises par les parasitologistes.

Dans une étude sur les Monogènes, HARGIS (1957) propose de distinguer deux types de spécificité:

- "infraspécificité", définie comme "the phenomenon of the occurence of a single monogeneid species on members of a single fish taxon", selon le rang de ce taxon-hôte il reconnaît des cas de "species-specificity", de "genus-specificity" et ainsi de suite. Cet auteur souligne que "genus, subfamily, family, and higher level infraspecificity can undoubtedly be interpreted as being phylogenetic significance".

- "supraspécificité", définie comme "the phenomenon of the restriction of a natural group of monogeneid species to a natural grouping of fish species". Cet auteur subdivise ce type: "rigid-supraspecificity is apparently largely phylogenetic in nature and because of this can be utilized as an aid in determination of the host's phylogenetic relationship" et "non-rigid supraspecificity, may be defined as the occurence of scattered, isolated members, i.e., species, subgenera, genera, *etc*, of a larger monogeneid taxon on members of two or more host groups which are not phylogenetically closely related. Patterns of non-rigid supraspecificity are probably indications only of ecological relationship between the hosts".

Dans la conception développée par HARGIS (1957), la spécificité phylogénétique est répartie dans deux groupes. Même s'il la différencie en "rigid" et "non rigid", la supraspécificité rassemble des cas de "*spécificité écologique*" et de "*spécificité phylogénétique*" qui sont de nature différente.

Pour définir la spécificité parasitaire nous retiendrons les propositions faites par EUZET et COMBES (1980) qui distinguent trois niveaux de spécificité parasitaire:

- "une spécificité stricte (*oioxène*): une espèce parasite ne peut vivre que chez une seule espèce-hôte;
- "une spécificité étroite (*sténoxène*): pour les espèces qui parasitent des hôtes directement apparentés (espèces d'un même genre par exemple);
- "une spécificité relative ou large (*euryxène*): lorsqu'un parasite peut se rencontrer chez de nombreux hôtes".

Dans un souci de précision, ces auteurs ajoutent à la dernière définition: "dont la ressemblance est plus écologique que systématique". Ce faisant ils modifient le sens de leur définition qui correspond alors à la "spécificité écologique" définie par CHABAUD (1957): "L'espèce, adaptée, par ses conditions écologiques, à un certain nombre d'hôtes, se fixe biologiquement et ne peut plus s'adapter à des hôtes nouveaux, même s'ils sont assez proches zoologiquement des hôtes normaux". Cet auteur ajoute: "...elle devient souvent très stricte". Chez les Monogènes, les *Polystomatidae* constituent un bon exemple pour illustrer cette définition: ce sont des "parasites écologiques" de Vertébrés amphibies (Batraciens, Chéloniens et un Mammifère, l'Hippopotame) et d'un Dipneuste (*Neoceratodus*); leur spécificité parasitaire est souvent très stricte (BOURGAT, 1977; SALAMI-CADOUX, 1980). Nous utiliserons les trois termes proposés par EUZET et COMBES (1980) avec les définitions correspondantes et en dégageant celui de spécificité euryxène de toute connotation écologique.

Après divers auteurs, ODENING (1976: 23) distingue trois catégories de parasites selon le nombre d'espèces-hôtes parasitées: *monoxènes, oligoxènes, polyxènes*. Retenir comme critère le nombre d'hôtes, sans autre précision, n'est pas entièrement satisfaisant car un cas de spécificité parasitaire concernant un certain nombre d'espèces-hôtes n'aura pas la même signification si ces espèces appartiennent au même genre, à la même famille, au même ordre ou à des ordres différents. On peut noter que ces termes sont symétriques à ceux utilisés pour qualifier le régime alimentaire des Insectes phytophages: monophage, oligophage, polyphage (PESSON, 1980).

Le terme "*monoxène*" désigne également un parasite dont le cycle évolutif nécessite un hôte; ODENING (1976: 3) souligne que NOBLE et NOBLE (1964: 34 et 618) l'ont employé avec chacun des deux sens dans le même ouvrage.

NEUMANN (1888: 7) paraît être le premier à avoir utilisé les termes "*monoxène*" et "*hétéroxène*" en Parasitologie animale: "Tantôt l'évolution complète de l'espèce ne nécessité qu'un seul hôte, tantôt elle en exige deux, successifs et, en général, spécifiquement différents. Les parasites peuvent ainsi être appelés *monoxènes* (*monos*; un seul et *xenos*, hôte), et *hétéroxènes* (*heteros*, différent; xenos, hôte)"; il ajoute dans une note infrapaginale: "Expressions empruntées à la Cryptogamie".

Si on considère, dans les cycles, la notion de nombre d'hôtes (un ou plusieurs), *monoxène* serait correct et *hétéroxène* devrait être remplacé par *polyxène* (*polus*, plusieurs) (nous avons rappelé ci-dessus que ce terme a déjà été utilisé par ODENING (1976: 23) dans une acception différente); si on considère la nature spécifique des hôtes (la même espèce ou des espèces différentes), *hétéroxène* serait correct et *monoxène* devrait être remplacé par *homoxène* (*homos*, le même) comme le propose ODENING (1976: 24-25): "The term heteroxeny has long been internationally accepted (...). The linguistic and logical antonym to heteroxeny is homoxeny (rather than monoxeny)". Le terme *holoxène* (*holos*, entier) utilisé par EUZET et COMBES (1980) puis par RAIBAUT (1985), paraît impropre dans ce contexte. En fait, NEUMANN (1888: 7) introduit (ou reprend?) une ambiguïté dans la définition du deuxième terme où il fait ressortir simultanément la notion de nombre et de différence d'espèces. Cette dernière notion apparaît seule dans l'étymologie du terme. Corriger une improprieté linguistique et utiliser alors un terme dans un sens différent de la signification originelle consacrée par l'usage depuis un siècle, (HUSSON, 1970: 136 et 170; LENDER *et al.*, 1979: 225 et 295; MANUILA *et al.*, 1971: 403 et 806) entraînerait des confusions. Un problème est donc posé et seule une instance internationale de Parasitologie paraît être en mesure de prendre et d'imposer une décision.

Cette étude est basée sur les connaissances actuelles; beaucoup proviennent de la littérature scientifique, certaines sont plus ou moins anciennes et leur précision peut être parfois limitée. CHABAUD (1957) souligne quelles sont les limites de ce type de données: "Beaucoup d'espèces ne sont connues que chez un hôte déterminé, simplement parce qu'elles n'ont pas encore été trouvées chez les hôtes voisins, et la lecture des listes d'hôtes laisserait croire à une spécificité beaucoup plus forte qu'elle ne l'est en réalité. Inversement, les listes d'espèces hébergeant un même Nématode pêchent assez souvent par excès, tantôt parce que les hôtes ont été mal déterminés tantôt parce qu'il y a des erreurs portant sur la détermination du parasite; ces erreurs sont très difficiles à corriger lorsque le matériel originel est perdu". Nous ajouterons que les erreurs concernant l'identification des hôtes ne pourront probablement jamais être corrigées car ceux-ci ne font généralement pas l'objet d'un dépôt dans une Collection en même temps que les parasites.

Afin d'être aussi précis que possible nous avons éliminé les données concernant des hôtes sans identification spécifique:

– *Lethrinus* sp., hôte de *Calydiscoides difficilis* (qui parasite également *Lethrinus chrysostomus* et *Lethrinus nebulosus*)
– *Lethrinus* sp. seul hôte mentionné pour *Calydiscoides duplicostatus*
– *Serranus* sp. hôte de *Diplectanum serrani* d'après YAMAGUTI (1953)
– *Serranus* sp. hôte de *Diplectanum bilobatum* d'après PAPERNA et KOHN (1964)

Nous avons également éliminé: *Epinephelus aeneus, Rivulus harti* et *Astyanax bimaculatus*, hôtes de *Cycloplectanum americanum* (Price, 1937) (?) d'après ALESHKINA (1984) et NASIR (1983), en raison du doute qui nous semble entourer la détermination de ces parasites.

Cependant nous avons conservé quelques hôtes sans identification spécifiques:

- *Plagioscion* sp, hôte de *Diplectanum hilum* et *Diplectanum pescadae*, qui est une espèce nouvelles en cours de description (KRITSKY et THATCHER, 1984)
- *Monotaxis* sp., hôte de *Lamellodiscus epsilon*, unique citation pour le genre *Lamellodiscus*.

4.3.1.- ESSAIS D'INFESTATIONS EXPERIMENTALES

Toutes les expériences que nous avons effectuées pour transférer les parasites d'un hôte sur un autre ont échoué.

4.3.1.1- Essai d'infestation par cohabitation

Dans un aquarium de 100 litres, nous avons fait cohabiter pendant un mois, 24 *Dicentrarchus labrax* parasités par *Diplectanum aequans* avec 2 *Serranus cabrilla*, 1 *Coris julis* et 2 *Mugil* sp. A la fin de l'expérience, ces trois dernières espèces n'hébergeaient aucun Monogène.

4.3.1.2- Essais d'infestation directe avec des *Diplectanum aequans* adultes

Sur les branchies de *Diplodus sargus* (2 individus), *Serranus cabrilla* (1 individu) et *Coris julis* (1 individu), légèrement anesthésiés au MS222, nous avons déposé 40 *Diplectanum aequans* prélevés sur des *Dicentrarchus labrax* capturés dans l'étang de Canet. Aucun de ces parasites ne s'est fixé. Nous n'avons pu effectuer d'expérience de contrôle par manque de *Dicentrarchus labrax* vierges de parasites.

4.3.1.3- Essai d'infestation par voie buccale avec des oncomiracidiums de *Diplectanum aequans*

Un lot de 100 oncomiracidiums de *Diplectanum aequans* provenant de l'étang de Canet a été introduit dans la bouche de *Diplodus sargus* (1 individu), *Serranus cabrilla* (1 individu), *Coris julis* (1 individu), *Mugil* sp. (1 individu). Bien que ce soit la voie d'infestation pour les *Monopisthocothylea* (PAPERNA, 1963; OGAWA et EGUSA, 1985), au moins à partir d'un certain âge (GUSSEV et KULEMINA, 1971, cités par LAMBERT, 1980a), aucun Monogène ne s'est fixé sur les branchies de ces poissons.

La même expérience que ci-dessus a été également effectuée avec un lot de 30 oncomiracidiums de *Diplectanum aequans*, de même origine, introduits dans la bouche de *Sparus auratus* (1 individu). Deux jours après ce *Sparidae* portait sur ses branchies 1 *Furnestinia echeneis* et 1 *Microcotyle chrysophrii*. Ces deux Monogènes, spécifiques de la Daurade, étaient présents avant l'expérience et ne doivent pas être considérés comme ayant empêché la fixation des oncomiracidiums.

4.3.1.4- Essai d'infestation par cohabitation avec des oncomiracidiums de *Furnestinia echeneis*

Dans un cristallisoir de 1 litre, nous avons placé un *Dicentrarchus labrax* (LT = 14,2cm; P = 28g), puis un *Diplodus sargus* (LT = 17cm; P = 106g), chacun en présence de 10 oncomiracidiums de *Furnestinia echeneis*. Huit jours après, *Dicentrarchus labrax* hébergeait 7 *Diplectanum aequans* et *Diplodus sargus* hébergeait 4 *Lamellodiscus ignoratus*. Ces Monogènes, spécifiques de leur hôte respectif et présents avant l'expérience, ne doivent pas être tenus pour responsables de l'échec de l'expérience.

4.3.1.5- Essai d'infestation de *Dicentrarchus labrax* par cohabitation avec des oncomiracidiums de *Diplectanum aequans* et de *Furnestinia echeneis*

De jeunes *Dicentrarchus labrax* (LT = 3-6cm), nés par reproduction artificielle début mars 1978, non parasités (contrôle sur 20 individus), ont été mis du 11 au 13 juillet 1978 dans une petite cage flottante placée dans les aquariums du Laboratoire Arago à Banyuls-sur-Mer:

- 13 individus dans l'aquarium des Daurades, *Sparus auratus*
- 10 individus dans l'aquarium des Sars, *Diplodus amularis*, *Diplodus sargus* et *Diplodus vulgaris*
- 20 individus dans l'aquarium des Loups, *Dicentrarchus labrax*.

Les dissections ont été effectuées du 15 au 25 juillet: les individus placés avec les Sars et les Daurades ne portaient pas de *Diplectanidae*, tandis que ceux qui avaient été placés avec les Loups étaient tous parasités par *Diplectanum aequans*. Il ne nous a pas été permis de contrôler le parasitisme des poissons de l'Aquarium mais des observations antérieures permettent de considérer que, dans ces conditions, ces animaux sont toujours parasités.

4.3.2.- SPECTRE PARASITAIRE DES *DIPLECTANIDAE*

L'éventail des hôtes parasités est plus ou moins large selon les sous-familles ou les genres.

4.3.2.1- **Spectre parasitaire de la famille des *Diplectanidae*** (tab. 11 et 12)

La famille des *Diplectanidae* comprend 168 espèces: 129 espèces (76,6%) sont oioxènes, 23 espèces (13,7%) sont sténoxènes et 16 espèces (9,5%) sont euryxènes dont 2 seulement parasitent plus d'une famille et 1 parasite deux ordres.

Le nombre d'hôtes par espèce varie de 1 à 6 et le nombre d'espèces par hôte varie de 1 à 7.

Ces valeurs correspondent à l'état actuel des connaissances; elles seront certainement modifiées dans le détail par les travaux futurs. Par exemple *Diplectanum simile*, seulement connu chez *Sciaena umbra*, était considéré comme une espèce oioxène; sa présence chez *Argyrosomus regius* en fait une espèce sténoxène (PAPERNA et LAHAV, 1975; OLIVER, 1982; OLIVER et PAPERNA, 1984). Le même résultat a déjà été observé (OLIVER, 1974) pour *Diplectanum aequans*.

Les 168 espèces de *Diplectanidae* que nous avons recensées parasitent 30 familles de Poissons inégalement réparties dans 8 sous-ordres appartenant à 5 ordres de Téléostéens. D'après NELSON (1984) l'ordre des Perciformes réprésente 35,8% des Poissons. Cet ordre héberge 157 espèces de *Diplectanidae*, soit 93,5% (un test du χ^2 confirme que la différence avec le pourcentage théorique est hautement significative). Onze espèces de *Diplectanidae* (6,5%) parasitent 4 ordres de Téléostéens représentant 12,1% des Poissons. Les autres ordres représentent 52,1% des poissons et n'hébergent aucun *Diplectanidae*.

Parmi les espèces que l'on trouve chez les Perciformes, 144 espèces (85,7% du total) sont parasites de Percoidei qui représentent 16,2% des Poissons (différence hautement significative avec le pourcentage théorique). Cependant sur 73 familles constituant ce sous-ordre, 22 familles seulement (représentant 8% des Poissons) sont parasitées par des *Diplectanidae*.

Malgré un éventail d'hôtes relativement large, on constate que plus de la moitié des *Diplectanidae* (95 espèces, soit 56,5% du total) parasitent quatre familles de Téléostéens: les *Sparidae* (41 espèces = 24,4%; 36 espèces de *Lamellodiscinae*, 3 espèces de *Diplectaninae* et 2 espèces de *Murraytrematoidinae*), les *Sciaenidae* (27 espèces = 16,1%; 23 espèces de *Diplectanidae* et 4 espèces de *Murraytrematoidinae*), les *Serranidae* (18 espèces = 10,7%; 17 espèces de *Diplectaninae* et 1 espèce de *Lamellodiscinae*) et les *Theraponidae* (9 espèces = 5,3%; toutes des *Diplectaninae*). Ces quatre familles de poissons représentent ensemble 20,4% des Percoidei, 9,2% des Perciformes et 3,3% de l'ensemble des Poissons. Dans les cas où nous avons pu appliquer le test du χ^2, la différence avec une répartition théorique est significative.

4.3.2.2- **Spectre parasitaire des sous-familles de *Diplectanidae*** (tab. 11 et 12)

La sous-famille des *Diplectaninae* se rencontre sur 22 familles de poissons appartenant à 4 ordres de Téléostéens. Cependant 96 espèces (94,1%) parasitent des Perciformes et 84 espèces (82,3%) parasitent des Percoidei (les différences avec les pourcentages théoriques sont significatives). La présence des *Diplectaninae* est inégalement répartie chez les familles-hôtes; 49 espèces (48%, soit 29,2% de la famille) se trouvent sur trois familles de Percoidei représentant 2,9% des Poissons: 23 espèces (22,5%, soit 13,7% de la famille) chez les *Sciaenidae* (ces 23 espèces appartiennent toutes au genre *Diplectanum*), 17 espèces (16,7%; soit 10,1% de la famille) chez les *Serranidae* (6 espèces de *Diplectanum*, 11 espèces de *Cycloplectanum*) et 9 espèces (8,8%, soit 5,4% de la famille) chez les

Tab. 11 - Distribution zoologique des genres de *Diplectanidae* chez les Poissons Téléostéens.

Murraytrema	*Lobotrema*	*Murraytrematoides*	MURRAYTREMATOIDINAE	*Rhabdosynochus*	RHABDOSYNOCHINAE	*Telegamatrix*	*Protolamellodiscus*	*Furnestinia*	*Calydiscoides*	*Lamellodiscus*	LAMELLODISCINAE	*Pseudolamellodiscus*	*Pseudodiplectanum*	*Monoplectanum*	*Lepidotrema*	*Lateticaecum*	*Heteroplectanum*	*Cyclopleectanum*	*Diplectanum*	DIPLECTANINAE	DIPLECTANIDAE			
						1					1										1	*Clupeidae*	CLUPEIFORMES	
		1	1																1	1	2	*Muraenesocidae*	ANGUILLIFORMES	
																			1	1	1	*Synancejidae*	SCORPAENIFORMES	
				1	1														5	5	6	*Centropomidae*	PERCIFORMES	Perciformes
																		1	1	2	2	*Percichthyidae*		
		1	1																3	3	4	*Moronidae*		
							1				1							11	6	17	18	*Serranidae*		
															6				3	9	9	*Theraponidae*		
		1	1																1	1	2	*Kuhliidae*		
																		1		1	1	*Priacanthidae*		
														1					4	5	5	*Sillaginidae*		
																	1			1	1	*Carangidae*		
						3					3										3	*Leiognathidae*		
																			1	1	1	*Gerreidae*		
																		2	2	4	4	*Lutjanidae*		
1	1		2				1	1		34	36						3			3	41	*Sparidae*		
										1	1										1	*Centracanthidae*		
									5	1	6										6	*Lethrinidae*		
							1		2		3										3	*Nemipteridae*		
1	3		4																23	23	27	*Sciaenidae*		
																			2	2	2	*Toxotidae*		
																	5		1	6	6	*Kyphosidae*		
										1	1							1		1	2	*Chaetodontidae*		
		1	1																		1	*Embiotocidae*		
										1	1										1	*Pomacentridae*		
												4				1			2	7	7	*Sphyraenidae*	Sphyraenoidei	
		1	1																5	5	6	*Polynemidae*	Polynemoidei	
	1		1																		1	*Bothidae*	PLEURONECTIFORMES	
	1		1										2							2	3	*Soleidae*		
	1		1										3							3	4	*Cynoglossidae*		
2	7	5	14	1	1	4	3	1	7	36	51	4	5	1	6	1	9	16	60	102	168	Total	NOMBRE et POURCENTAGE d'ESPECES	
2	7	4 80 %	13 92,9 %	1	1	4	2	1	6 85,7 %	19 52,8 %	32 62,7 %	4	4 80 %	1	6	1	7 77,8 %	13 81,3 %	46 76,7 %	82 80,4 %	128 76,2 %	Oioxènes		
		1 20 %	1 7,1 %				1		1 14,3 %	11 30,6 %	13 25,5 %		1 20 %					1 6,9 %	8 13,3 %	10 9,8 %	24 14,3 %	Sténoxènes		
										6 16,6 %	6 11,8 %						2 22,2 %	2 12,5 %	6 10 %	10 9,8 %	16 9,5 %	Euryxènes		

Tab. 12 - Distribution zoologique de la famille des *Diplectanidae* chez les Poissons Téléostéens.

H ô t e s			*Diplectanidae* : 168				*Diplectaninae* : 102				*Lamellodiscinae* : 51				*Rhabdosynochinae* : 1				*Murraytrematoidinae* : 14			
	N	%	N	%	N'	χ^2	N	%	N'	χ^2	N	%	N'	χ^2	N	%	N'	χ^2	N	%	N'	χ^2
CLUPEIFORMES	331	1,6	1	0,6	2,6						1	1,9	0,8									
Clupeidae	190	0,9	1	0,6	1,5						1	1,9	0,5									
ANGUILLIFORMES	597	2,9	2	1,2	4,6		1	1	2,8										1	7,1	0,4	
Congroidei	122	0,6	2	1,2	1		1	1	0,6										1	7,1	0,08	
Muraenesocidae	7	0,03	2	1,2	0,05		1	1	0,03										1	7,1	0,01	
SCORPAENIFORMES	1.160	5,6	1	0,6	8,9		1	1	5,4													
Synancejidae	30	0,1	1	0,6	0,2		1	1	0,14													
PERCIFORMES	7.791	37,4	157	93,5	60,2	+	96	94,1	36,6	+	50	98	18,3	+	1	100	0,4		10	71,4	5,1	+
Percoidei	3.254	16,9	144	85,7	27,2	+	84	82,3	16,5	+	50	98	8,3	+	1	100	0,16		9	64,3	2,3	
Familles parasitées	1.731	7,6	144	85,7	13,4	+	84	82,3	8,1	+	50	98	4,1		1	100	0,08		9	64,3	1,1	
Centropomidae	35	0,2	6	3,6	0,3		5	4,9	0,2						1	100	0,01					
Percichthyidae + Moronidae	50	0,2	2+4	3,6	0,4		2+3	4,9	0,2										1	7,1	0,03	
Serranidae	370	1,8	18	10,5	2,8		17	16,7	1,7		1	1,9	0,9									
Theraponidae	39	0,2	9	5,4	0,3		9	8,8	0,18													
Kuhliidae	17	0,08	2	1,2	0,13		1	1	0,07										1	7,1	0,01	
Priacanthidae	18	0,08	1	0,6	0,14		1	1	0,7													
Sillaginidae	16	0,07	5	2,9	0,12		5	4,9	0,07													
Carangidae	140	0,7	1	0,6	1,1		1	1	0,7													
Leiognathidae	21	0,1	3	1,8	0,16						3	5,9	0,05									
Gerreidae	40	0,2	1	0,6	0,3		1	1	0,19													
Lutjanidae	185	0,9	4	2,4	1,4		4	3,9	0,9													
Sparidae	100	0,5	41	24,4	0,8		3	2,9	0,5		36	70,6	0,2						2	14,3	0,06	
Centhracanthidae	7	0,03	1	0,6	0,05						1	1,9	0,02									
Lethrinidae	25	0,1	6	3,6	0,2						6	11,8	0,06									
Nemipteridae	35	0,2	3	1,8	0,3						3	5,9	0,08									
Sciaenidae	210	1	27	16,1	1,6		23	22,5	1										4	28,6	0,14	
Toxotidae	6	0,03	2	1,2	0,05		2	2	0,03													
Kyphosidae	45	0,2	6	3,6	0,3		6	5,9	0,2													
Chaetodontidae	114	0,5	2	1,2	0,9		1	1	0,5		1	1,9	0,3									
Embiotocidae	23	0,1	1	0,6	0,2														1	7,1	0,01	
Pomacentridae	235	1,1	1	0,6	1,8						1	1,9	0,6									
Sphyraenoidei	18	0,08	7	4,2	0,14		7	6,8	0,08													
Sphyraenidae	18	0,08	7	4,2	0,14		7	6,8	0,08													
Polynemoidei	32	0,15	6	3,6	0,24		5	4,9	0,15										1	7,1	0,02	
Polynemidae	32	0,15	6	3,6	0,24		5	4,9	0,15										1	7,1	0,02	
PLEURONECTIFORMES	538	2,6	8	4,8	4,2		5	4,9	2,5										3	21,4	0,3	
Pleuronectoidei	316	1,5	1	0,6	2,4														1	7,1	0,2	
Bothidae	212	1,1	1	0,6	1,6														1	7,1	0,13	
Soleoidei	220	1,1	7	4,2	1.7		5	4,9	1,1										2	14,3	0,14	
Soleidae	117	0,6	3	1,8	0,9		2	2	0,6										1	7,1	0,08	
Cynoglossidae	103	0,5	4	2,4	0,8		3	2,9	0,5										1	7,1	0,07	

Theraponidae (3 espèces de *Diplectanum* et 6 espèces de *Lepidotrema*). Les *Sciaenidae* (0,9% des Poissons) et les *Serranidae* (1,7% des Poissons) représentent les familles préférentielles des *Diplectaninae*. Dans les cas où nous avons pu appliquer le test du χ^2, la différence observée avec une répartition théorique est significative. Les Anguilliformes, les Scorpaeniformes et les Clupeoidei hébergent moins de *Diplectaninae* que le nombre théorique que l'on pouvait attendre.

La sous-famille des *Lamellodiscinae* parasite 9 familles de Téléostéens réparties dans 2 ordres; une seule famille, les *Clupeidae*, n'appartient pas aux Perciformes. On constate que 45 espèces (88,2%; soit 26,8% de la famille) se rencontrent sur des *Sparoidea* (=7% environ des Poissons) dont 33 espèces (64,7%; soit 19,6% de la famille) chez les *Sparidae*, qui représentent la famille préférentielle des *Lamellodiscinae*.

La sous-famille des *Rhabdosynochinae* est représentée par un seul genre et une seule espèce parasite d'un *Centropomidae*: *Centropomus undecimalis*.

La sous-famille des *Murraytrematoidinae* est présente chez 10 familles de Téléostéens, dont 5 familles de Percoidei.

4.3.2.3- **Spectres parasitaires des genres de *Diplectanidae*** (tab. 11 et 12)

Le genre *Diplectanum* parasite 16 familles de Téléostéens réparties dans 3 ordres, dont 14 familles de Perciformes et 12 familles de Percoidei. 23 espèces (38,3%) sont présentes chez les *Sciaenidae* où les genres *Sciaena*, *Umbrina* et *Argyrosomus* sont les plus parasités. Les *Sciaenidae* constituent la famille préférentielle du genre *Diplectanum*.

On rencontre le genre *Cycloplectanum* chez cinq familles de Percoidei: 12 espèces (75,1%) parasitent deux familles très proches, les *Percichthyidae* et les *Serranidae*.

Le genre *Heteroplectanum* parasite les genres *Kyphosus* (*Kyphosidae*), *Rhabdosargus* et *Polyamblyodon* (*Sparidae*) et *Parastromateus* (*Carangidae*) = *Apolectus* (*Formionidae*). La présence de *Diplectanidae* chez des *Sparidae* ne doit pas être considérée comme surprenante puisqu'on en trouve chez les *Lutjanidae* qui constituent une famille très proche des *Sparidae*. RAKOTOFIRINGA *et al.* (1987) relèvent la présence d'un *Diplectanidae* chez *Parastromateus niger*. Pour SMITH-VANIZ (1984) le genre *Parastromateus* possède les caractères propres aux *Carangidae*. Cependant d'autres auteurs comme HAEDRICH (1971, cité par SMITH-VANIZ, 1984) relèvent chez ce genre l'existence de caractères particuliers. On peut ajouter que la présence du genre *Heteroplectanum* uniquement chez *Parastromateus niger* parmi les *Carangidae* (alors que cette famille héberge d'autres Monogènes), pourrait contribuer à confirmer la position isolée de cette espèce au sein de cette famille et éventuellement à justifier le maintien de la sous-famille des *Parastromateinae*.

Les 6 espèces du genre *Lepidotrema* parasitent des *Theraponidae* d'eau douce.

Le genre *Pseudo diplectanum* est spécifique de Pleuronectiformes. Les espèces du type morphologique à pénis avec pièce accessoire sont spécifiques de *Soleidae* et les espèces du type morphologique à pénis spiralé sont spécifiques de *Cynoglossidae* et de *Bothidae*.

Toutes les espèces du genre *Pseudolamellodiscus* sont parasites du genre *Sphyraena*.

Pour RAKOTOFIRINGA et MAILLARD (1979): "le genre *Pseudolamellodiscus* semble inféodé au genre *Sphyraena*. De plus chaque espèce de *Sphyraena* paraît être l'hôte d'une espèce particulière de *Pseudolamellodiscus*". Cette position doit être nuancée. YAMAGUTI lui-même (1953: 229) signale la présence simultanée, à côté de *Pseudolamellodiscus sphyraenae*, d'une deuxième espèce (non décrite) chez le même hôte; nous avons également observé (OLIVER et PAPERNA, 1984) deux espèces appartenant au genre *Diplectanum* chez *Sphyraena flavicauda* et YOUNG (1969) a décrit *Latericaecum pearsoni* chez *Sphyraena obtusata*.

En s'appuyant sur une spécificité et une réceptivité *a priori* très strictes, RAKOTOFIRINGA et MAILLARD (1979) supposent que l'hôte de l'espèce-type, *Pseudolamellodiscus sphyraenae*, décrite aux Célèbes, serait *Sphyraena barracuda* sur lequel ils l'ont retrouvée à Madagascar et ajoutent: "il en résulte que la mise en synonymie entre *S. barracuda* et *S. commersonii*, proposée par ABE (1974)

devrait être reconsidérée". Pour ROSE *et al.* (1984): "The taxonomy of the Indo-Pacific species is not satisfactory and needs revision". De son côté DE SYLVA (1985, *in litteris*) n'est pas certain que *Sphyraena commersonii* soit synonyme de *Sphyraena barracuda* ou de *Sphyraena obtusata*.

La spécificité parasitaire peut aider à résoudre certains problèmes taxinomiques posés par les hôtes (MIZELLE et BLATZ, 1943, cités par HARGIS, 1957), mais il ne faut pas attendre plus de précisions qu'elle ne peut en apporter. EUZET et COMBES (1980) soulignent que la spécificité parasitaire, souvent oioxène des Monogènes, "a donné lieu à des excès, certains chercheurs ayant tendance à considérer l'hôte comme un critère taxinomique et à décrire comme espèce distincte tout parasite trouvé chez un hôte nouveau". Inversement, il ne faut pas toujours vouloir considérer comme identiques des hôtes qui hébergent le même parasite, surtout lorsqu'ils sont géographiquement éloignés, ou comme distincts des hôtes qui hébergent des parasites différents (l'exemple des Polystomes étudiés par BOURGAT et MURITH (1980) est démonstratif pour ce dernier cas).

Le genre *Lamellodiscus* parasite 6 familles de Percoidei: 35 espèces (97,2%) se trouvent sur des *Sparoidea* (*Sparidae, Centracanthidae* et *Lethrinidae*) et 1 espèce (2,8%) se trouve simultanément chez les *Chaetodontidae* et les *Pomacentridae*. On peut noter que l'espèce de *Lamellodiscus* présente chez les *Centracanthidae*, parasite simultanément un *Sparidae*. En hébergeant 34 espèces (94,4%) de *Lamellodiscus*, la famille des *Sparidae* apparaît comme le famille préférentielle pour ce genre.

Les espèces du genre *Calydiscoides* se rencontrent chez deux genres appartenant à deux familles taxinomiquement proches l'une de l'autre: 2 espèces chez les genre *Nemipterus* (*Nemipteridae*) et 5 espèces chez le genre *Lethrinus* (*Lethrinidae*).

Le genre *Protolamellodiscus* comprend une espèce parasite du genre *Diplodus* (*Sparidae*), une espèce parasite du genre *Nemipterus* (*Nemipteridae*) et une espèce parasite du genre *Serranus* (*Serranidae*). Cette dernière est la seule espèce parasite de la famille des *Serranidae* qui ne soit pas un *Diplectaninae*. *Sparidae* et *Nemipteridae* sont deux familles taxinomiquement proches appartenant à la même super-famille; la présence de parasites congénériques peut être considérée comme normale. Par contre la présente d'une espèce de ce genre chez la famille des *Serranidae* pourrait être dûe à un phénomène de capture.

Trois espèces du genre *Telegamatrix* parasitent un *Leiognathidae* (*Gazza minuta*) et une espèce parasite un *Clupeidae* (*Ilisha melastoma*); cette dernière est la seule espèce de *Diplectanidae* parasite d'un Clupéiforme.

Les genres monospécifiques ont été signalés chez une seule espèce-hôte:

- *Latericaecum paersoni* chez *Sphyraena obtusata*
- *Monoplectanum australe* chez *Sillago ciliata*
- *Rhabdosynochus rhabdosynochus* chez *Centropomus undecimalis*
- *Furnestinia echeneis* chez *Sparus auratus*

La spécificité oioxène de *Furnestinia echeneis* paraît maintenant bien établie.

4.3.2.4- **Conclusion**

En se basant sur les 958 espèces de Monogènes connues, BYCHOWSKY (1957: 222-223) détermine que 74% sont inféodées à une espèce d'hôte, 84% à un genre, 94% à une famille, 98% à un ordre. D'après 435 espèces de Monogènes marins, ROHDE (1984a) trouve que 78% sont inféodées à une espèce d'hôte, 89% à un genre, 96% à une famille et 98% à un ordre. La spécificité parasitaire des *Diplectanidae* est tout-à-fait conforme à ces données puisque nous trouvons que 76,6% des espèces sont inféodées à une espèce d'hôte, 90,6% à un genre, 98,2% à une famille et 99,4% à un ordre (nous avons vu que 93% sont inféodées à l'ordre des Perciformes). Comme l'a déjà souligné BYCHOWSKY (1957: 222), ces valeurs traduisent une étroite adaptation aux hôtes.

Comme beaucoup de Monogènes, les *Diplectanidae* sont des parasites branchiaux et leurs réactions d'adaptation s'exercent à l'égard des branchies. Nous avons confirmé l'utilisation de l'appareil de fixation des *Diplectanidae*, le hapteur, comme critère taxinomique et systématique au niveau des

genres et nous venons de voir que l'on peut déterminer une famille-hôte préférentielle pour les genres les plus nombreux. Il est évident que l'on trouve les ressemblances morphologiques les plus étroites, y compris pour les branchies, au sein d'une même famille de poissons. Rien d'étonnant à ce que l'on rencontre le même type de hapteur (genre parasite) sur le même type de branchie (famille-hôte).

4.3.3.- CONTRIBUTION DE LA SPECIFICITE PARASITAIRE DES *DIPLECTANIDAE* A LA CONNAISANCE DES HOTES

STUNKARD (1970) rappelle que l'évolution parallèle hôtes-parasites a été reconnue depuis longtemps. Ce phénomène a été proposé comme moyen à utiliser pour résoudre des problèmes taxinomiques ou phylétiques des hôtes (HARGIS, 1957; BOURGAT, 1981; divers auteurs cités par LAWLER, 1981: 364-374). Dans ce domaine, les *Diplectanidae* fournissent quelques arguments.

La distribution zoologique des *Diplectanidae* correspond assez bien avec les liens de parenté unissant les familles de Percoidei:

- les *Serranidae* sont considérés comme une famille étroitement apparentée aux *Sciaenidae* (TREWAVAS, 1976, *in litteris*); or ce sont les deux familles préférentielles des *Diplectaninae* et même du genre *Diplectanum*.. Les *Diplectaninae* sont présents chez les familles des *Percichthyidae* et des *Moronidae*, également apparentées aux *Serranidae*;

- la plupart des *Lamellodiscinae* parasitent des *Sparoidea*: c'est le cas pour toutes les espèces de *Lamellodiscus* à une exception près, pour toutes les espèces de *Calydiscoides* et de *Furnestinia*. Les *Sparidae* hébergent la plupart des *Lamellodiscus* dont on trouve également une espèce chez les *Centracanthidae*, une chez les *Lethrinidae* et une simultanément chez les *Chaetodontidae* et les *Pomacentridae*. Le genre *Calydiscoides* est inféodé aux *Lethrinidae* et aux *Nemipteridae* deux familles étroitement apparentées.

La séparation des *Sphyraenidae*, des *Polynemidae* et des *Mugilidae* dans trois sous-ordres distincts de Perciformes (GREENWOOD *et al.*, 1966; NELSON, 1984) est confirmée, au moins en partie, par la parasitologie: en effet on ne connait pas de *Diplectanidae* chez les *Mugilidae* où ils sont en quelque sorte "remplacés" par les *Ancyrocephalidae* Bychowsky et Nagibina, 1978. La présence de *Diplectanidae* chez les *Sphyraenidae* et les *Polynemidae* pourrait éventuellement traduire l'existence de liens entre ces deux sous-ordres de Perciformes.

Les Scorpaeniformes étant assez proches des Perciformes, la présence d'un *Diplectanidae* chez les premiers n'est pas trop extraordinaire. Il en est de même pour les Pleuronectiformes (Perciformes dérivatifs de GREENWOOD *et al.*, 1966) que l'on rapproche des Percoidei, plus précisément des *Serranidae*, et qui descendraient d'un ancêtre percoïde voisin d'*Epinephelus* (BERTIN et ARAMBOURG, 1958: 2467-2468).

La présence de *Diplectanidae* chez les Anguilliformes (*Muraenesocidae*) et les Clupéiformes (*Clupeidae*) pourrait résulter d'un phénomène de capture, ces hôtes étant aussi des espèces littorales; on peut noter que ces deux ordres de poissons sont rassemblés dans les Elopomorpha par GREENWOOD *el al.* (1966).

4.3.4.- SPECIFICITE PARASITAIRE DES *DIPLECTANIDAE* ET BIOCHIMIE DES HOTES

Le parasitisme étant susceptible d'être lié à des facteurs biochimiques, nous avons recherché quels rapports peuvent exister entre la spécificité parasitaire de certains *Diplectanidae* et la biochimie de leurs hôtes, déterminée par électrophorèse de protéines.

4.3.4.1- Cas des *Dicentrarchus* Gill, 1860

Dans le Golfe de Gascogne, *Dicentrarchus labrax* et *Dicentrarchus punctatus* sont parasités par deux Monogènes: *Diplectanum aequans* et *Microcotyle labracis* Van Beneden et Hesse, 1863 et un Copépode: *Lernanthropus kroyeri* Van Beneden, 1861 (tab. 13).

Tab. 13 - Prévalence des Monogènes et des Copépodes branchiaux chez les Poissons du genre *Dicentrarchus* (*Moronidae*) dans le Golfe de Gascogne.

Parasites	Hôtes	Nombre de poissons		Prévalence	Différence significative et seuil
		disséqués	parasités		
Diplectanum aequans	*D. labrax*	131	77	58,8 (50,2 - 67,4)	oui $P < 10^{-9}$
	D. punctatus	113	14	12,4 (6,2 - 18,6)	
Microcotyle labracis	*D. labrax*	131	16	12,2 (6,5 - 17,9)	oui $P < 10^{-9}$
	D. punctatus	110	84	76,4 (68,3 - 84,5)	
Lernanthropus kroyeri	*D. labrax*	131	54	41,2 (32,6 - 49,8)	oui $P < 10^{-6}$
	D. punctatus	113	83	73,5 (65,2 - 81,8)	

Tab. 14 - Intensité moyenne des parasites branchiaux chez les *Dicentrarchus (Moronidae)* du Golfe de Gascogne.

Hôtes \ Parasites	*Microcotyle labracis*	*Diplectanum aequans*	*Lernanthropus kroyeri*
Dicentrarchus punctatus	3,25 ± 0,3	1,13 ± 0,3	2,37 ± 0,29
Dicentrarchus labrax	1,42 ± 0,3	5,3 ± 1,7	2,58 ± 0,35
Différence significative et seuil	oui $P < 5\ \%$	oui $P < 1\ \%$	non $P < 5\ \%$

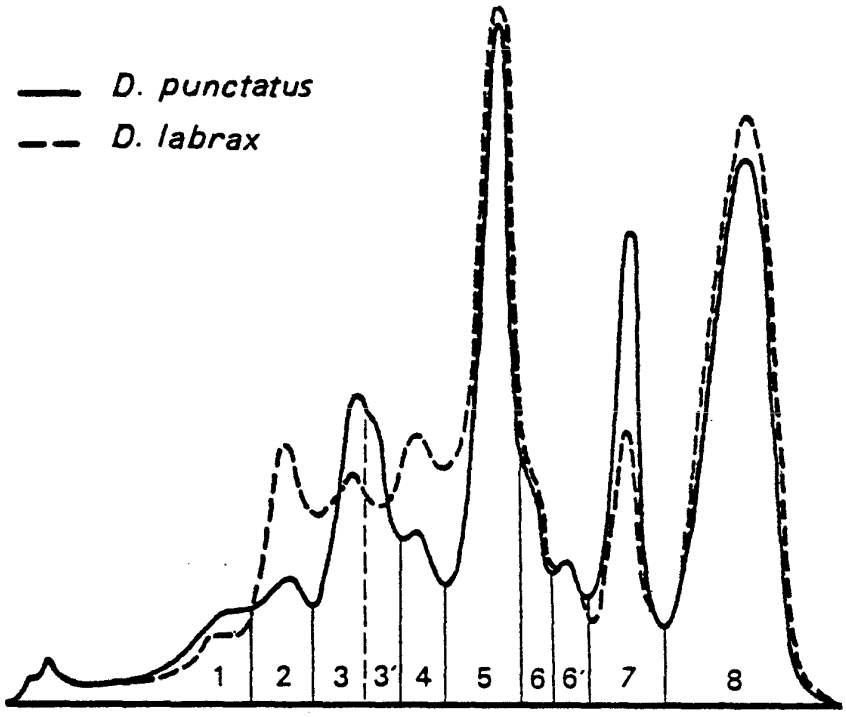


Fig. 180 - Enregistrement photométrique d'une électrophorèse des protéines sériques de *Dicentrarchus labrax* et de *Dicentrarchus punctatus* (d'après TOURNAMILLE, 1975).

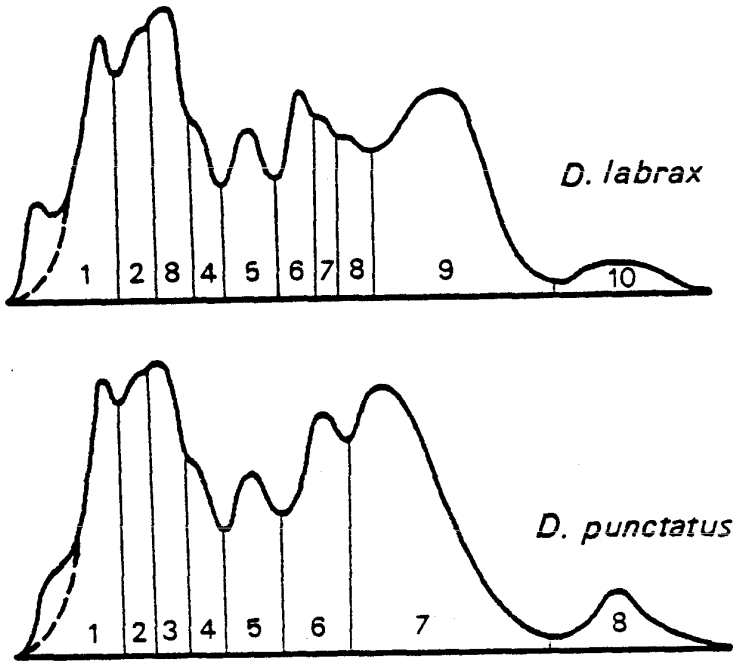


Fig. 181 - Enregistrement photométrique d'une électrophorèse des protéines du cristallin de *Dicentrarchus labrax* et de *Dicentrarchus punctatus* (d'après TOURNAMILLE, 1975).

La différence de prévalence de *Diplectanum aequans* chez *Dicentrarchus labrax*: 58,8% (intervalle de confiance: 50,2-67,4%) sur un échantillon de 131 individus et chez *Dicentrarchus punctatus*: 12,4% (i.c.: 6,2-18,6%) sur un échantillon de 131 individus est statistiquement significative ($p < 10^{-9}$).

La différence de prévalence de *Microcotyle labracis* chez *Dicentrarchus labrax*: 12,2% (i.c.: 6,5-17,9%) sur 131 individus et chez *Dicentrarchus punctatus*: 76,4% (i.c.: 68,3-84,5%) sur 110 individus est statistiquement significative ($p < 10^{-9}$).

La différence de prévalence de *Lernanthropus kroyeri* chez *Dicentrarchus labrax*: 41,2% (i.c.: 32,6-49,8%) sur 131 individus et chez *Dicentrarchus punctatus*: 73,5% (i.c.: 65,2-81,8%) sur 113 individus est statistiquement significative ($p < 10^{-3}$).

L'étude de l'intensité moyenne des deux Monogènes donne des résultats parallèles (tab. 14).

Diplectanum aequans est présent chez *Dicentrarchus labrax* avec une intensité moyenne de $5,3 \pm 1,7$ (seuil: 5%) et chez *Dicentrarchus punctatus* avec une intensité moyenne de $1,13 \pm 0,3$ (seuil: 5%). D'après la table du t de Student cette différence est statistiquement significative ($p = 0,99$).

Microcotyle labracis se rencontre chez *Dicentrarchus labrax* avec une intensité moyenne de $1,42 \pm 0,66$ (seuil: 5%) et chez *Dicentrarchus punctatus* avec une intensité moyenne de $3,3 \pm 0,07$ (seuil: 5%). D'après la table du t de Student cette différence est statistiquement significative ($p = 0,95$).

On peut noter que les deux *Dicentrarchus* constituent chacun l'hôte principal et le plus réceptif pour l'une des deux espèces de Monogènes et l'hôte secondaire pour l'autre espèce.

TOURNAMILLE (1975) a mis en évidence des différences biochimiques entre ces deux *Dicentrarchus*:

- présence d'une fraction supplémentaire chez *Dicentrarchus punctatus* et variations quantitatives entre les deux espèces par électrophorèse des protéines du sérum (fig. 180);
- différence interspécifique par électrophorèse des protéines solubles du cristallin (fig. 181).

4.3.4.2- Cas des *Diplodus* Rafinesque, 1810

Diplodus annularis, Diplodus sargus et *Diplodus vulgaris*, dont l'écologie est voisine (TORTONESE, 1965), se différencient des autres *Sparidae*, et même des autres *Diplodus* du groupe *sargus*, par le nombre d'espèces du genre *Lamellodiscus* qu'ils hébergent (tab. 15). Le même phénomène se produit avec les *Microcotylidae* (tab. 16).

Le spectre parasitaire des *Lamellodiscus* chez *Diplodus annularis* et *Diplodus sargus* est presque identique avec cinq espèces communes et une espèce propre à chaque poisson. Il existe peut-être une possibilité d'hybridation entre ces deux Sars, comme le laissent supposer les travaux de DE LA PAZ (1975) et SARDOU (1976). Or on sait que les poissons susceptibles de donner des hybrides hébergent généralement les mêmes Monogènes (BYCHOWSKY, 1933 et 1957: 236-240).

La superposition du spectre parasitaire par les *Lamellodiscus* et de l'arbre phylétique des *Diplodus* du groupe *sargus* établi par DE LA PAZ *et al.* (1974) parait indiquer que le nombre d'espèces de parasites augmente avec le niveau évolutif des hôtes (fig. 182).

Les électrophorèses des protéines du cristallin réalisées par PICHOT et POLLARD (1970) mettent en évidence une similitude entre *Diplodus annularis, Diplodus sargus* et *Diplodus vulgaris* qui se différencient des autres *Sparidae* (fig. 183). Ces trois espèces sont les seules à posséder une fraction B2 et leur fraction B a une valeur relative pratiquement égale mais différente de celle des autres espèces étudiées par ces auteurs.

Chez ces trois *Diplodus* il semble y avoir une espèce de *Lamellodiscus* dominante pour chaque poisson. Il est nécessaire de poursuivre ces recherches pour déterminer si ces dominances sont stables ou si, au contraire, elles évoluent avec l'âge des hôtes, selon les saisons ou en fonction de la localisation géographique.

Tab. 15 - Spectre parasitaire des *Lamellodiscus* chez quelques *Sparidae* et *Centracanthidae* du Golfe du Lion.

HOTES \ PARASITES	LAMELLODISCUS ELEGANS	LAMELLODISCUS IGNORATUS	LAMELLODISCUS ERGENSI	LAMELLODISCUS GRACILIS	LAMELLODISCUS FRATERNUS	LAMELLODISCUS FURCOSUS	LAMELLODISCUS MIRANDUS	LAMELLODISCUS PARISI	LAMELLODISCUS KNOEPFFLERI	FURNESTINIA ECHENEIS
DIPLODUS ANNULARIS	●	●	●	●	●	●				
DIPLODUS SARGUS	●	●	●	●		●	●			
DIPLODUS VULGARIS	●	●	●		●					
DIPLODUS PUNTAZZO		●								
OBLADA MELANURA	●		●							
SARPA SALPA		●						●		
SPARUS AURATUS										●
SPONDYLIOSOMA CANTHARUS	●			●					●	
SPICARA MAENA									●	

Tab. 16 - Spectre parasitaire des *Microcotylidae* chez quelques *Sparidae* du Golfe du Lion.

HOTES \ PARASITES	POLYLABRIS TUBICIRRUS	ATRIASTER HETERODUS	ATRISPINUM ACARNE	ATRISPINUM SALPAE	ATRISPINUM SARGI	ATRISPINUM SEMINALIS	MICROCOTYLE CHRYSOPHRII	MICROCOTYLE ERYTHRINI	MICROCOTYLE MORMYRI
DIPLODUS ANNULARIS	●	●		●	●	●	●		
DIPLODUS SARGUS	●	●		●	●	●			
DIPLODUS VULGARIS	●	●		●	●	●			
BOOPS BOOPS								●	
LITHOGNATHUS MORMYRUS									●
PAGELLUS ACARNE			●						
PAGELLUS ERYTHRINUS								●	
SARPA SALPA				●					
SPARUS AURATA							●		

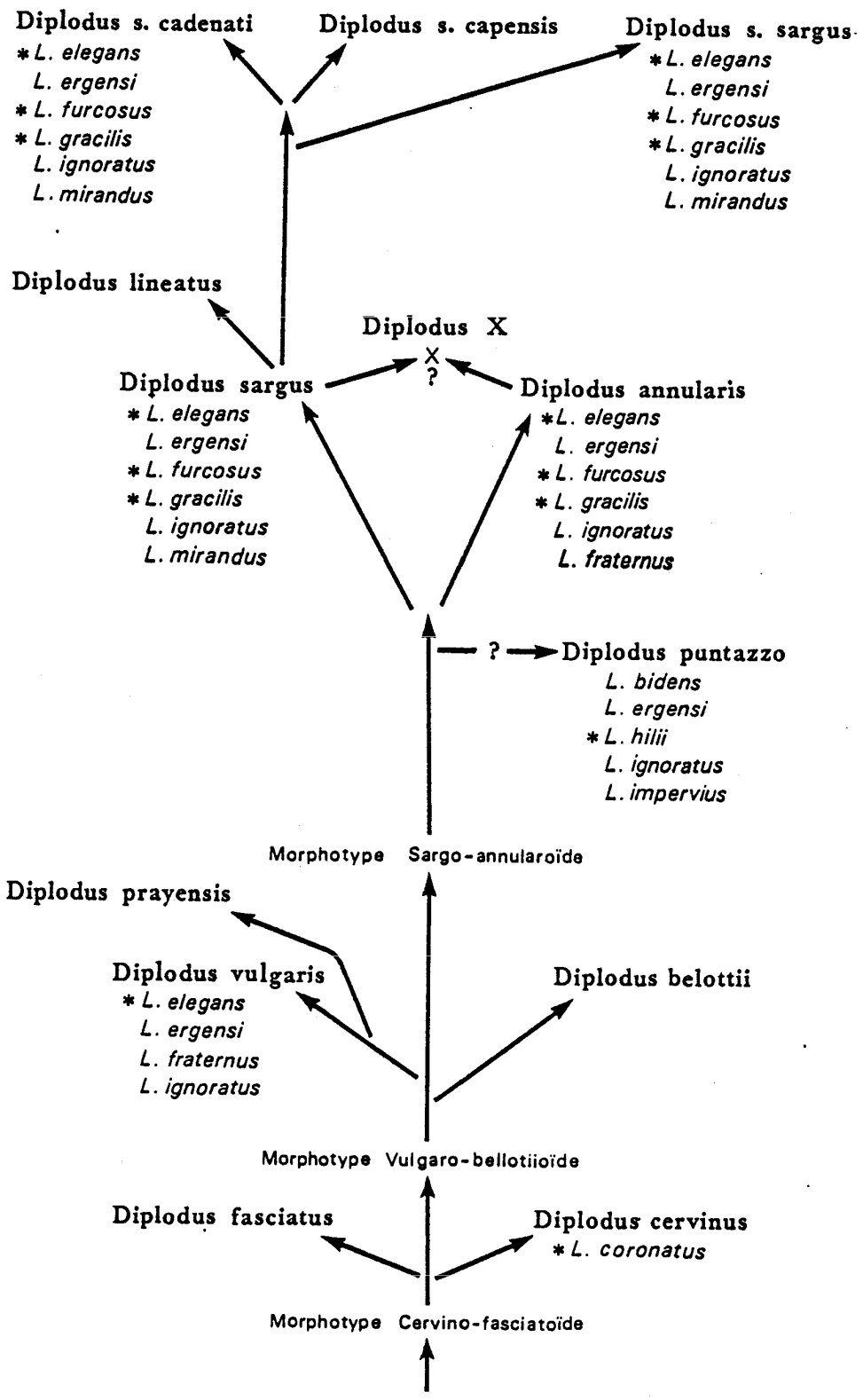


Fig. 182 - Phylogénie (d'après DE LA PAZ *et al.*, 1973) et parasitisme par les *Lamellodiscus* dans le genre *Diplodus* (*Sparidae*). Les espèces marquées d'un astérisque appartiennent au groupe morphologique *elegans*.

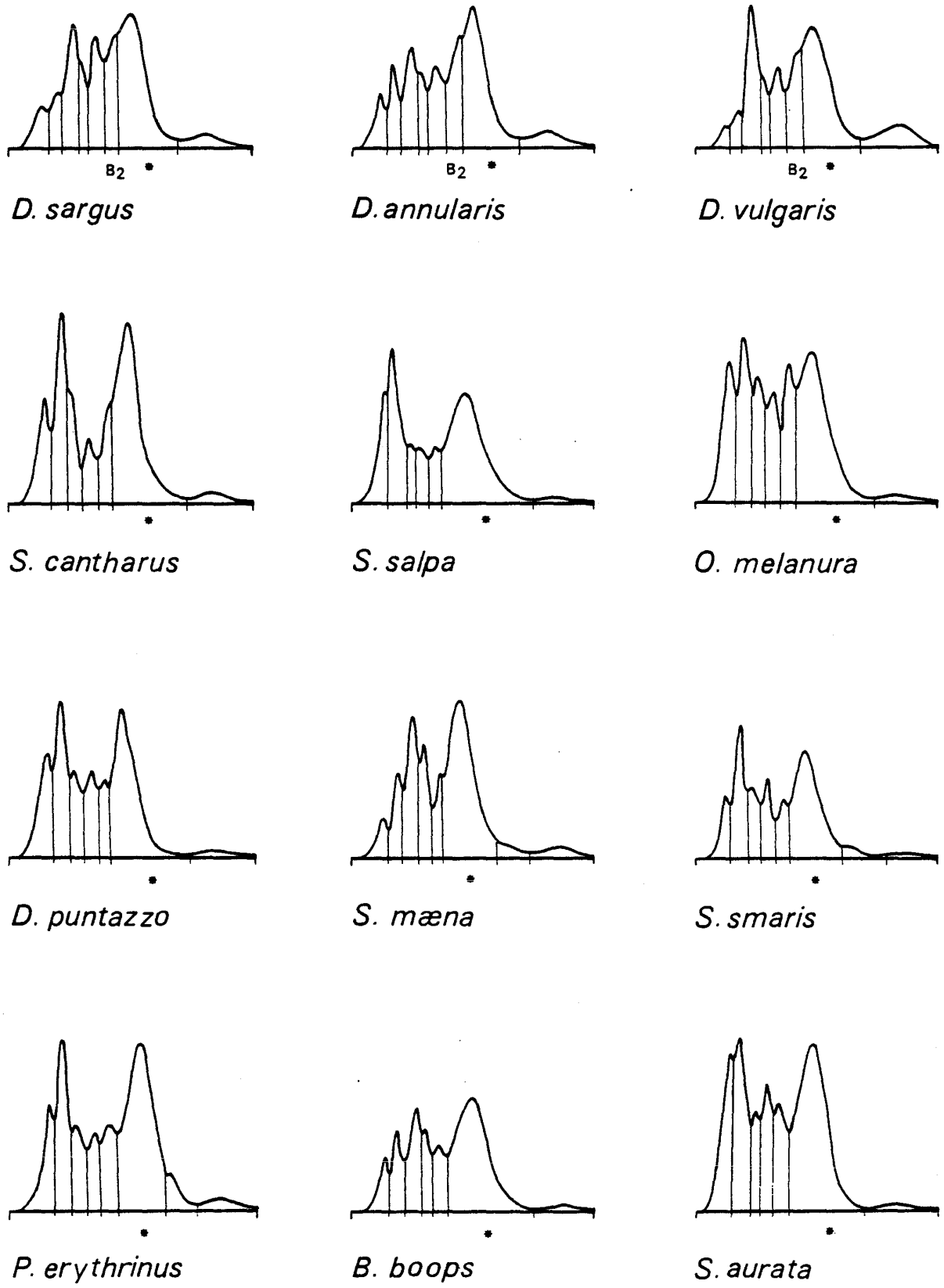


Fig. 183 - Enregistrements photométriques d'électrophorèses des protéines du cristallin de quelques *Sparidae* du Golfe du Lion (d'après PICHOT et POLLARD, 1970).

4.3.4.3- Cas des *Serranus* Cuvier, 1817

Sur la côte du Golfe du Lion (Méditerranée occidentale), *Serranus cabrilla, Serranus hepatus* et *Serranus scriba* sont parasités par un *Lamellodiscinae*: *Protolamellodiscus serranelli.*

La différence de prévalence de *Protolamellodiscus serranelli* entre *Serranus cabrilla* (28,1%; i.c.: 23,1-33% sur 334 individus) et *Serranus hepatus* (35,2%: i.c.: 25-45,4% sur 88 individus) n'est pas statistiquement significative (fig. 184).

Serranus cabrilla présente une différence de coloration très nette entre les individus pêchés au "girellier" ou à la "palangrotte", par 10-15m de fond sur les rochers côtiers, et ceux pêchés au chalut, à partir de 20-30m, sur les fonds sablo-vaseux avec *Serranus hepatus*. Les premiers sont brun-rouge avec les lignes longitudinales de la joue et des flancs orangées; les seconds sont jaune-brun avec les lignes longitudinales jaunes dorées. Ces deux groupes semblent constituer deux populations bien séparées qui pourraient avoir une période de reproduction différente (DUFOSSE, 1856).

D'après le calcul de l'écart réduit:

- la différence de prévalence de *Protolamellodiscus serraneli* chez ces populations (35,3% chez 232 "Serrans rouges" et 11,8% chez 102 "Serrans jaunes") est statistiquement significative ($p < 0,01$).

- la différence de prévalence entre *Serranus cabrilla* "jaune" et *Serranus hepatus* pêchés dans les mêmes biotopes est statistiquement significative ($p < 0,01$). A noter que la fréquence de *Protolamellodiscus serranelli* chez *Serranus hepatus* indiquerait que les conditions physico-chimiques du milieu ne s'opposent pas à la présence du parasite.

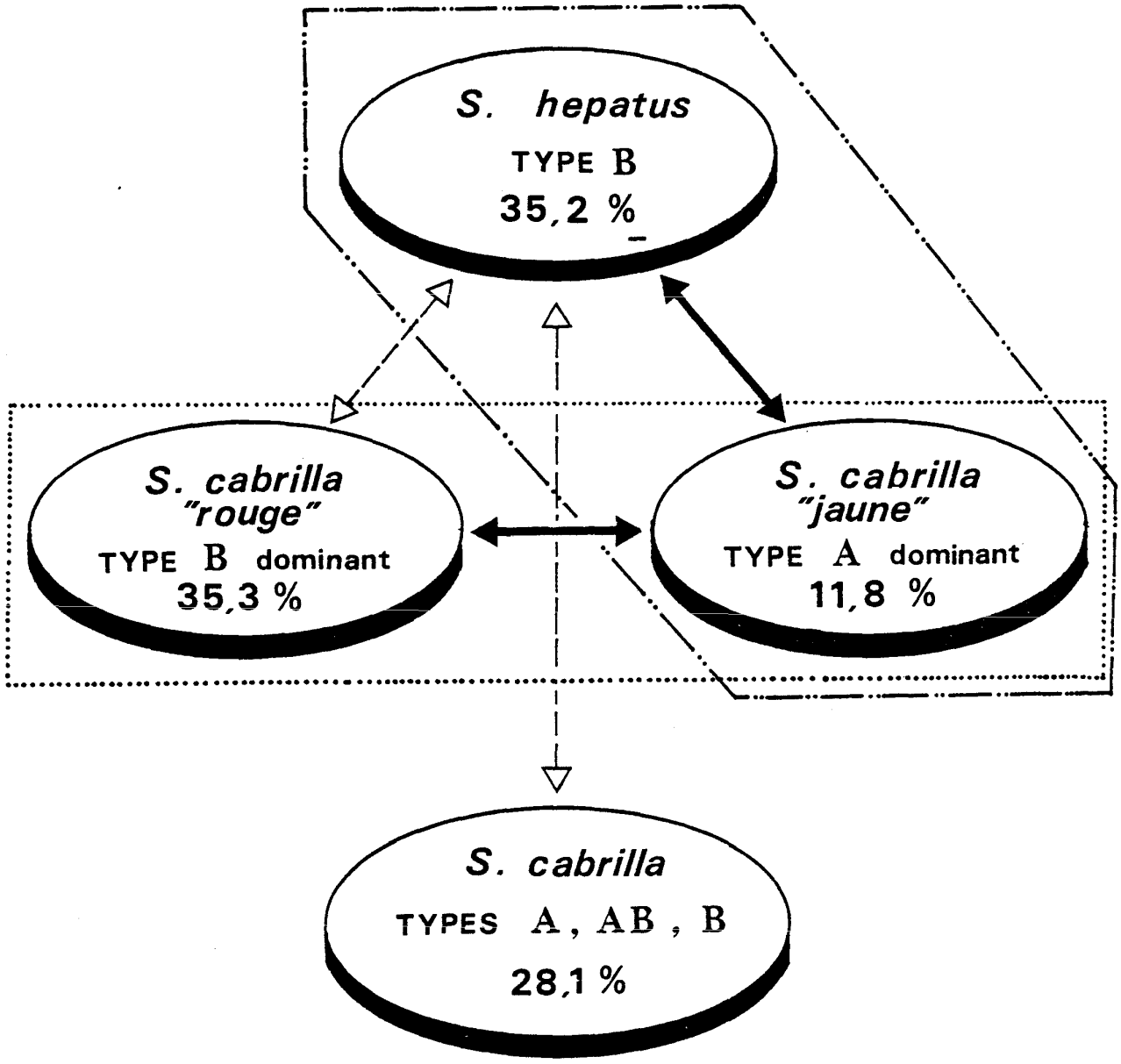
- la différence de prévalence entre *Serranus cabrilla* "rouge" et *Serranus hepatus* n'est pas significative. Les différences écologiques des milieux et les différences taxinomiques des deux hôtes n'auraient pas d'influence (fig. 184).

L'intensité moyenne de ce parasite chez ces trois poissons ne présente pas de différences significatives.

La figure 185 et le tableau 17 permettent de constater que *Protolamellodiscus serranelli* est fréquent en automne chez *Serranus hepatus* et *Serranus cabrilla* "rouge", avec une prévalence très voisine chez ces deux hôtes, et qu'il est plus fréquent en été chez *Serranus cabrilla* "jaune".

Il y a un parallélisme entre la biochimie des hôtes et la prévalence de *Protolamellodiscus serranelli* à leur égard. En effet OLIVER *et al.* (1981) ont découvert un polymorphisme biochimique chez *Serranus cabrilla* qui permet de différencier les "Serrans rouges" des "Serrans jaunes" d'après les fractions protéiques présentes dans le cristallin. La séparation de ces fractions par électrophorèse permet de distinguer trois types: type A, type B et type AB (fig. 186). Le type A est prédominant chez les "Serrans jaunes", le type B est prédominant chez les "Serrans rouge" et existe seul chez *Serranus hepatus.*

Les différences (écologique, biochimique, parasitologique) et la séparation (topographique et bathymétrique) des populations "rouge" et "jaune" de *Serranus cabrilla* pourrait traduire un processus de spéciation en cours. Cette espèce représenterait un complexe constitué de deux sous-espèces: *Serranus cabrilla cabrilla* (Linnaeus, 1758) pour la population "rouge" et *Serranus cabrilla flavus* (Risso, 1810) pour la population "jaune". Ou bien il s'agirait d'une superspecies regroupant deux prospecies. L'étude enzymatique de ces deux populations permettrait sans doute de préciser leur statut. Sur les côtes tunisiennes, le début de la maturation génitale des espèces du genre *Serranus* Cuvier, 1817 étudiées est lié à la profondeur à laquelle vit chaque espèce (BRUSLE et BRUSLE, 1975). Il reste à vérifier les dates de maturité génitale des "Serrans rouges" et des "Serrans jaunes". La séparation de ces dates (comme DUFOSSE (1856) semble l'avoir observée) constituerait un élément susceptible de permettre éventuellement d'élever ces populations au rang d'espèces: *Serranus cabilla* (Linnaeus, 1758) et *Serranus flavus* (Risso, 1810). Dans ce cas le parasite aurait reconnu cette différence taxinomique.



..... même "espèce"

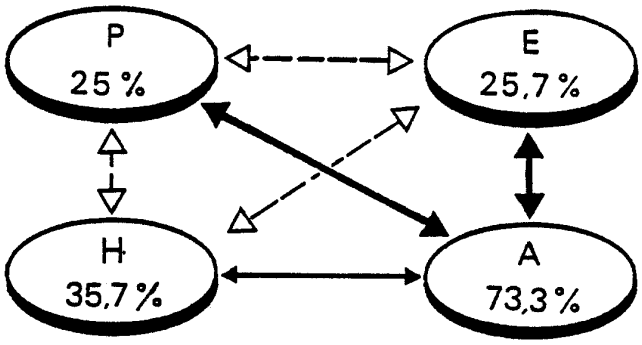
—..—.. même habitat

différence

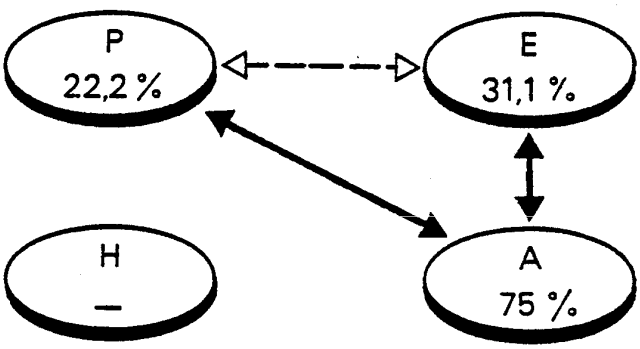
▬▬▬ significative

— — — — non significative

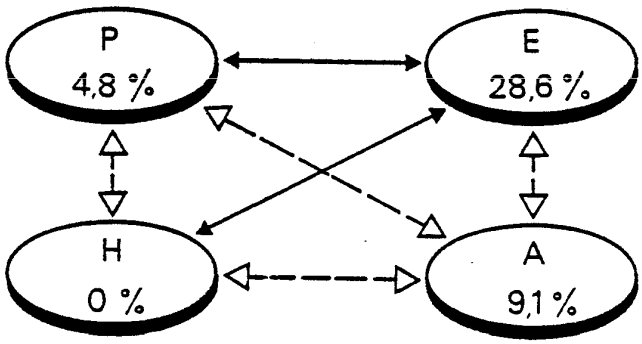
Fig. 184 - Comparaison de la prévalence de *Protolamellodiscus serranelli* chez les *Serranus* (*Serranidae*) de la Côte Vermeille.



Serranus hepatus



Serranus cabrilla "rouge"



Serranus cabrilla "jaune"

Différences : ▬▬▬ significative (seuil 99 %)
▬▬▬ significative (seuil 95%)
- - - - non significative

Fig. 185 - Prévalence saisonnière de *Protolamellodiscus serranelli* chez les *Serranus (Serranidae)* de la Côte Vermeille.

Tab. 17 - Prévalences saisonnière et totale de *Protolamellodiscus serranelli* chez les *Serranus (Serranidae)* de la Côte Vermeille. i.c. : intervalle de confiance ; n : nombre de poissons disséqués ; p : nombre de poissons parasités ; % : prévalence.

		PRINTEMPS	ETE	AUTOMNE	HIVER	TOTAL
S. hepatus	n	24	35	15	14	88
	p	6	9	11	5	31
	%	***25***	***25,7***	***73,3***	***35,7***	***35,2***
	i.c.	7,3–42,7	11–40,4	50,5–96,1	10,1–61,3	25–45,3
S. cabrilla	n	48	205	61	20	334
	p	7	63	24	0	94
	%	***14,6***	***30,7***	***39,3***	–	***28,1***
	i.c.	4,4–24,8	24,3–37,1	26,8–41,8	–	23,1–33
S. cabrilla "rouge"	n	27	177	28	0	232
	p	6	55	21	–	82
	%	***22,2***	***31,1***	***75***	–	***35,3***
	i.c.	6,2–38,2	24,1–38,1	58,6–91,4	–	29–41,9
S. cabrilla "jaune"	n	21	28	33	20	102
	p	1	8	3	0	12
	%	***4,8***	***28,6***	***9,1***	–	***11,8***
	i.c.	0–14,1	11,5–45,7	0–19,1	–	5,4–18,2

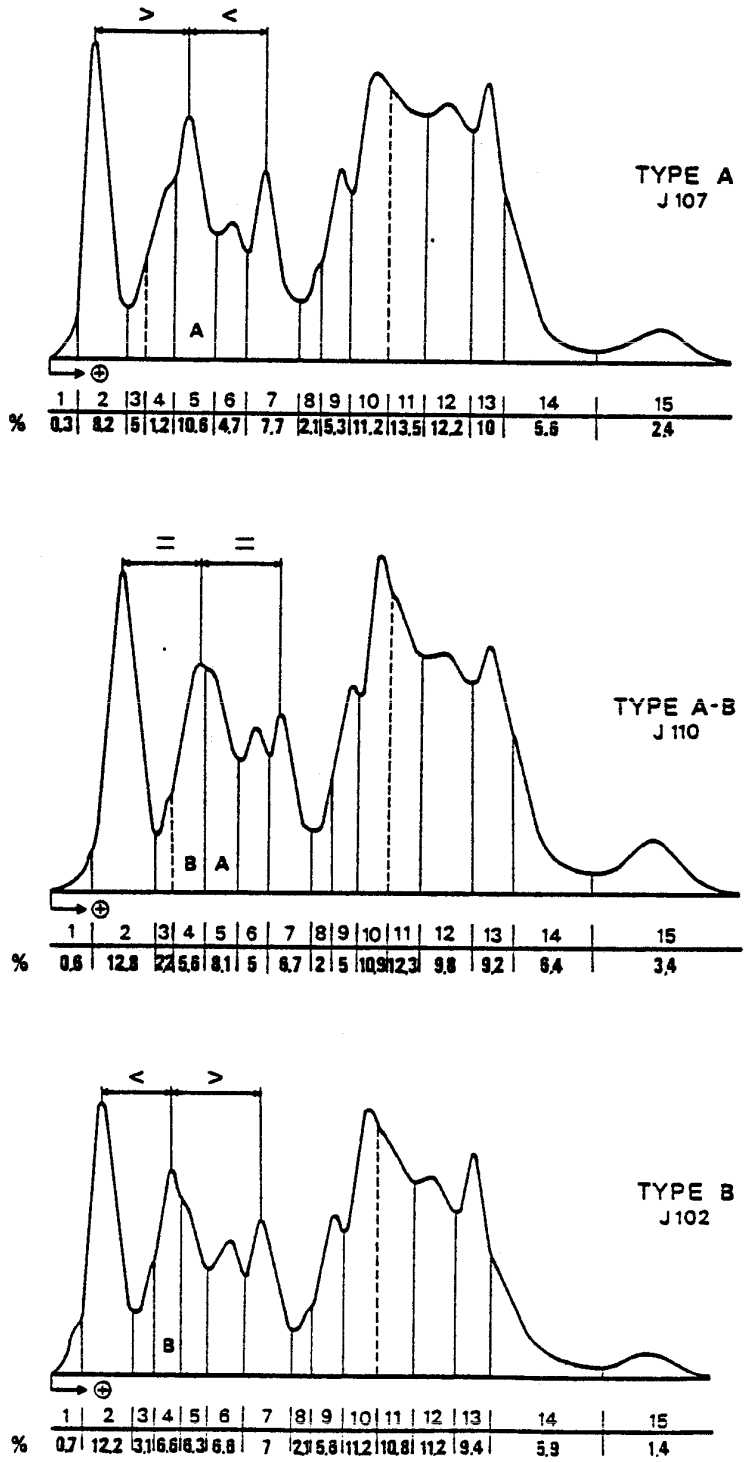


Fig. 186 - Enregistrements photométriques d'électrophorèses de protéines du cristallin de *Serranus cabrilla (Serranidae).*

4.3.5.- CONCLUSION

La spécificité parasitaire, généralement étroite des Monogènes, a été maintes fois relevée (MANTER, 1955; BYCHOWSKY, 1957: 222; HARGIS, 1957). Les infestations expérimentales et l'étude statistique de la distribution zoologique des *Diplectanidae* chez les Poissons mettent en évidence une spécificité parasitaire souvent stricte (oioxène).

L'étude de la prévalence des parasites branchiaux et l'électrophorèse des protéines du cristallin ou du sérum sanguin des *Dicentrarchus*, de quelques *Sparidae* et des *Serranus* du Golfe de Gascogne et du Golfe du Lion, permettent d'obtenir des résultats superposables entre la spécificité parasitaire et les caractéristiques biochimiques des hôtes qui traduisent peut-être des différences dans les distances génétiques. Pour les Monogènes, BAER (1971: 194) conçoit "l'existence, dans les cycles évolutifs, d'une barrière biochimique au niveau de l'hôte définitif, probablement d'origine phylogénique et par conséquent indépendante des conditions écologiques dans lesquelles se déroulent les cycles".

Les récepteurs sensoriels (chémorécepteurs en particulier, tango-récepteurs,...) interviennent vraisemblablement dans la découverte de l'hôte par les stades infestants des parasites (l'oncomiracidium pour les Monogènes). Pour WRIGHT *et al.* (1957, cités par O'ROURKE, 1961) certains parasites détectent leur hôte par chimiotactisme. O'ROURKE (1961) découvre que des antigènes sériques sont sécrétés dans le mucus des poissons et suppose qu'ils peuvent être, du moins en partie, responsables de la possibilité pour certains parasites de poissons de découvrir leur hôte. L'hôte réceptif jouerait donc vis-à-vis du parasite, un rôle attractif au moyen d'une ou plusieurs substances chimiques assimilables à des kairomones. Dans le cas d'un hôte comme *Dicentrarchus labrax*, la longue période de non-réceptivité pourrait être liée au développement incomplet des "structures d'accueil" comme chez la Carpe (PROST, 1963), mais aussi à l'absence de sécrétion de protéines sériques spécifiques dans le mucus.

La spécificité parasitaire induit, entre l'hôte et le parasite, des rapports étroits que l'on retrouve dans la biogéographie des *Diplectanidae*.

4.4.- BIOGEOGRAPHIE DE LA FAMILLE DES *DIPLECTANIDAE*

Les études consacrées à la biogéographie des Monogènes parasites de Poissons sont encore peu nombreuses. Parmi les travaux récents on peut citer ceux de YOUNG (1972), LAWLER (1981), ROHDE (1984b).

Sur les 168 espèces que compte la famille des *Diplectanidae*, 150 espèces (89,3%) sont présentes dans les eaux marines et/ou saumâtres, 15 espèces (8,9%) sont inféodées aux eaux douces et 3 espèces (1,8%): *Diplectanum aequans, Diplectanum wenningeri* et *Rhabdosynochus rhabdosynochus*, se rencontrent dans les eaux douces, saumâtres et marines. *Lamellodiscus major* et *Murraytrema robustum* sont considérées comme des espèces marines et saumâtres en raison de l'habitat de leurs hôtes. Toutes les espèces de *Diplectanidae* sont généralement assez localisées, mais l'ensemble de la famille est réparti autour du globe dans les zones tropicales à tempérées-chaudes essentiellement.

Pour les espèces d'eau douce nous avons retenu les Provinces biogéographiques délimitées par UDVARDY (1975); pour les espèces marines nous nous sommes appuyé sur les Provinces déjà utilisées par LAWLER (1981, d'après les propositions de HEDGPETH, 1957) que l'on peut répartir dans les quatre grandes zones biogéographiques: tropicale et sub-tropicale, tempérée-chaude, boréale-antiboréale, arctique-antarctique (fig. 187).

La Province tempérée-chaude de l'Atlantique nord-est, reconnue par ces auteurs, a été réduite à la Province Atlanto-Méditerranéenne telle qu'elle est définie par QUIGNARD (1978) (fig. 188). La partie nord de la Mer Rouge a été rattachée au Domaine Indo-Pacifique comme le font BLOT (1973) et TORTONESE (1975), en particulier pour la faune de Percoïdes qui concerne spécialement la famille des *Diplectanidae*. De son côté, MANTER (1955) souligne ce caractère: "Trematodes of the Red Sea have strong Pacific affinities". Dans l'Atlantique, la partie située au sud du Cap Blanc a été exclue, elle correspond à la Région sénégalienne de la Province guinéenne (QUIGNARD, 1978).

La répartition d'une espèce est en partie liée aux exigences écologiques. Nous avons vu (3.2 et 4.1) que la température, la salinité, la lumière agissent sur la biologie des *Diplectanidae*. ALLAIN (1964) rappelle le rôle joué par la température dans la répartition des espèces. Pour les poissons marins BERTIN et ARAMBOURG (1958a) soulignent que la température l'emporte sur les autres facteurs, notamment sur la salinité. Les températures de référence utilisées ont été empruntées à TCHERNIA (1978); ce sont les moyennes annuelles pour l'Océan Atlantique et les moyennes du mois de mai pour l'Océan Pacifique (fig. 189).

Compte-tenu de la spécificité parasitaire, il est évident que la biogéographie d'un parasite est une "biogéographie au second degré" et qu'elle est étroitement liée à la biogéographie du ou des hôtes. L'aire de distribution d'un parasite est obligatoirement incluse (et au plus égale) dans l'aire de distribution géographique du ou des hôtes. Cela s'avère particulièrement vrai pour les *Diplectanidae* dont la spécificité est souvent oioxène.

Les informations biogéographiques que l'on peut tirer des distributions géographiques n'ont pas, éventuellement, la même valeur en raison de l'importance numérique du groupe taxinomique considéré. Toutefois un groupe pauvre en espèces peut fournir des données biogéographiques intéressantes lorsqu'il est possible d'établir une correspondance avec d'autres éléments biogéographiques.

4.4.1.- BIOGEOGRAPHIE DES *DIPLECTANIDAE* D'EAU DOUCE (fig. 190; tab. 18)

Sur les 16 espèces (9,4%) de *Diplectanidae* parasites de poissons d'eau douce, 15 espèces (93,8%, soit 8,8% du total) sont des *Diplectanidae*, 1 espèce (6,2%, soit 0,6% du total), *Lobotrema kumari*, est un *Murraytrematoidinae*. Une de ces espèces, *Diplectanum wenningeri*, est également connue en zone littorale. Nous ne tiendrons pas compte de *Diplectanum aequans* dont l'un des hôtes,

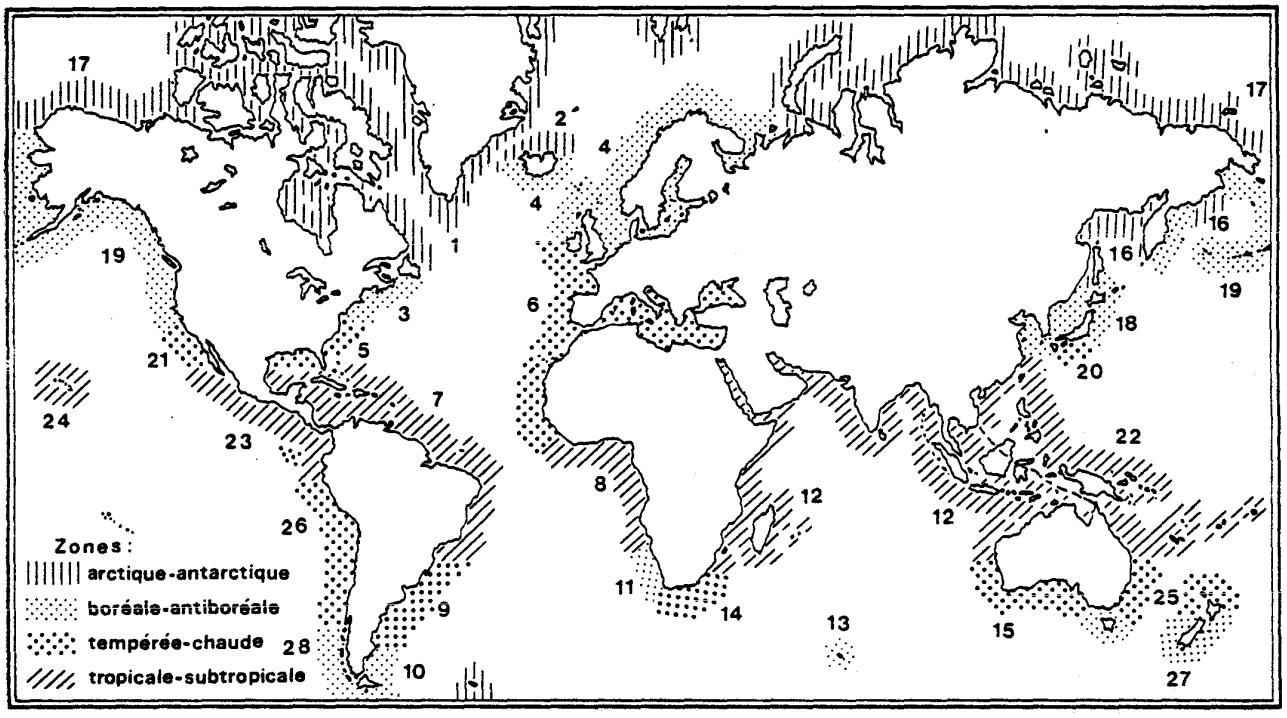


Fig. 187 - Délimitation des Provinces biogéographiques marines littorales (d'après HEDGPETH, 1957, in LAWLER, 1981). 1. Province arctique Atlantique Nord-Ouest. 2. Province arctique Atlantique Nord-Est. 3. Province boréale-antiboréale Atlantique Nord-Ouest. 4. Province boréale-antiboréale Atlantique Nord-Est = Province boréale. 5. Province tempérée-chaude Atlantique Nord-Ouest. 6. Province tempérée-chaude Atlantique Nord-Est = Province atlanto-méditerranéenne. 7. Province tropicale Atlantique Ouest. 8. Province tropicale Atlantique Est = Province guinéenne. 9. Province tempérée-chaude Atlantique Sud-Ouest. 10. Province boréale-antiboréale Atlantique Sud-Ouest. 11. Province boréale-antiboréale Atlantique Sud-Est. 12. Province tropicale Océan Indien. 13. Province boréale-antiboréale Océan Indien. 14. Province tempérée-chaude Océan Indien occidental. 15. Province tempérée-chaude Océan Indien oriental. 16. Province arctique Pacifique Nord-Ouest. 17. Province arctique Pacifique Nord-Est. 18. Province boréale-antiboréale Pacifique Nord-Ouest. 19. Province boréale-antiboréale Pacifique Nord-Est. 20. Province tempérée-chaude Pacifique Nord-Ouest. 21. Province tempérée-chaude Pacifique Nord-Est. 22. Province tropicale Pacifique Ouest. 23. Province tropicale Pacifique Est. 24. Province tropicale Pacifique Central. 25. Province tempérée-chaude Pacifique Sud-Ouest. 26. Province tempérée-chaude Pacifique Sud-Est. 27. Province boréale-antiboréale Pacifique Sud-Ouest. 28. Province boréale-antiboréale Pacifique Sud-Est.

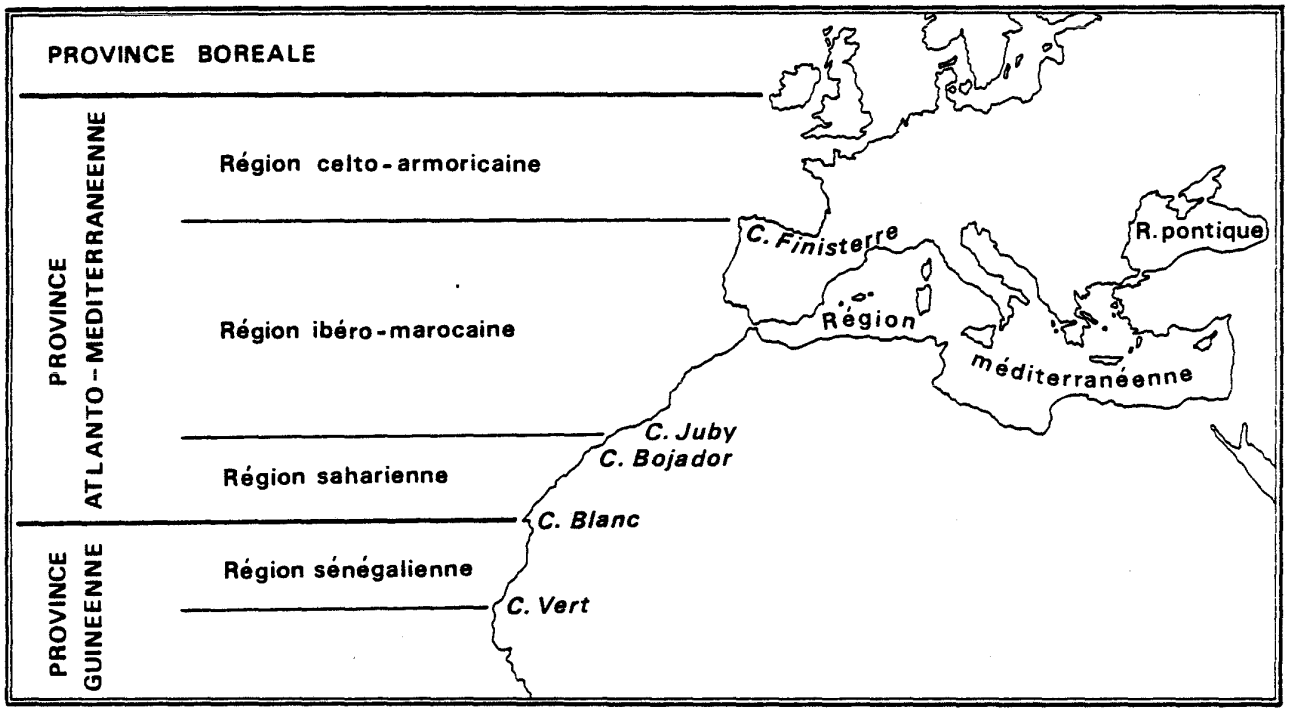


Fig. 188 - Délimitation de la Province Atlanto-Méditerranéenne (d'après QUIGNARD, 1978).

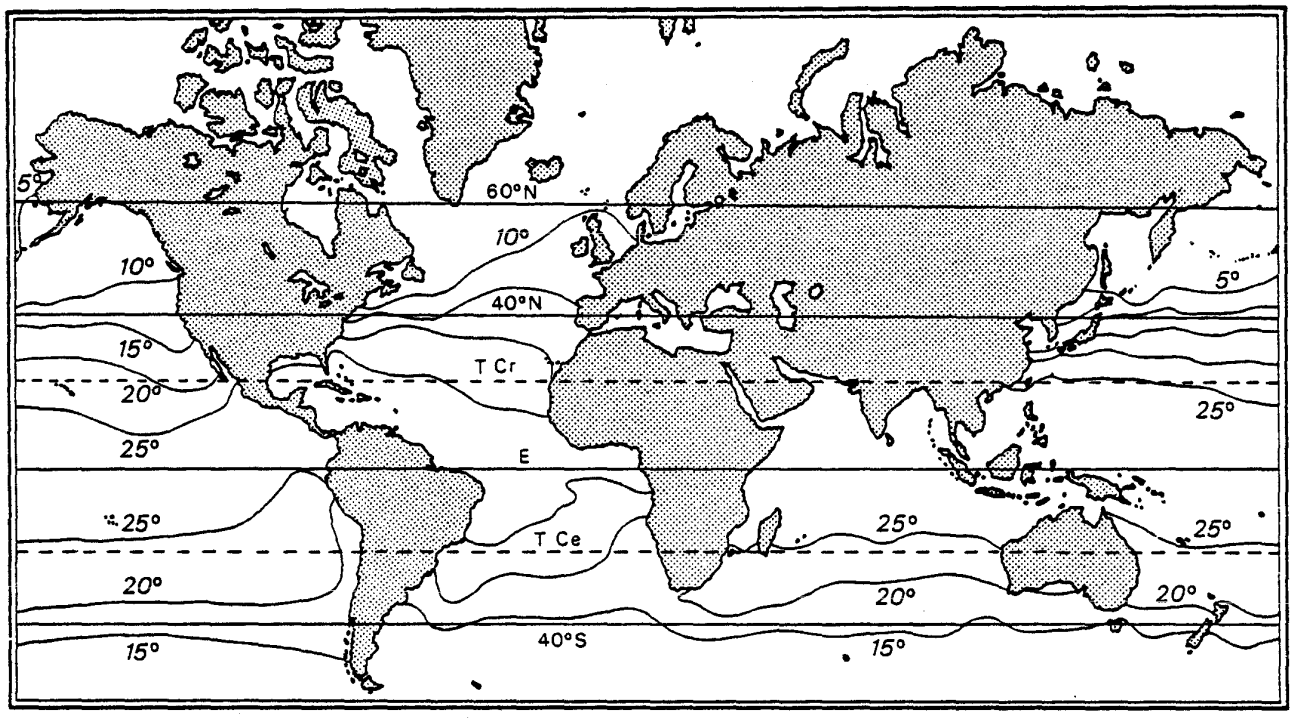


Fig. 189 - Isothermes de surface dans les mers et les océans du globe : moyennes annuelles pour l'Océan Atlantique et moyennes du mois de mai pour l'Océan Pacifique (d'après TCHERNIA, 1978). E : Equateur; T. Ce : Tropique du Capricorne ; T. Cr : Tropique du Cancer. Les nombres en caractères italiques indiquent les températures ; les nombres en caractères romains représentent les latitudes.

Tab. 18 - Distribution biogéographique des *Diplectanidae* parasites de poissons d'eau douce.

	EMPIRES DE LA ZONE TEMPEREE-CHAUDE				EMPIRES DE LA ZONE TROPICALE ET SUBTROPICALE						NOMBRE TOTAL D'ESPECES	TOTAL DES ESPECES ENDEMIQUES PAR PROVINCE
	Australien	Paléarctique	Total	Espèces endémiques par province	Australien	Néo-Tropical	Africo-tropical	Indo-Malais	Total	Espèces endémiques par province		
.DIPLECTANIDAE	2 12,5%	1 6,3%	3 18,7%	0 -	7 43,8%	7 43,8%	1 6,3%	1 6,3%	16 100%	11 68,7%	16	11 68,7%
.DIPLECTANINAE	2 13,3%	1 6,7%	3 20 %	0 -	7 46,7%	7 46,7%	1 6,7%	0 -	15 100%	10 66,6%	15	10 66,6%
.*Diplectanum*	1 12,5%	1 12,5%	2 25 %	0 -	1 12,5%	7 77,8%	1 12,5%	0 -	9 100%	7 77,8%	9	7 77,8%
Lepidotrema	1 16,6%	0 -	1 16,6%	0 -	6 100 %	0 -	0 -	0 -	6 100%	3 50 %	6	3 50 %
MURRAYTREMATOIDINAE								1 -	1 -	1 -	1 -	1 -
.*Lobotrema*								1 -	1 -	1 -	1 -	1 -

Dicentrarchus labrax, est un poisson marin et lagunaire remontant plus ou moins haut le cours des fleuves côtiers (BARNABÉ, 1976: 359); nous procéderons de la même manière pour *Rhabdosynochus rhabdosynochus* parasite de *Centropomus undecimalis*.

Sur 60 espèces appartenant au genre *Diplectanum*, 9 espèces (15%) vivent dans les eaux douces:

- 1 espèce dans l'Empire australien (Province sclérophylle orientale, Province des Prairies du Nord, Province des Prairies et Savanes orientales);
- 1 espèce dans l'Empire afro-tropical (Province de la Forêt humide guinéenne et Province de la Savane boisée d'Afrique orientale) et pénétrant dans l'Empire paléarctique (Province saharienne);
- 7 espèces dans l'Empire néotropical (2 espèces dans la Province des Everglades et 5 espèces dans la Province amazonienne).

Toutes les espèces du genre *Lepidotrema* ont été trouvées dans l'est et le sud-est de l'Australie (Province littorale du Queensland, Province sclérophylle orientale, Province des Prairies du nord et Province des Prairies et des Savanes orientales).

Un autre *Diplectaninae*, dénommé *Cycloplectanum americanum* par NASIR (1983) mais dont l'identité devrait être revue, a également été prélevé dans l'Empire néotropical (province de la Forêt sèche amazonienne).

La seule espèce de *Murraytrematoidinae* d'eau douce, *Lobotrema kumari*, est connue en Inde, dans l'Empire Indo-Malais (province de la Forêt de Mousson Indus-Gange).

KRITSKY et THATCHER (1984) soulignent que les espèces d'eau douce du genre *Diplectanum* qu'ils ont décrites en Amérique du Sud parasitent des Perciformes (des *Sciaenidae* du genre *Plagioscion*) d'origine marine récente. *Sciaena coitor*, l'hôte de *Lobotrema kumari*, appartient aussi à la famille des *Sciaenidae* aux affinités marines nettement accusées. Il n'est pas impossible que *Diplectanum collinsi*,

parasite de *Morone saxatilis*, puisse être retrouvé en mer car ce poisson vit en eau douce, en eau saumâtre et en mer. Cela a déjà été le cas pour *Diplectanum wenningeri* dont l'hôte est, lui aussi, très euryhalin. Le genre *Lates* est dulçicole en Afrique, mais une espèce marine indo-pacifique héberge des *Diplectanum*. Si le genre *Lepidotrema* est actuellement connu en eau douce seulement, la famille-hôte des *Theraponidae* compte aussi des représentants marins dont certains hébergent également des *Diplectanum*.

Le caractère dulçicole des *Diplectanidae* serait un caractère secondaire concernant moins de 10% des espèces de cette famille (essentiellement marine) mais susceptibles de rester sur leurs hôtes lorsqu'ils pénètrent dans des eaux saumâtres ou douces. Rappelons que *Diplectanum aequans* et *Diplectanum wenningeri* sont très euryhalins.

Même si quatre d'entre elles étendent leur domaine sous un climat tempéré-chaud, toutes les espèces dulçicoles de *Diplectanidae* habitent des zones à climat tropical et subtropical.

4.4.2.- VUE D'ENSEMBLE SUR LA BIOGEOGRAPHIE DES *DIPLECTANIDAE* MARINS (fig. 190, tab. 19)

Dans cette étude nous excluons *Cycloplectanum americanum* décrit à l'aquarium de New-York sans origine de l'hôte. Les 152 espèces (90,5%) marines de la famille des *Diplectanidae* se distribuent entre 40° de latitude sud et 60° de latitude nord dans le domaine Atlantique ou 45° de latitude nord dans le domaine Pacifique. Cette aire est délimitée par l'isotherme 15°C dans l'hémisphère sud et dans l'hémisphère nord par les isothermes 10°C dans le domaine Atlantique et dans le domaine Pacifique par les isothermes 5°C à l'ouest (Mer du Japon) et 13°C à l'est.

- 103 espèces (67,7%) sont localisées dans les Provinces des Zones tropicales et 87 espèces (57,2%) sont endémiques dans une Province.
- 58 espèces (38,1%) sont localisées dans des Provinces des Zones tempérées-chaudes et 44 espèces (28,9%) sont endémiques dans une Province.
- 6 espèces (3,9%) sont localisées dans des Provinces des Zones boréales et 1 espèce (0,6%) est endémique dans une Province.

Sur cet ensemble, 131 espèces (86,2%) sont endémiques dans une Province, tandis que 14 espèces (9,2%) sont communes à deux types de Zones: 9 espèces (5,9%) sont communes aux Zones tropicales et tempérées-chaudes et 5 espèces (3,3%) sont communes aux Zones tempérées-chaudes et boréales. A l'intérieur de ces Zones, 14 espèces (9,2%) sont communes à deux Provinces, 3 espèces (1,9%) sont communes à trois Provinces, 1 espèce (0,6%) est commune à quatre Provinces et 1 espèce (0,6%) est commune à cinq Provinces.

Alors que les 220 espèces de *Capsaloidea* Price, 1936 sont réparties dans toutes les provinces (LAWLER, 1981), les 152 espèces marines de *Diplectanidae* sont présentes dans 14 Provinces seulement; même si on les trouve tout autour du Globe, on peut noter leur absence dans la Zone arctique-antarctique. La distribution du nombre d'espèces de *Diplectanidae* dans ces 14 provinces n'est pas homogène:

. Trois provinces (deux tropicales: Océan Indien et Pacifique Ouest; une tempérée-chaude: Atlanto-Méditerranéenne) rassemblent 124 espèces (81,6%) dont 1 (0,9%) est commune à deux Provinces:
- 42 espèces (27,6%) dans la Province Atlanto-Méditerranéenne (Zone tempérée-chaude)
- 44 espèces (28,9%) dans la Province Pacifique Ouest (Zone tropicale)
- 42 espèces (27,6%) dans la Province Océan Indien (Zone tropicale)

. 42 espèces (27,6%) sont réparties dans 11 Provinces appartenant à trois type de Zones. Parmi ces espèces, 14 (9,2%) sont communes à deux Provinces:
- 25 espèces (16,4%) dans quatre Provinces des Zones tropicales dont 13 (8,5%) dans la province Pacifique Oriental
- 15 espèces (9,8%) dans quatre Provinces des Zones tempérées-chaudes
- 6 espèces (3,9%) dans trois Provinces de la Zone boréale-antiboréale.

La prédominance des *Diplectanidae* dans la Zone tropicale et subtropicale (67,1%) par rapport aux Zones tempérées-chaudes et boréale est statistiquement significative. Ce résultat est en accord avec les

Tab. 19 - Distribution biogéographique des *Diplectanidae* parasites de poissons marins et d'eau saumâtre.

Murraythema	*Lobothrema*	*Murraythematoides*	MURRAYTREMATOIDINAE	*Rhabdosynochus*	RHABDOSYNOCHINAE	*Telegamatrix*	*Protolamellodiscus*	*Furnestinia*	*Calydiscoides*	*Lamellodiscus*	LAMELLODISCINAE	*Pseudolamellodiscus*	*Pseudodiplectanum*	*Monoplectanum*	*Latericaecum*	*Heteroplectanum*	*Cyclopplectanum*	*Diplectanum*	DIPLECTANINAE	DIPLECTANIDAE		
																		1 1,9 %	1 1,1 %	1 0,6 %	Atlantique Nord-Est = Boréale (4)	PROVINCES DE LA ZONE BOREALE ANTIBOREALE
1			1 7,7 %							1 2,8 %	1 1,9 %									2 1,3 %	Pacifique Nord-Ouest (18)	
										3 8,3 %	3 5,9 %									3 1,9 %	Pacifique Sud-Ouest (27)	
1			1 7,7 %							4 11,1 %	4 7,8 %							1 1,9 %	1 1,1 %	6 3,9 %	Total	
1			1 7,7 %																	1 0,6 %	Espèces endémiques/Province	
				1	1													1 1,9 %	1 1,1 %	2 1,3 %	Atlantique Nord-Ouest (5)	PROVINCES DE LA ZONE TEMPEREE CHAUDE
							2	1		20 55,5 %	23 45,1 %		2				3	14 26,9 %	19 20,8 %	42 27,6 %	Atlanto-Méditerranéenne (6)	
1			1 7,7 %							4 11,1 %	4 7,8 %									5 3,3 %	Océan Indien Oriental (15)	
	1	1	2 15,4 %							4 11,1 %	4 7,8 %							2 3,8 %	2 2,2 %	8 5,2 %	Pacifique Nord-Ouest (20)	
1			1 7,7 %							4 11,1 %	4 7,8 %									5 3,3 %	Pacifique Sud-Ouest (25)	
1	1	1	3 23,1 %	1	1		2	1		29 80,5 %	32 62,7 %		2				3	17 32,7 %	22 25,3 %	58 38,1 %	Total	
		1	1 7,7 %	1	1		2	1		18 50 %	21 41,2 %		2				3	15 28,8 %	20 22,9 %	43 28,3 %	Espèces endémiques/Province	
										1 2,8 %	1 1,9 %							2 3,8 %	2 2,2 %	3 1,9 %	Atlantique Ouest (7)	PROVINCES DE LA ZONE TROPICALE SUBTROPICALE
										4 11,1 %	4 7,8 %						1	3 5,7 %	4 4,4 %	8 5,2 %	Atlantique Est = Guinéenne (8)	
1	3		4 30,7 %			1			1	7 19,4 %	9 17,6 %	4	1			4	2	18 34,6 %	29 33,3 %	42 27,6 %	Océan Indien (12)	
1	3	1	5 38,4 %			3	1		6	6 16,6 %	16 31,4 %	1	3	1	1	1	4	12 23,1 %	23 26,4 %	44 28,9 %	Pacifique Ouest (22)	
		1	1 7,7 %														2		2 2,2 %	3 1,9 %	Pacifique Est (23)	
		2	2 15,4 %							1 2,8 %	1 1,9 %					5	4	1 1,9 %	10 11,5 %	13 8,5 %	Pacifique Oriental (24)	
1	6	4	11 84,6 %			4	1		7	14 38,9 %	26 50,9 %	4	3	1	1	9	12	36 69,2 %	66 75,8 %	103 67,7 %	Total	
	5	4	9 69,2 %			4	1		7	5 13,9 %	17 33,3 %	3	2	1	1	8	11	35 67,3 %	61 70,1 %	87 57,2 %	Espèces endémiques/Province	
2	6	5	13	1	1	4	3	1	7	36	51	4	5	1	1	9	15	52	87	152	Total d'Espèces	
1	5	5	11 84,6 %	1	1	4	3	1	7	23 63,9 %	38 74,5 %	3	4	1	1	8	14 93,3 %	50 96,1 %	81 93,1 %	131 86,2 %	Total d'Espèces endémiques/Province	

affinités biogéographiques des familles-hôtes.

La grande différence existant entre le nombre d'espèces de *Diplectanidae* présentes dans des Provinces biogéographiques équivalentes laisse supposer que des découvertes d'espèces et de localités nouvelles pourront être faites:

- huit espèces de *Diplectanidae* seulement, dont une sans identification spécifique, ont été signalées sur la côte ouest de l'Afrique (MAILLARD et VALA, 1980; JUSTINE et MATTEI, 1982 et 1984; ALESHKINA, 1984; JUSTINE, 1985: 12) où les hôtes potentiels sont pourtant nombreux (FISHER *et al.*, 1981);
- sur, la côte de Madagascar, RAKOTOFIRINGA (1986: 282) signale la présence de 19 espèces de *Diplectanidae*, dont 11 semblent être des espèces nouvelles;
- BYRNES (1987) a découvert trois espèces nouvelles de *Lamellodiscus* sur les côtes d'Australie et étendu l'aire de répartition des autres espèces connues.

La concentration des quatre-cinquièmes des espèces recensées dans trois Provinces n'est peut-être qu'une apparence, les Provinces les moins riches en espèces étant aussi les moins prospectées.

Compte-tenu de la remarque précédente, on constate une bonne superposition de la distribution des *Diplectanidae* et celle de leurs hôtes. Cependant il est surprenant de constater l'absence des *Diplectanidae* au sud de l'équateur sur les côtes de l'Amérique du Sud où des hôtes connus et des hôtes potentiels examinés hébergeaient d'autres Monogènes (SURIANO, 1966; OLIVA et MUÑOZ, 1985). La remontée de l'isotherme 20°C jusque près de l'équateur sur la côte pacifique de l'Amérique du sud est-elle susceptible d'expliquer cette diminution dans cette région?

4.4.3.- BIOGEOGRAPHIE DES SOUS-FAMILLES DE *DIPLECTANIDAE* MARINS

Chaque sous-famille de *Diplectanidae* présente des particularités au point de vue biogéographique.

4.4.3.1- **Biogéographie de la sous-famille des *Diplectaninae*** (fig. 191, tab. 19)

La distribution géographique des 87 espèces marines de la sous-famille des *Diplectanidae* est moins étendue vers le nord dans le domaine Pacifique où elle ne dépasse pas 35° de latitude nord dans la Mer du Japon. Cette aire de distribution est délimitée par l'isotherme 15°C dans l'hémisphère sud et dans l'hémisphère nord par les isothermes 10°C dans le domaine Atlantique et 15°C dans le domaine Pacifique (Mer du Japon).

Les trois-quarts des espèces (66 espèces = 75,8%) sont localisées dans des Provinces des Zones tropicales et subtropicales, 22 espèces (25,3%) sont localisées dans des Provinces des Zones tempérées-chaudes et 1 espèce seulement (1,1%) parvient dans la Zone boréale. On trouve 81 espèces (93,1%) endémiques dans une Province: 61 espèces (70,1%) dans une Province des Zones tropicales et 20 espèces (22,9%) dans une Province des Zones tempérées-chaudes.

La sous-famille des *Diplectaninae* comprend 57,2% des espèces de *Diplectanidae* marins. Sa biogéographie est assez semblable à celle de la famille puisque seulement 5 des 14 Provinces où l'on rencontre des *Diplectanidae* en sont dépourvues: Provinces Pacifique nord-ouest et Pacifique sud-ouest dans la Zone boréale; Provinces Océan Indien oriental, Pacifique nord-est et Pacifique sud-ouest dans la Zone tempérée-chaude. L'importance relative de cette sous-famille dans chaque Province est peu différente de celle de la famille. Son caractère tropical et subtropical (75,8% des espèces) n'est pas statistiquement différent de celui de la famille. Il apparaît cependant une absence de prospection au moins sur les côtes ouest de l'Australie et de l'Amérique du sud.

4.4.3.2- **Biogéographie de la sous-famille des *Lamellodiscinae***(fig. 192; tab. 19)

L'extension géographique de la sous-famille des *Lamellodiscinae* est plus restreinte que celle de l'ensemble de la famille. On la rencontre dans 11 Provinces seulement: 5 dans les Zones tropicales, 4

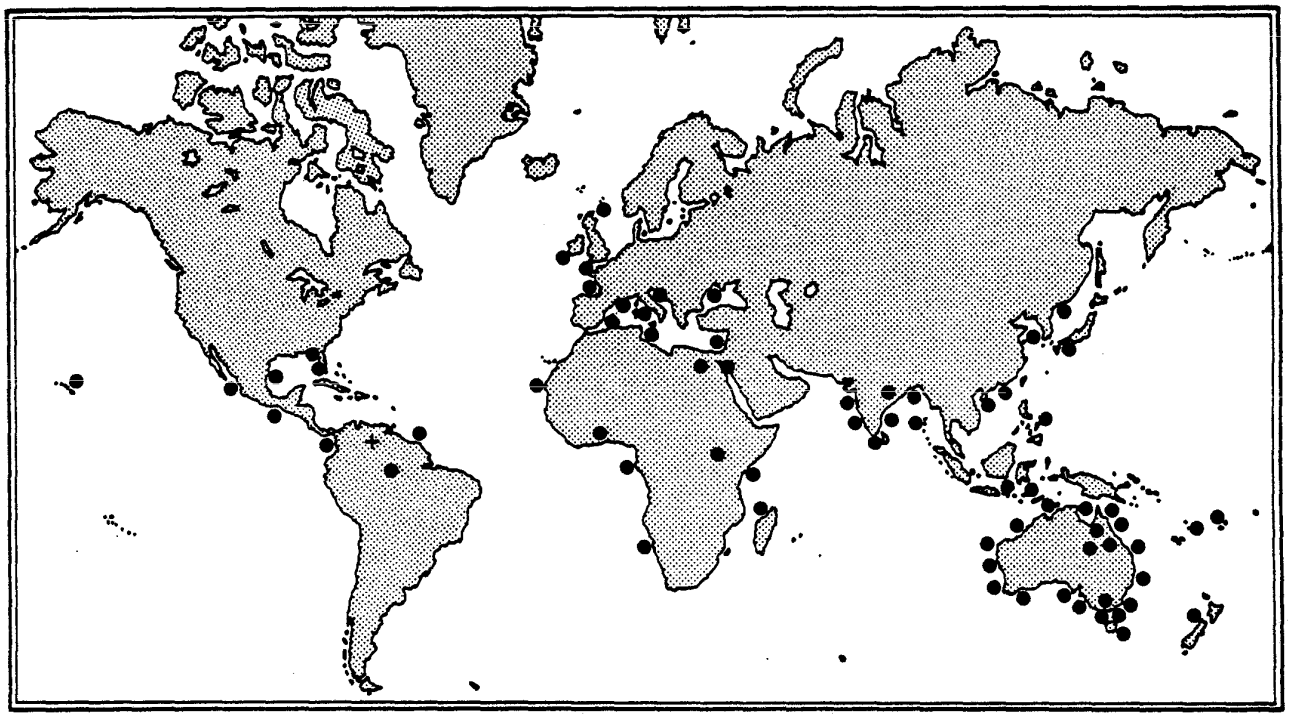


Fig. 190 - Distribution géographique de la famille des *Diplectanidae.*

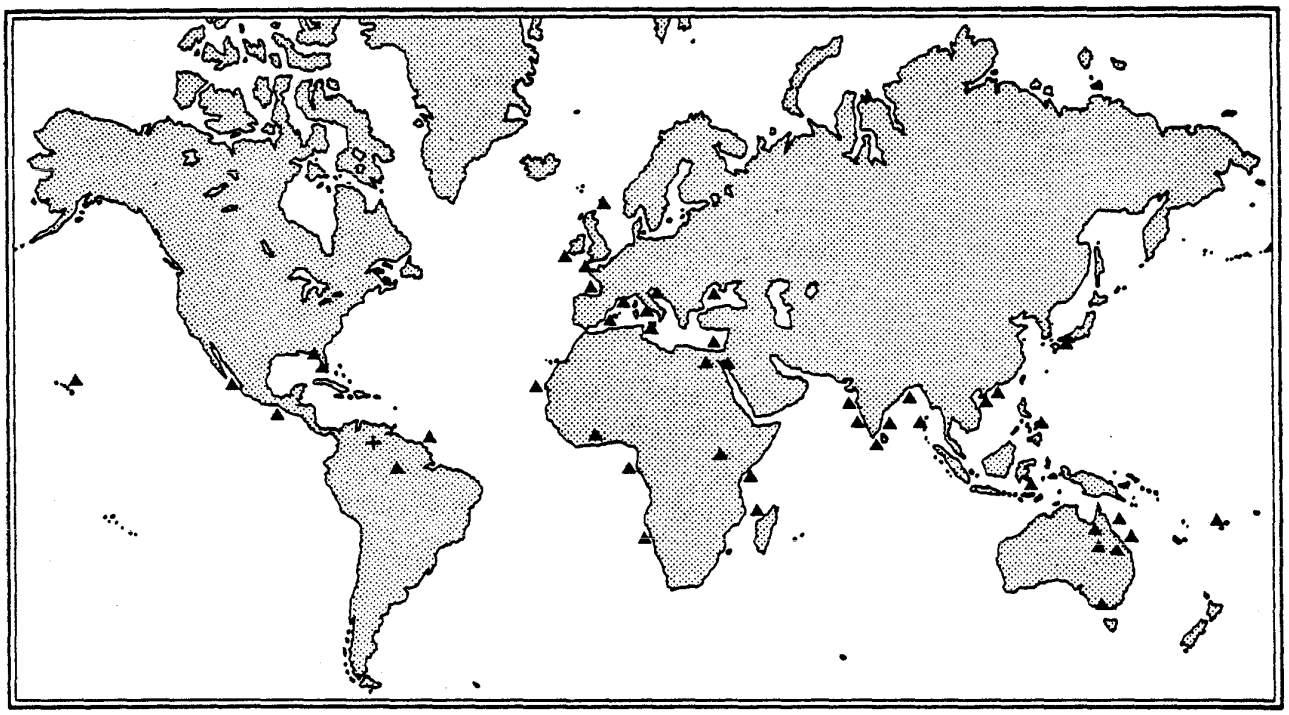


Fig. 191 - Distribution géographique de la sous-famille des *Diplectaninae.*

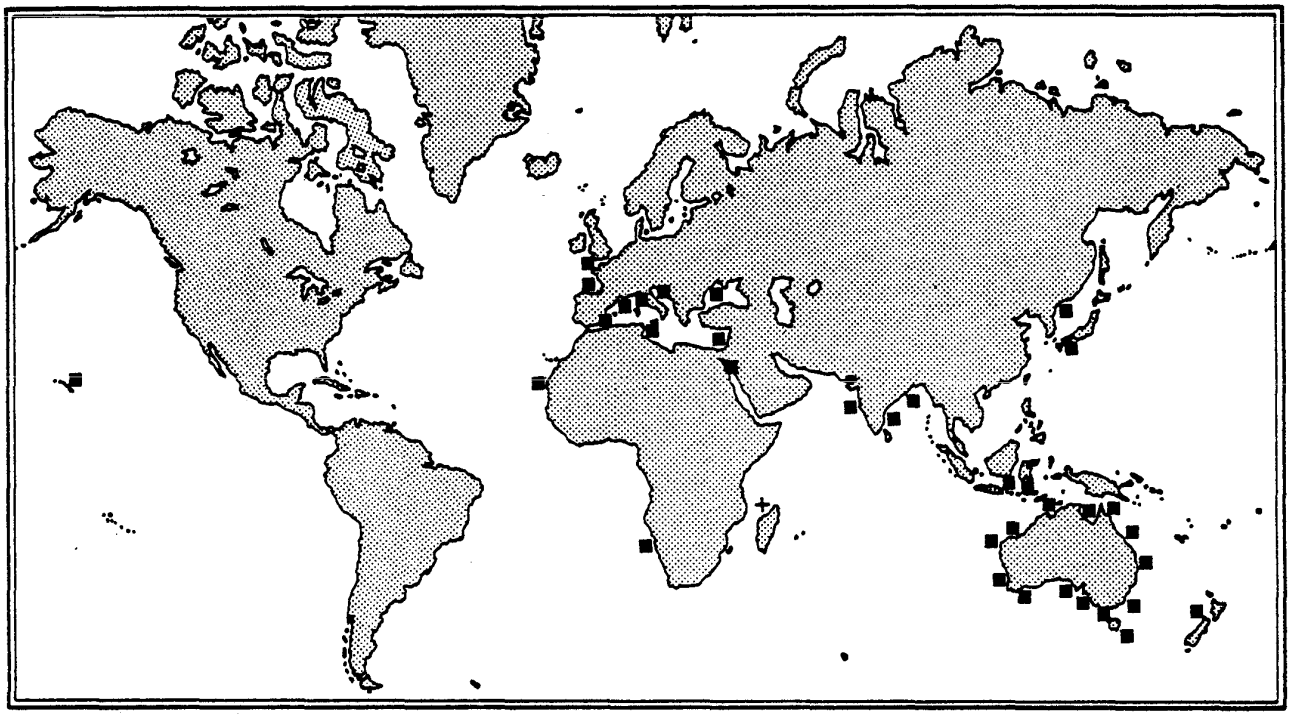


Fig. 192 - Distribution géographique de la sous-famille des *Lamellodiscinae.*

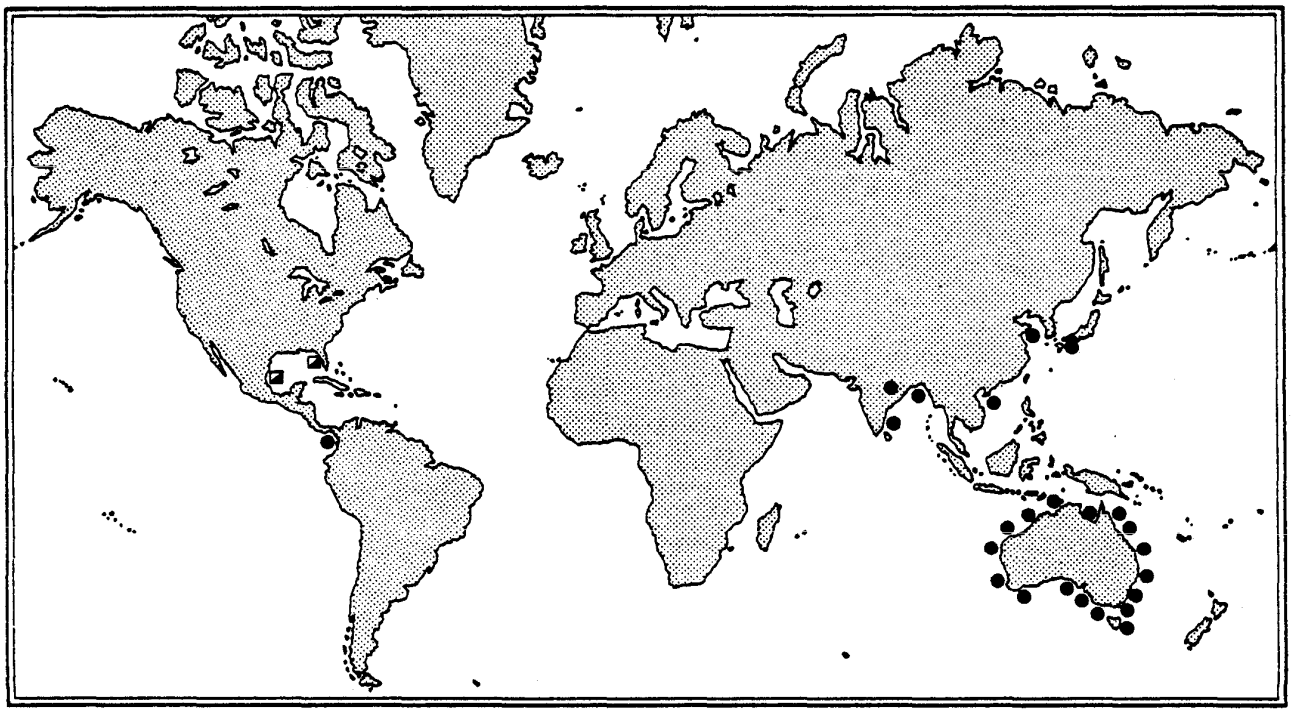


Fig. 193 - Localisation géographique de la sous-famille des *Rhabdosynochinae* (◪) et distribution géographique de la sous-famille des *Murraytrematoidinae* (●).

dans les Zones tempérées-chaudes et 2 dans les Zones boréales. Les espèces de cette sous-famille se distribuent entre 40° de latitude sud et 50° de latitude nord, mais elles sont inconnues sur les côtes de l'Amérique et quatre espèces seulement sont signalées sur les côtes ouest de l'Afrique (ALESHKINA, 1984; JUSTINE, 1985: 12 et 198). Cette aire de distribution est délimitée par l'isotherme 15°C dans l'hémisphère sud et par l'isotherme 12°C dans l'hémisphère nord.

Près des deux-tiers des espèces de *Lamellodiscinae* (32 espèces = 62,7%) sont localisées dans les Provinces des Zones tempérées-chaudes, 26 espèces (50,9%) sont localisées dans les Provinces des Zones tropicales et subtropicales et 4 espèces (7,8%) sont localisées dans la Zone boréale. Les *Lamellodiscinae* comptent 38 espèces (74,5%) endémiques dans une Province: 17 espèces (33,3%) dans les Zones tropicales et 21 espèces (41,2%) dans les Zones tempérées-chaudes.

La différence entre le nombre d'espèces des Zones tempérées-chaudes et celui des Zones tropicales et subtropicales n'est pas statistiquement significative. La sous-famille des *Lamellodiscinae* présente des affinités tropicales à tempérées-chaudes, que corroborent les affinités biogéographiques des hôtes.

L'aire de répartition relativement restreinte des *Lamellodiscinae* par rapport à celle des hôtes est vraisemblablement due à un manque de prospections, en particulier sur les côtes de l'Afrique où les hôtes connus et les hôtes potentiels (en particulier des *Sparidae*) sont nombreux (POLL, 1971; BAUCHOT *et al.*, 1971; BAUCHOT et SMITH, 1984). Le plus surprenant est l'absence des *Lamellodiscinae* sur les côtes de l'Amérique où l'on connait d'autres *Diplectanidae*. Là aussi des hôtes potentiels (dont certains appartiennent au genre *Diplodus*) sont présents et certains *Sparidae* examinés hébergeaient des Monogènes (HARGIS, 1956), mais pas de *Lamellodiscinae*.

D'après DE LA PAZ *et al.* (1973) les *Diplodus* américains dériveraient de *Diplodus sargus*. Pourquoi les *Lamellodiscinae* n'auraient-ils pas "suivi" leurs hôtes sur les côtes américaines? Les *Diplodus* sont des poissons littoraux. Leur souche commune a sans doute occupé en continuité les deux rives de l'Atlantique primitif tant que la profondeur le permettait. Par la suite cette souche aurait été coupée en deux faunes (orientale et occidentale) au moins à partir de l'ouverture définitive de l'Atlantique il y a 36 millions d'années (SLEATER et TAPSCOTT, 1979) et sans doute avant. On pourrait supposer que les *Lamellodiscinae* seraient apparus sur les côtes de l'Ancien Monde après la séparation de ces faunes, ce qui expliquerait leur absence sur les côtes atlantiques de l'Amérique.

4.4.3.3- **Biogéographie de la sous-famille des *Rhabdosynochinae*** (fig. 193; tab. 19)

Cette sous-famille est représentée par une seule espèce, seulement signalée chez *Centropomus undecimalis* sur les côtes du Golfe du Mexique (Floride et Texas).

4.4.3.4- **Biogéographie de la sous-famille des *Murraytrematoidinae*** (fig. 193; tab. 19)

Les 13 espèces marines de la sous-famille des *Murraytrematoidinae* sont localisées dans le domaine Indo-Pacifique entre 40° de latitude nord et 40° de latitude sud. Cette aire de distribution est délimitée par l'isotherme 15°C dans l'hémisphère sud et 10°C dans l'hémisphère nord:

- 10 espèces (76,9%) sont localisées dans les Provinces des Zones tropicales et subtropicales et 9 espèces (69,2%) sont endémiques dans une Province;
- 3 espèces (23,1%) sont localisées dans deux Provinces de la Zone tempérée-chaude et l'une d'elles est endémique dans la Province Pacifique nord-ouest;
- 1 espèce (7,7%) est endémique dans une Province (Pacifique nord-ouest) de la Zone boréale.

Compte-tenu du nombre d'espèces présentes dans les Zones tropicales et subtropicales, la sous-famille des *Murraytrematoidinae* parait avoir des affinités tropicales ou subtropicales et la capacité de s'étendre dans les zones boréales. Malgré la présence d'hôtes potentiels en Méditerranée et sur les côtes atlantiques de l'Europe et de l'Afrique, cette sous-famille est limitée à l'Océan Indien et à l'Océan Pacifique, peut-être à cause de la spécificité parasitaire des espèces qui la constituent.

4.4.4.- BIOGEOGRAPHIE DES GENRES DE *DIPLECTANINAE* MARINS

La réparition géographique des genres est généralement plus restreinte que celle des sous-familles.

4.4.4.1- **Biogéographie du genre *Diplectanum*** (fig. 194; tab. 19)

Le genre *Diplectanum* est le genre numériquement le plus important de la sous-famille des *Diplectaninae* et de la famille des *Diplectanidae*. Sa distribution géographique ressemble beaucoup à celle de la sous-famille dont elle diffère par son absence sur toute la côte ouest de l'Amérique. Ce genre est localisé entre 40° de latitude sud, 60° de latitude nord dans le domaine Atlantique et 35° de latitude nord dans le domaine Pacifique; son aire est délimitée par l'isotherme 10°C dans le domaine Atlantique et 15°C dans le domaine Pacifique.

Ce genre comprend 50 espèces (96,1%) endémiques dans une Province: 35 espèces (67,3%) dans une Province des Zones tropicales et 15 espèces (28,8%) dans une Province des Zones tempérées-chaudes. Deux espèces (3,8%) sont communes à deux types de Zones (tempérée-chaude et boréale pour l'une; tempérée-chaude et tropicale pour l'autre).

Le genre *Diplectanum* est aussi à dominance tropicale avec 36 espèces (69,2%) localisées dans cinq Provinces des Zones tropicales et seulement 17 espèces (32,7%) dans les Provinces des Zones tempérées-chaudes: toutefois son extension peut atteindre la Zone boréale (1 espèce = 1,9%). Ces affinités biogéographiques reflètent celles des familles-hôtes. La distribution des hôtes déborde très peu celle des parasites.

Les prospections que nous avons effectuées sur les côtes de France nous ont permis de trouver *Diplectanum aequans* et *Diplectanum laubieri* chez *Dicentrarchus labrax* dans la Manche et dans le Golfe du Lion. Dans le Golfe de Gascogne nous avons seulement récolté *Diplectanum aequans* chez cet hôte. L'absence de *Diplectanum laubieri* dans le Golfe de Gascogne paraît surprenante compte-tenu de l'échantillon d'hôtes examinés. Les résultats obtenus par RENAUD (1987, communication personnelle) dans l'étude des Bothriocéphales du Turbot, *Psetta maxima* (Linnaeus, 1758) peuvent servir de modèle pour envisager une explication.

Comme le rappelle QUIGNARD (1978), la faune ichthyologique de la Méditerranée a été marquée par les viscissitudes climato-géologiques, en particulier par les glaciations quaternaires. Les immigrants post-glaciaires (ou peut-être inter-glaciaires) subtropicaux (Région saharienne) représentent la majorité de la faune actuelle et sont surtout nombreux et abondants en Méditerranée méridionale et orientale. Les immigrants glaciaires à affinités boréales sont localisés ou abondants sur les côtes nord méditerranéennes.

Au cours des glaciations quaternaires, *Dicentrarchus labrax* et ses deux espèces de *Diplectanum* ont probablement dépassé vers le sud leur limite méridionale actuelle. L'élévation de température au post-glaciaire a pu éliminer *Diplectanum laubieri* dans les zones trop chaudes (d'après SILAN (1984: 245) cette espèce est moins résistance aux températures élevées). Cependant *Diplectanum laubieri* se serait maintenu dans la Manche et dans le Golfe du Lion que JACQUES *et al.* (1969) considèrent comme "une des régions les plus froides du bassin méditerranéen".

Cette hypothèse repose sur trois points d'observation seulement. Elle doit maintenant être étayée par des prospections plus nombreuses et une étude enzymologique des populations de *Dicentrarchus labrax*.

4.4.4.2- **Biogéographie du genre *Cycloplectanum*** (fig. 195; tab. 19)

Le genre *Cycloplectanum* est localisé entre le Tropique du Capricorne et 52° de latitude nord.

Sur les 15 espèces appartenant à ce genre que nous avons retenues dans cette étude, 3 espèces seulement (20%) sont localisées dans une Province tempérée-chaude (Province Atlanto-Méditerranéenne) et 12 espèces (80%) sont localisées dans des Provinces tropicales et subtropicales. Les affinités tropicales du genre *Cycloplectanum* paraissent nettement marquées comme celles de leurs

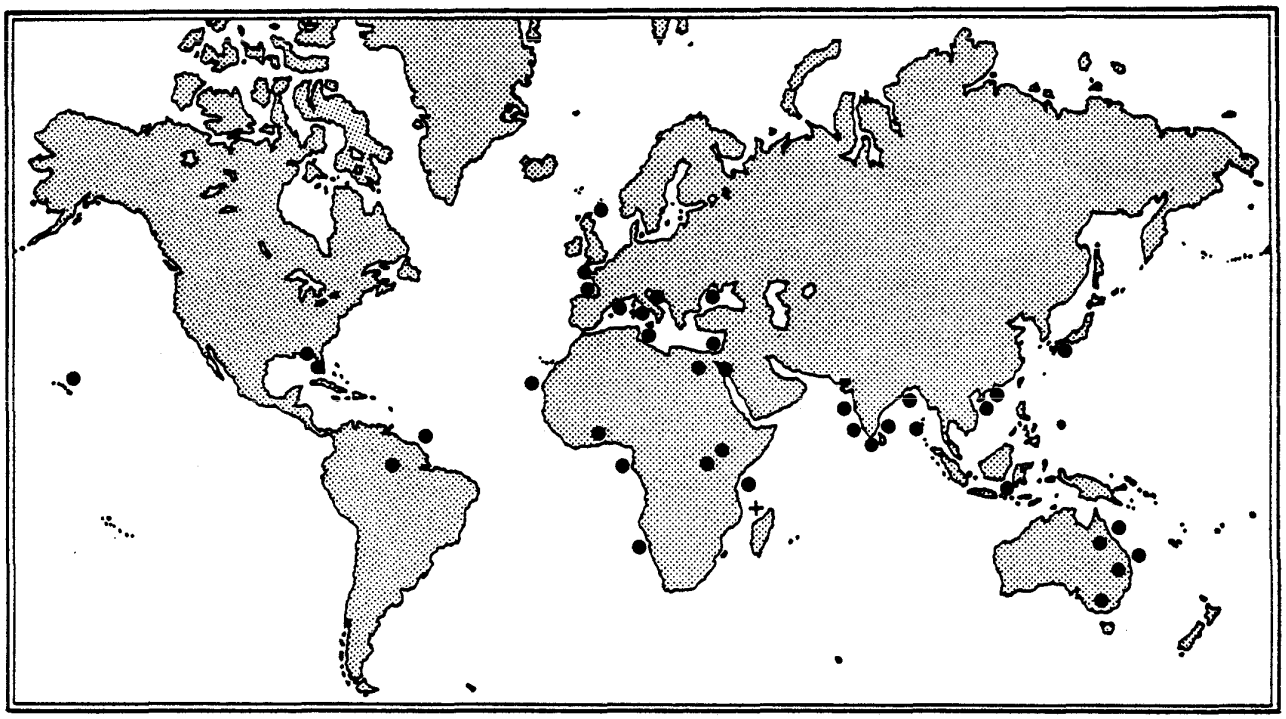


Fig. 194 - Distribution géographique du genre *Diplectanum*.

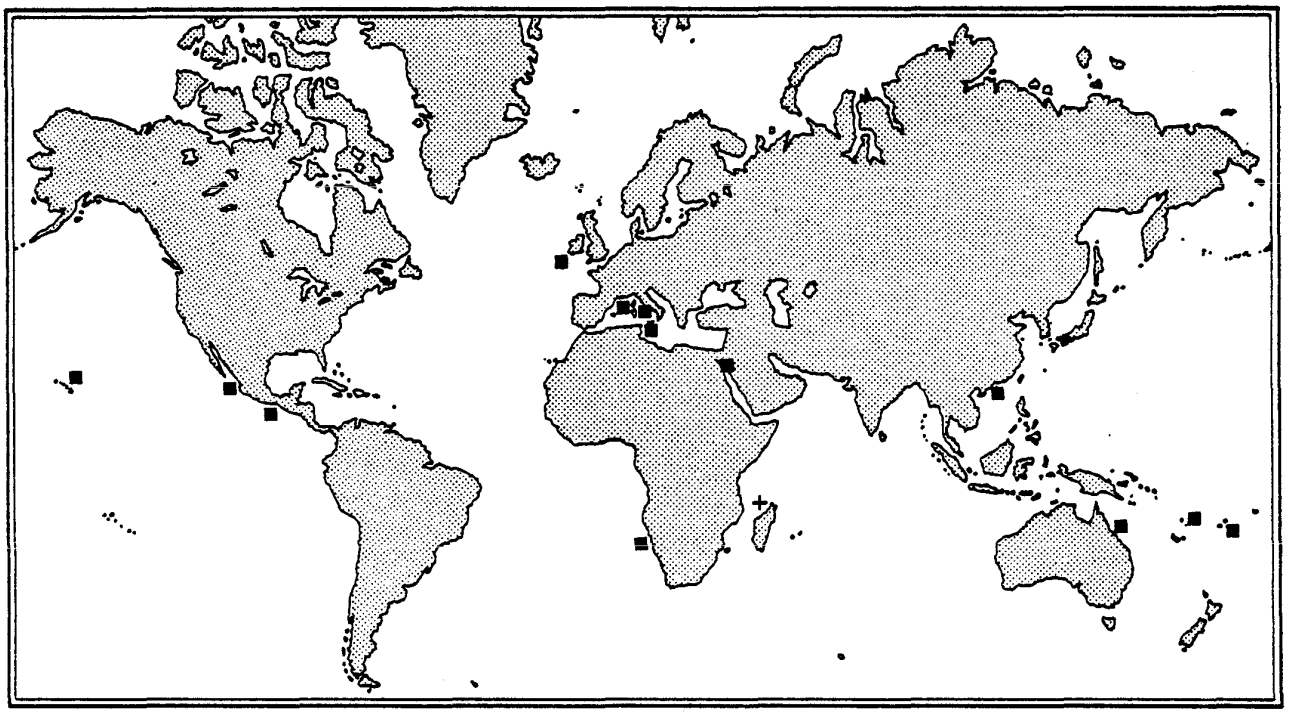


Fig. 195 - Distribution géographique du genre *Cycloplectanum*.

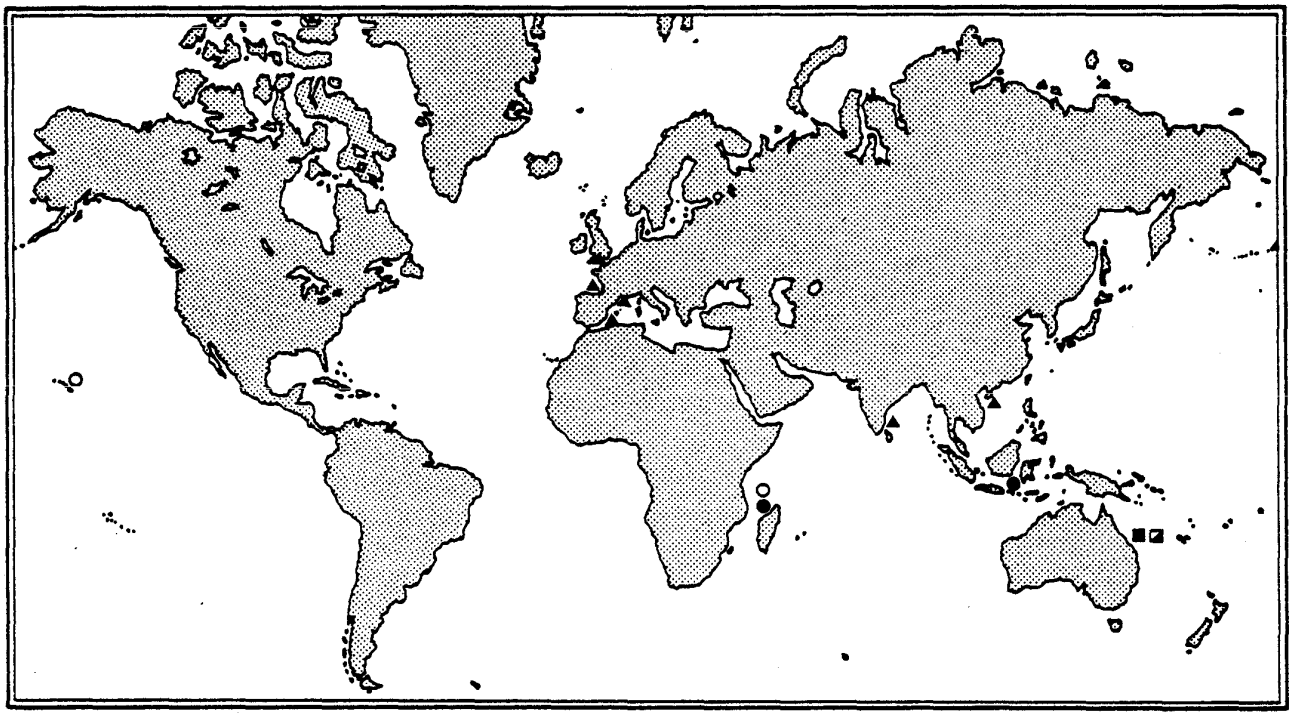


Fig. 196 - Distribution géographique des genres *Heteroplectanum* (○), *Latericaecum* (◪), *Monoplectanum* (■), *Pseudodiplectanum* (▲), *Pseudolamellodiscus* (●).

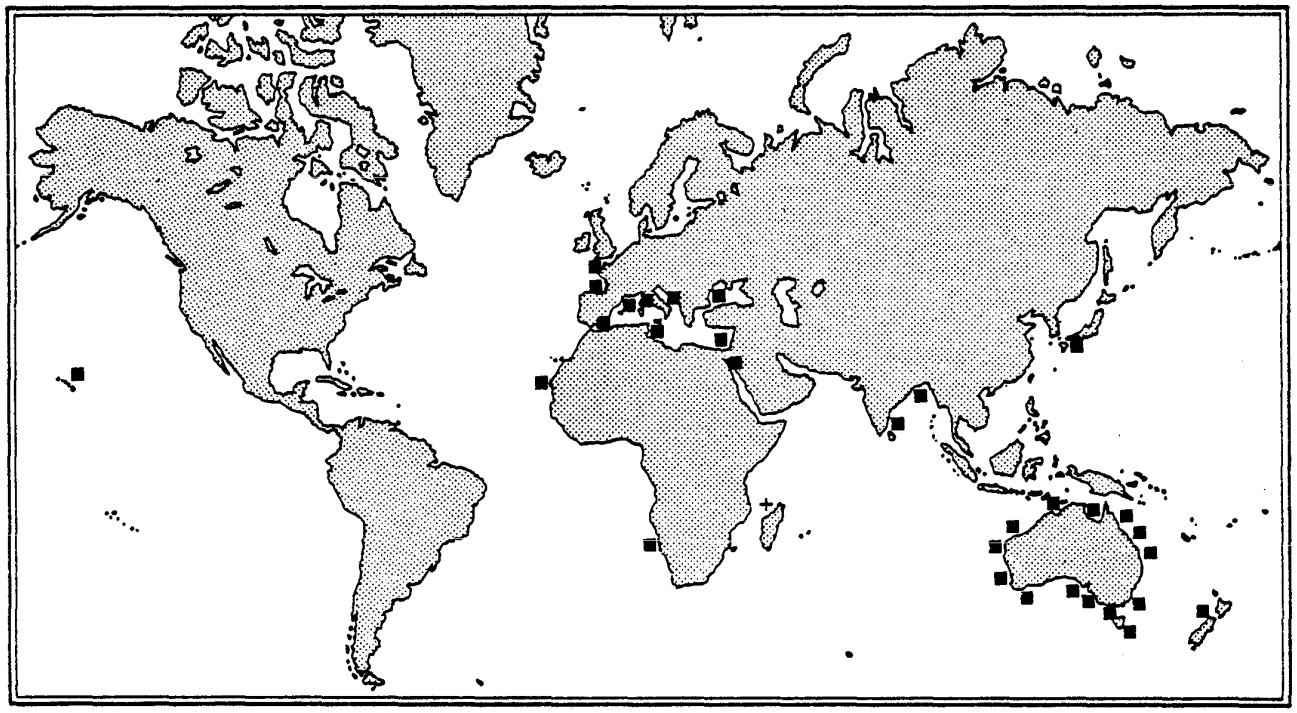


Fig. 197 - Distribution géographique du genre *Lamellodiscus*.

hôtes: 9 espèces (56,2%) sont parasites du genre *Epinephelus* considéré lui-même comme tropical (TORTONESE, 1954).

Ce genre est encore peu signalé sur les côtes de l'Afrique et sur les côtes de l'Amérique où les hôtes connus sont présents.

4.4.4.3- **Biogéographie du genre *Heteroplectanum*** (fig. 196; tab. 19)

Le genre *Heteroplectanum* est seulement connu aux îles Hawaii (YAMAGUTI, 1968) et à Madagascar (RAKOTOFIRINGA *et al.*, 1987) entre les Tropiques du Cancer et du Capricorne. Les affinités biogéographiques des hôtes en font un genre indo-pacifique qu'il sera possible de retrouver dans les Provinces de ce domaine où il vient d'être décrit. Une extension est à envisager puisque des hôtes potentiels appartenant au genre-hôte *Kyphosus* sont connus en Afrique, en Amérique centrale et même en Méditerranée.

4.4.4.4- **Biogéographie du genre *Pseudodiplectanum*** (fig. 196; tab. 19)

Le genre *Pseudodiplectanum* est connu dans l'hémisphère nord, de l'Equateur à 50° de latitude nord, dans les Zones tempérées-chaudes (2 espèces dans la Province Atlanto-Méditerranée) et dans les Zones tropicales et subtropicales (3 espèces dans la Province Pacifique ouest dont une est également présente dans la Province Océan Indien). Dans cette aire de distribution, assez vaste et actuellement limitée aux côtes de l'Ancien Monde, la température des eaux peut varier, selon les sites, de 12°C à 26°C. Nous ne connaissons pas d'hôtes, connus ou potentiels, sur les côtes de l'Amérique.

La morphologie du pénis des espèces du genre *Pseudodiplectanum* nous a permis de distinguer deux types morphologiques. Chacun d'eux a une localisation géographique propre: le type *gibsoni* est localisé dans la Province Atlanto-Méditerranéenne et le type *cynoglossum* (spiralé) est Indo-Pacifique.

4.4.4.5- **Biogéographie du genre *Pseudolamellodiscus*** (fig. 196; tab. 19)

Le genre *Pseudolamellodiscus* est seulement connu aux îles Célèbes (YAMAGUTI, 1953) et à Madagascar (RAKOTOFIRINGA et MAILLARD, 1979), c'est-à-dire dans le domaine Indo-Pacifique où la température des eaux dépasse 26°C. La famille-hôte, les *Sphyraenidae*, présente également des affinités tropicales et subtropicales. L'une des espèces-hôtes, *Sphyraena barracuda*, est signalée dans l'Atlantique tropical (Afrique et Amérique centrale) où elle n'a pas été examinée pour la recherche des *Diplectanidae*, et aux îles Hawaii où elle ne semble pas être parasitée (YAMAGUTI, 1965: 87 et 1968: 198). D'autres hôtes potentiels ont été étudiés, mais sans résultat, sur les côtes de l'Indé (RAMALINGAM, 1953; CHAUHAN, 1954: 206), de l'Australie (YOUNG, 1969), de l'Afrique occidentale (JUSTINE, 1985: 208), en Méditerranée (EUZET et TRILLES, 1960), aux îles Hawaii (YAMAGUTI, 1968: 198). *Sphyraena flavicauda* héberge deux espèces du genre *Diplectanum* en Mer Rouge et une sur la côte du Kenya (OLIVER et PAPERNA, 1984). Le canal du Mozambique constituerait-il une barrière biogéographique pour le genre *Pseudolamellodiscus*? La biogéographie de ce genre pourrait être la conséquence d'une spécificité parasitaire oioxème et/ou de l'absence d'examen des hôtes (*Sphyraena barracuda* a-t-il été disséqué en nombre suffisant pour affirmer son absence aux îles Hawaii?).

4.4.4.6-**Biogéographie des genres *Latericaecum* et *Monoplectanum*** (fig. 196; tab. 19)

Les genres *Latericaecum* et *Monoplectanum* sont représentés chacun par une espèce, signalées une seule fois chez un seul hôte sur la côte australienne du Pacifique. L'extension des hôtes potentiels couvre le domaine Indo-Pacifique pour les deux espèces et s'étend à toute l'Afrique, l'Amérique centrale et la Méditerranée pour *Latericaecum pearsoni* parasite de *Sphyraena obtusata*. Comme nous l'avons vu au chapitre précédent, la spécificité parasitaire est susceptible de restreindre l'extension géographique de ces parasites.

4.4.5.- BIOGEOGRAPHIE DES GENRES DE *LAMELLODISCINAE*

Les genres de *Lamellodiscinae* ont une extension géographique souvent plus limitée que la sous-famille.

4.4.5.1- Biogéographie du genre *Lamellodiscus* (fig. 197; tab. 19)

Le genre *Lamellodiscus* est le genre le plus riche en espèces de la sous-famille des *Lamellodiscinae*. Sa distribution géographique ressemble beaucoup à celle de la sous-famille.

Sur 36 espèces appartenant au genre *Lamellodiscus*:
– 29 espèces (80,5%) sont localisées dans les zones tempérées-chaudes,
– 14 espèces (38,9%) sont localisées dans les zones tropicales et subtropicales,
– 4 espèces (11,1%) sont localisées dans la zone boréale.

Contrairement à tous les autres genres de *Diplectanidae*, le genre *Lamellodiscus* est à prédominance tempérée-chaude avec 29 espèces (80,5%) dont 18 espèces (50%) spécifiques dans ces Provinces; il présente cependant une nette extension dans les zones tropicales et subtropicales (38,9%). Les recherches intensives dont le genre *Lamellodiscus* a été l'objet dans la Province Atlanto-Méditerranéenne expliquent en partie le nombre important d'espèces décrites dans cette Province. La prédominance de ce genre dans les eaux tempérées-chaudes ne peut donc être définitivement établie: les affinités biogéographiques de la famille-hôte principale, les *Sparidae*, ainsi que les découvertes d'espèces nouvelles effectuées sur les côtes d'Australie (ROUBAL, 1981; BYRNES, 1987) incitent à considérer cette distribution comme provisoire. Les remarques que nous avons faites à propos de l'absence de la sous-famille des *Lamellodiscinae* sur les côtes de l'Amérique s'appliquent également au genre *Lamellodiscus*.

4.4.5.2- Biogéographie du genre *Calydiscoides* (fig. 198; tab. 19)

Le genre *Calydiscoides* est un genre Indo-Pacifique dont l'aire de distribution est limitée par les Tropiques du Cancer et du Capricorne. On le rencontre dans les Provinces tropicales Pacifique ouest et Océan Indien où la température des eaux dépasse 22°C.

Les affinités tropicales de ce genre paraissent nettes, comme le confirment les affinités biogéographiques des hôtes qui appartiennent aux familles des *Lethrinidae* et des *Nemipteridae*, également localisées dans le domaine Indo-Pacifique.

4.4.5.3- Biogéographie du genre *Protolamellodiscus* (fig. 198; tab. 19)

Le genre *Protolamellodiscus* est représenté par trois espèces: deux dans le domaine méditerranéen (Golfe du Lion et côtes de Tunisie pour l'une; Golfe du Lion et Mer Adriatique pour l'autre) et une dans la Mer de Java. On est tenté de voir dans ces aires disjointes, aux deux extrémités de l'ancienne Méditerranée géologique, une "distribution mésogéenne" comme l'a reconnue ARAMBOURG (1943) pour plusieurs genres de poissons.

L'extension géographique de ce genre pourrait être plus importante puisque plusieurs hôtes connus sont signalés sur la côte ouest de l'Afrique (BAUCHOT *et al.*, 1981; SMITH, 1981). Les deux aires de répartition sont reliées par des hôtes potentiels dont certains existent aussi sur les côtes atlantiques de l'Amérique.

4.4.5.4- Biogéographie des genres *Furnestinia* et *Telegamatrix* (fig. 199; tab. 19)

Le genre *Furnestinia* semble avoir des affinités tempérées-chaudes. Il est spécifique de *Sparus auratus* et endémique de la Province Atlanto-Méditerranéenne où il a été signalé en plusieurs points, sauf sur les côtes africaines vraisemblablement à cause de l'absence de recherche.

Le genre *Telegamatrix* est un genre indo-pacifique observé sur les côtes de l'Inde et en Mer de Chine méridionale.

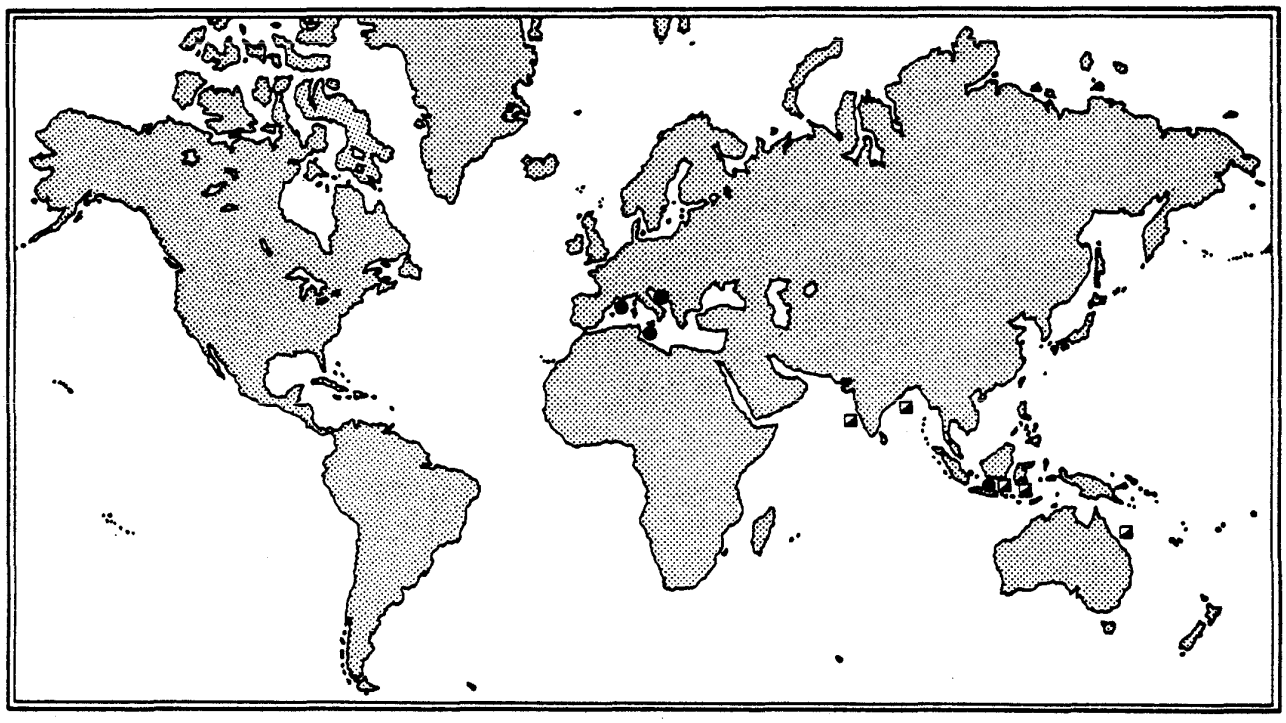


Fig. 198 - Distribution géographique des genres *Calydiscoides* (■) et *Protolamellodiscus* (●).

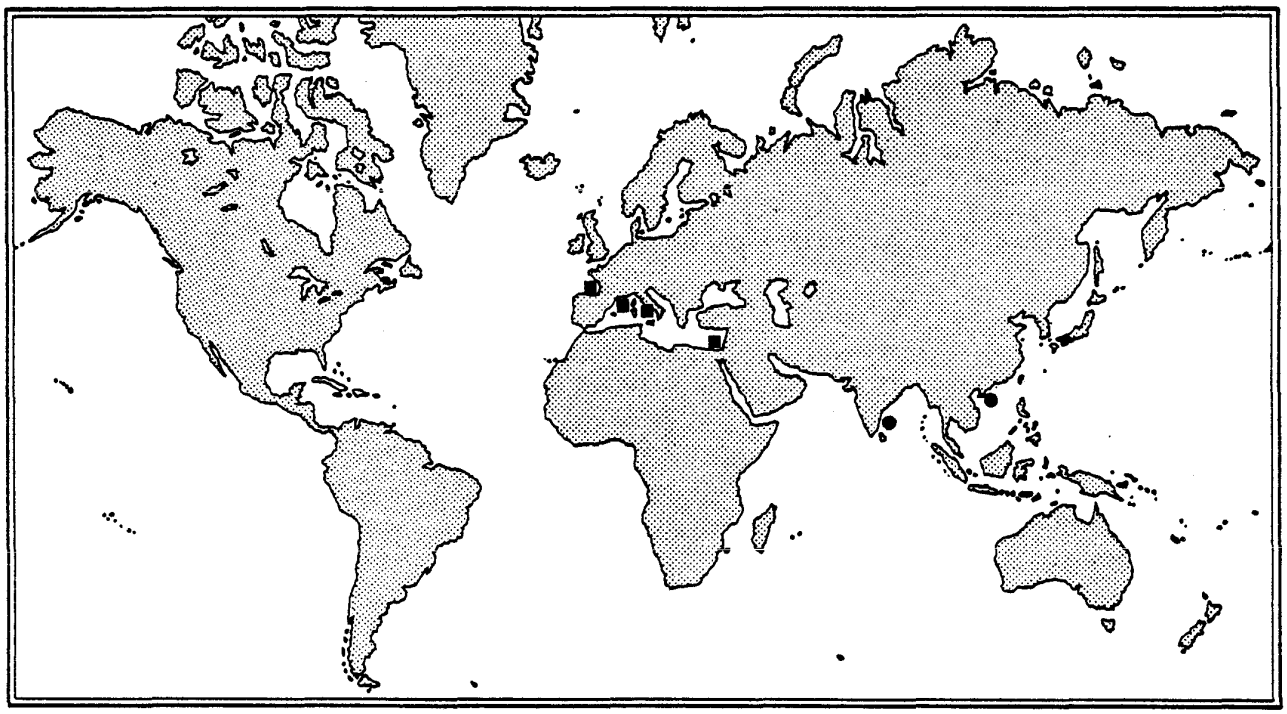


Fig. 199 - Distribution géographique des genres *Furnestinia* (■) et *Telegamatrix* (●).

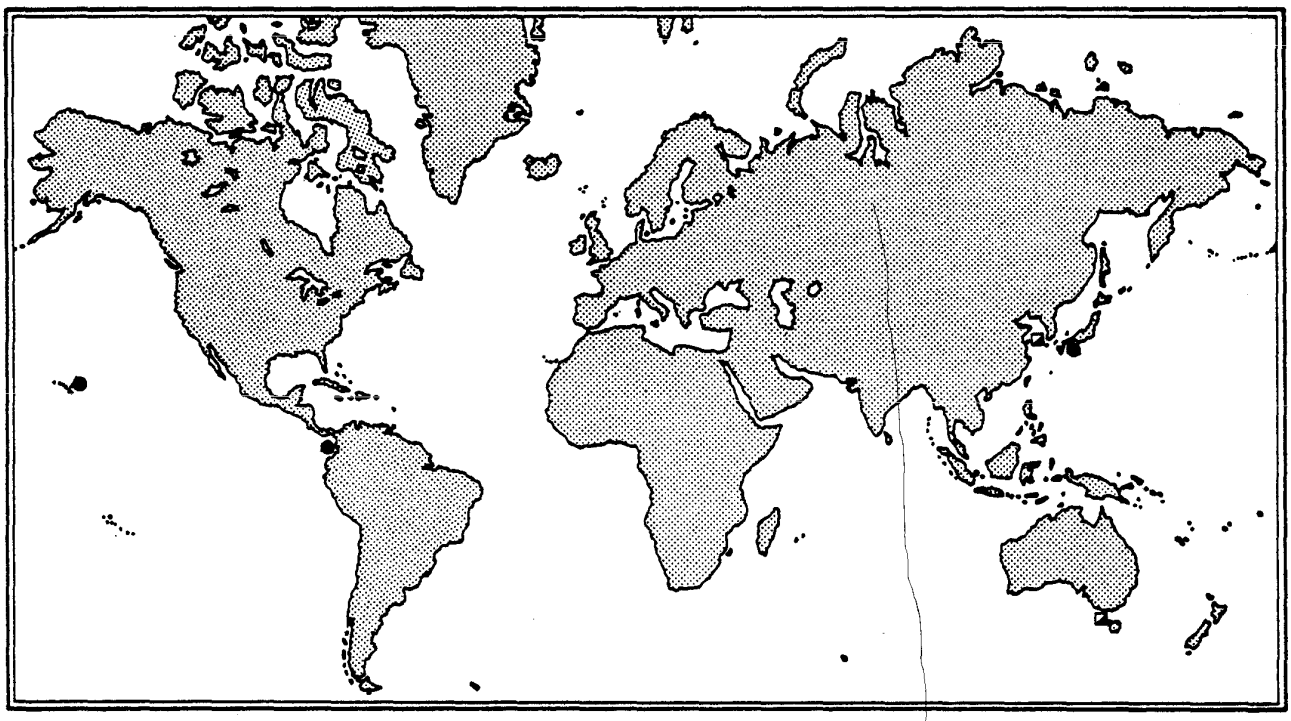


Fig. 200 - Distribution géographique des genres *Murraytrematoides* (●) et *Murraytrema* (◪).

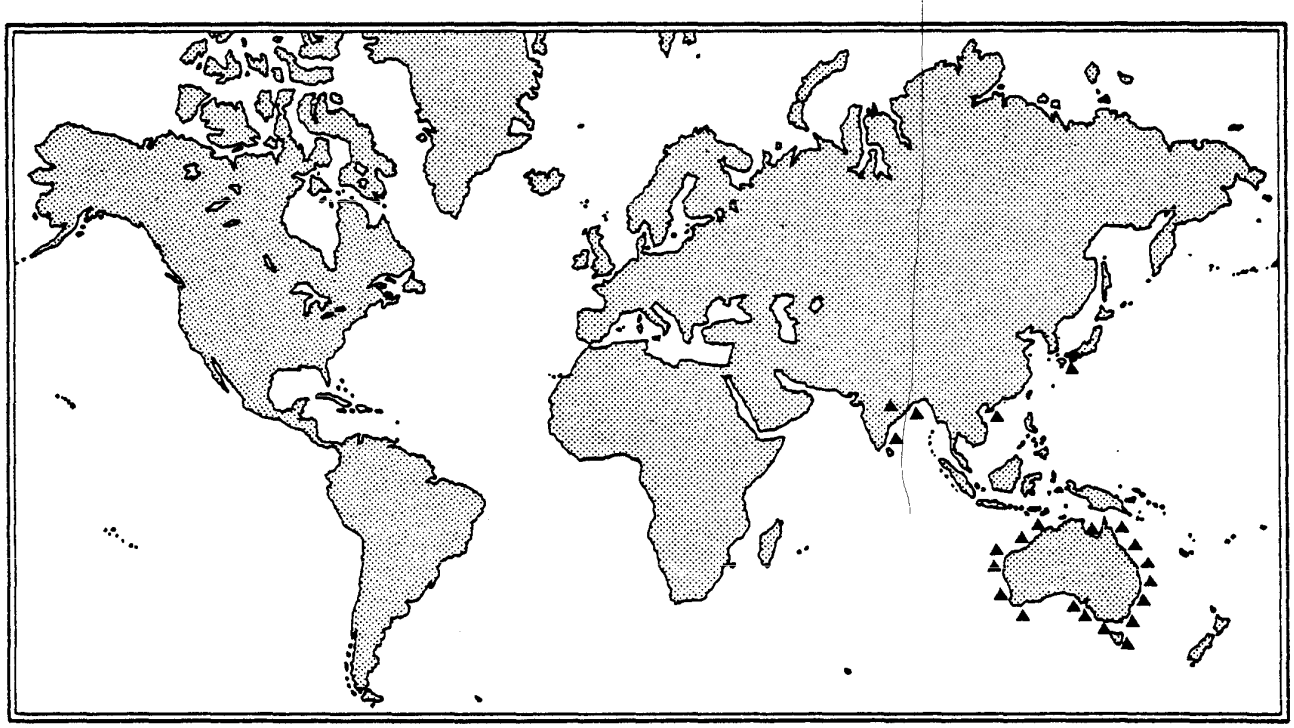


Fig. 201 - Distribution géographique du genre *Lobotrema*.

4.4.6.- BIOGEOGRAPHIE DES GENRES DE *RHABDOSYNOCHINAE* ET DE *MURRAYTREMATOIDINAE*

Le genre *Rhabdosynochus* a été signalé en deux points seulement des côtes de Floride et du Texas (fig. 193), dans la partie septentrionale de l'aire de répartition de son hôte: *Centropomus undecimalis*.

Le genre *Murraytrematoides* est connu autour de l'Océan Pacifique (fig. 200). Ses hôtes sont signalés dans les Provinces Indo-Pacifique où il sera probablement possible de la retrouver.

Les genres *Murraytrema* et *Lobotrema* (fig. 200 et 201) sont Indo-Pacifiques. Ce fait parait assez bien établi pour le genre *Lobotrema* dont nous avons constaté l'absence chez des hôtes potentiels dans la Province Atlanto-Méditerranéenne.

4.4.7.-BIOGEOGRAPHIE DES *DIPLECTANIDAE* DE LA PROVINCE ATLANTO-MEDITERRANENNE (tab. 20)

La province Atlanto-Méditerranéenne est située entre 20° et 55° de latitude nord et enserrée par les isothermes 12°C et 21°C. Les *Diplectanidae* y sont signalés entre 30° et 52° de latitude nord. Seules la sous-famille des *Diplectaninae* avec 19 espèces (21,8%) et la sous-famille des *Lamellodiscinae* avec 23 espèces (45,1%) sont représentées dans cette Province par 3 genres chacune: les genres *Diplectanum* (14 espèces = 28%), *Cycloplectanum* (3 espèces = 20%) et *Pseudodiplectanum* (2 espèces = 28,6%) pour la première; les genres *Lamellodiscus* (20 espèces = 55,5%), *Furnestinia* (espèce unique) et *Protolamellodiscus* (2 espèces = 66,6%) pour la seconde.

Aucune observation n'a été signalée dans les Régions Ibéro-Marocaine et Saharienne où les *Diplectanidae* se semblent pas avoit été particulièrement recherchés.

Dans la Province Atlanto-Méditerranéenne, 36 espèces de *Diplectanidae* présentes (85,7%) sont endémiques. Au contraire, *Diplectanum aequans* étend sa distribution dans la Province boréale comme l'un de ses hôtes: *Dicentrarchus labrax*. *Diplectanum banyulense, Lamellodiscus elegans, Lamellodiscus ergensi* et *Lamellodiscus ignoratus* sont encore présents sur leurs hôtes respectifs dans la Province guinéenne en Zone sub-tropicale.

Des différences ont été relevées entre les quatre Régions de la Province Atlanto-Méditerranéenne. Certaines sont la conséquence du trop petit nombre d'hôtes étudiés. Par exemple l'absence de *Protolamellodiscus serranelli* dans la Région Celto-Armoricaine (Golfe de Gascogne) n'est pas significative car deux individus-hôtes seulement ont été disséqués. Il en est de même pour l'absence de *Diplectanum labourgi* dans la Région Méditerranéenne (Bassin occidental: Golfe du Lion) où trois individus-hôtes ont été examinés. Par contre l'absence de *Diplectanum simile* chez *Argyrosomus regius* (31 individus dont 16 de longueur totale supérieure à 20cm) ainsi que l'absence de *Diplectanum melvillei* et *Diplectanum nagibinae* chez *Umbrina cirrosa* (8 individus dont 7 de longueur totale supérieure à 25cm) dans la Région celto-Armoricaine (Golfe de Gascogne) ont probablement une signfication que nous allons examiner ci-après.

4.4.8.-LES *DIPLECTANIDAE* "MARQUEURS BIOLOGIQUES"

Plusieurs auteurs ont signalé ou démontré la possibilité d'utiliser des parasites comme "marqueurs biologiques" permettant d'identifier des populations de poissons ou de déterminer leur origine géographique (HARGIS, 1958; ALONCLE et DELAPORTE, 1970); MARGOLIS, 1963-1965 et KABATA et HO, 1981, cités par ROHDE, 1984b). Du fait de leur spécificité parasitaire, souvent oioxène, les Monogènes peuvent constituer, en plus, des "marqueurs taxinomiques" de leurs hôtes (HARGIS, 1955; LAWLER, 1981: 372-374; LAMBERT et ROMAND, 1984). Pour les mêmes raisons les *Diplectanidae* sont susceptibles, dans certains cas, de fournir des résultats comparables (OLIVER, 1982) (tab. 21).

Dans le Golfe de Gascogne, *Umbrina cirrosa* héberge trois espèces du genre *Diplectanum*: *Diplectanum aculeatum, Diplectanum chabaudi* et *Diplectanum grassei*. Dans la lagune de Bardawil (Méditerranée orientale) ce poisson héberge en plus, deux autres espèces (OLIVER et PAPERNA, 1984): *Diplectanum melvillei* et *Diplectanum nagibinae*; cependant *Microcotyle pancerii* Sonsino,

Tab. 20 - Distribution biogéographique des *Diplectanidae* de la Province Atlanto-Méditerranéenne.

	PROVINCE BOREALE	PROVINCE ATLANTO-MEDITERRANEENNE						TOTAL
		Région Celto-Armoricaine	Région Ibéro-Marocaine	Région saharienne	Région Méditerranéenne Bassin occidental	Région Méditerranéenne Bassin oriental	Région Pontique	
DIPLECTANIDAE	1 2,4 %	29 69 %	?	?	29 69 %	27 64,3 %	5 11,9 %	42
DIPLECTANINAE	1 5,2 %	12 63,1 %	?	?	10 52,6 %	13 68,4 %	2 10,5 %	19 45,2 %
Diplectanum	1 7,1 %	10 71,4 %			5 35,7 %	12 85,7 %	2 14,2 %	14 33,3 %
Cycloplectanum		1 -			3 -	1 -		3 7,1 %
Pseudodiplectanum		1 -			2 -			2 4,7 %
LAMELLODISCINAE	0 -	17 73,9 %	?	?	19 82,6 %	14 60,8 %	3 13 %	23 54,7 %
Lamellodiscus		16 80 %			16 80 %	11 55 %	2 10 %	20 47,6 %
Furnestinia		1 -			1 -	1 -		1 2,4 %
Protolamellodiscus					2 -	2 -		2 4,8 %

Tab. 21 - Spectre parasitaire d'*Umbrina cirrosa* et *Argyrosomus regius* dans le Golfe de Gascogne (Atlantique oriental) et dans la lagune de Bardawil (Méditerranée orientale).

Hôtes	Parasites	Golfe de Gascogne	Lagune de Bardawil
Argyrosomus regius	*Diplectanum bocqueti*	+	+
	Diplectanum dollfusi	+	+
	Diplectanum sciaenae	+	+
	Diplectanum simile		+
	Calceostoma calceostoma	+	+
	Ancyrocephalidae		+
Umbrina cirrosa	*Diplectanum aculeatum*	+	+
	Diplectanum chabaudi	+	+
	Diplectanum grassei	+	+
	Diplectanum melvillei		+
	Diplectanum nagibinae		+
	Microcotyle pancerii	+	?

1891 n'a pas été retrouvé dans ce biotope alors que KTARI (1970) le signale chez le même hôte dans le Golfe de Tunis et sur les côtes marocaines de l'Atlantique et que nous l'avons récolté dans le Golfe de Gascogne chez le même poisson.

Argyrosomus regius héberge trois espèces du genre *Diplectanum* dans le Golfe de Gascogne: *Diplectanum bocqueti, Diplectanum dollfusi* et *Diplectanum sciaenae*. Dans la lagune de Bardawil, ce poisson héberge les mêmes espèces plus *Diplectanum simile* ainsi qu'une espèce indéterminée d'*Ancyrocephalidae* Bychowsky et Nagibina, 1978. Un autre Monogène, *Calceostoma calceostoma* (Wagener, 1857), est présent dans les deux stations.

L'étude des otolithes d'*Argyrosomus regius* a permis à TIXERANT (1974: 96-100) de démontrer l'existence de deux races dont il n'a pu déterminer la zone de contact: l'une sur les côtes de Mauritanie, l'autre dans le Golfe de Gascogne. Sur les côtes de Mauritanie cet auteur a trouvé quelques individus se différenciant de l'ensemble de la population par quelques caractères et suppose qu'ils sont d'origine méditerranéenne.

La différence du spectre parasitaire d'*Argyrosomus regius* entre le Golfe de Gascogne et la Méditerranée orientale traduit probablement une différence (biochimique, immunologique, physiologique?) entre ces deux populations. Il en est peut-être de même pour *Umbrina cirrosa.*

4.4.9.- DISCUSSION ET CONCLUSION

Au total, sur 168 espèces de *Diplectanidae*, 118 espèces (70,2%) sont localisées dans les Provinces tropicales et subtropicales. Sur 17 genres, 11 (64,7%) sont entièrement ou majoritairement constitués d'espèces à affinités tropicales et subtropicales. Les *Diplectanidae* représentent une famille à affinités tropicales ou subtropicales, au moins pour la majorité des espèces, les autres espèces ayant des affinités tropicales à tempérées-chaudes pour la plupart ou exceptionnellement tempérées-chaudes à boréales pour six d'entre elles. Ces affinités biogéographiques ainsi que la répartition géographique concordent généralement avec celles des hôtes. Il faut noter l'absence de *Lamellodiscinae* chez les *Sparidae* des côtes de l'Amérique.

La Province Atlanto-Méditerranéenne est caractérisée par une grande abondance de *Lamellodiscinae* (45,1% des espèces de cette sous-famille) et surtout de *Lamellodiscus* (55,5% des espèces du genre). Cette abondance est peut-être dûe à une recherche intensive de ces parasites. Cette Province se caractérise également par l'endémisme de *Furnestinia echeneis* (endémisme lié à la répartition de l'hôte: *Sparus auratus*) et de toutes les espèces de *Diplectanum* présentes, sauf *Diplectanum aequans* et *Diplectanum banyulense.*

Les distributions biogéographiques que nous avons décrites ont été établies à partir des données actuellement disponibles qui ne peuvent être considérées comme exhaustives; en effet, les *Diplectanidae* n'ont pas été recherchés chez tous leurs hôtes respectifs et dans toute l'aire de distribution de ces derniers comme le démontrent les exemples suivants:

- *Diplectanum aequans* est connu en Méditerranée, en Atlantique et dans la Manche (du Golfe de Gascogne à l'Ecosse). Or l'aire de distribution de l'un de ses hôtes, *Dicentrarchus labrax*, s'étend du Sénégal à la Norvège, pénètre dans la Mer Baltique et comprend aussi la Méditerranée et la Mer Noire (TORTONESE, 1954 et 1973; SMITH, 1981a).

- *Protolamellodiscus serranelli* est seulement connu dans le Golfe du Lion, sur les côtes de Tunisie et en Adriatique, alors que ses hôtes (*Serranus cabrilla, Serranus hepatus* et *Serranus scriba*) sont présents dans toute la Méditerranée (TORTONESE, 1954 et 1973) et dans l'Atlantique, de la Manche à l'Afrique du Sud pour *Serranus scriba*, du Portugal au Sénégal pour *Serranus hepatus* (SMITH, 1981b).

- Les *Cycloplectanum* parasites d'*Epinephelus guaza* sont seulement signalés dans le Golfe du Lion et la baie de Naples pour *Cycloplectanum beverleyburtonae*, dans le Golfe du Lion et les côtes de Tunisie pour *Cycloplectanum echinophallus*, dans le Golfe du Lion et les côtes d'Irlande pour *Cycloplectanum riouxi*, tandis que l'hôte est présent dans toute la Méditerranée

et, en Atlantique, de l'Irlande à l'Afrique du Sud et de la Guyane au Brésil (TORTONESE, 1954 et 1973; SMITH, 1981b).

- La plupart des *Sparidae* hôtes de *Lamellodiscinae* dans le Golfe de Gascogne et dans le Golfe du Lion, sont présents sur la côte ouest de l'Afrique (BAUCHOT *et al.*, 1981), ainsi que les *Sciaenidae* hôtes de *Diplectanum* (CHAO et TREWAVAS, 1981), mais ces poissons n'ont presque pas été examinés.

De nombreuses espèces de *Diplectanidae* sont actuellement connues en un seul ou un petit nombre de points de l'aire d'extension des hôtes respectifs. Il faudrait les rechercher dans les parties extrêmes de l'aire de distribution des hôtes (où la densité de ces derniers est généralement faible) pour déterminer si leur présence est uniquement liée à celle des hôtes ou si elle est conditionnée par des facteurs limitants qui leur sont spécifiques. Il serait sans doute intéressant d'examiner les *Dicentrarchus labrax* de la Baltique.

La superposition de la répartition du parasite et de l'hôte est marquée pour quelques espèces. La découverte récente de *Diplectanum banyulense* chez *Umbrina canariensis* sur les côtes d'Afrique du sud-ouest (ALESHKINA, 1984) pourrait laisser supposer que l'hôte constitue le facteur primordial puisque ce couple hôte-parasite est connu à peu près aux deux extrémités de l'aire de distribution du poisson. *Lamellodiscus coronatus* est présent chez *Diplodus cervinus* dans le Golfe du Lion et dans le Golfe de Gascogne qui représentent les limites septentrionales de ce poisson (OLIVER, 1967 et 1975). JUSTINE (1985: 198) signale la présence de *Lamellodiscus elegans, Lamellodiscus ergensi* et *Lamellodiscus ignoratus* chez *Diplodus sargus cadenati* à Dakar (Sénégal) qui constitue la limite méridionale de ce poisson (BAUCHOT *et al.*, 1981).

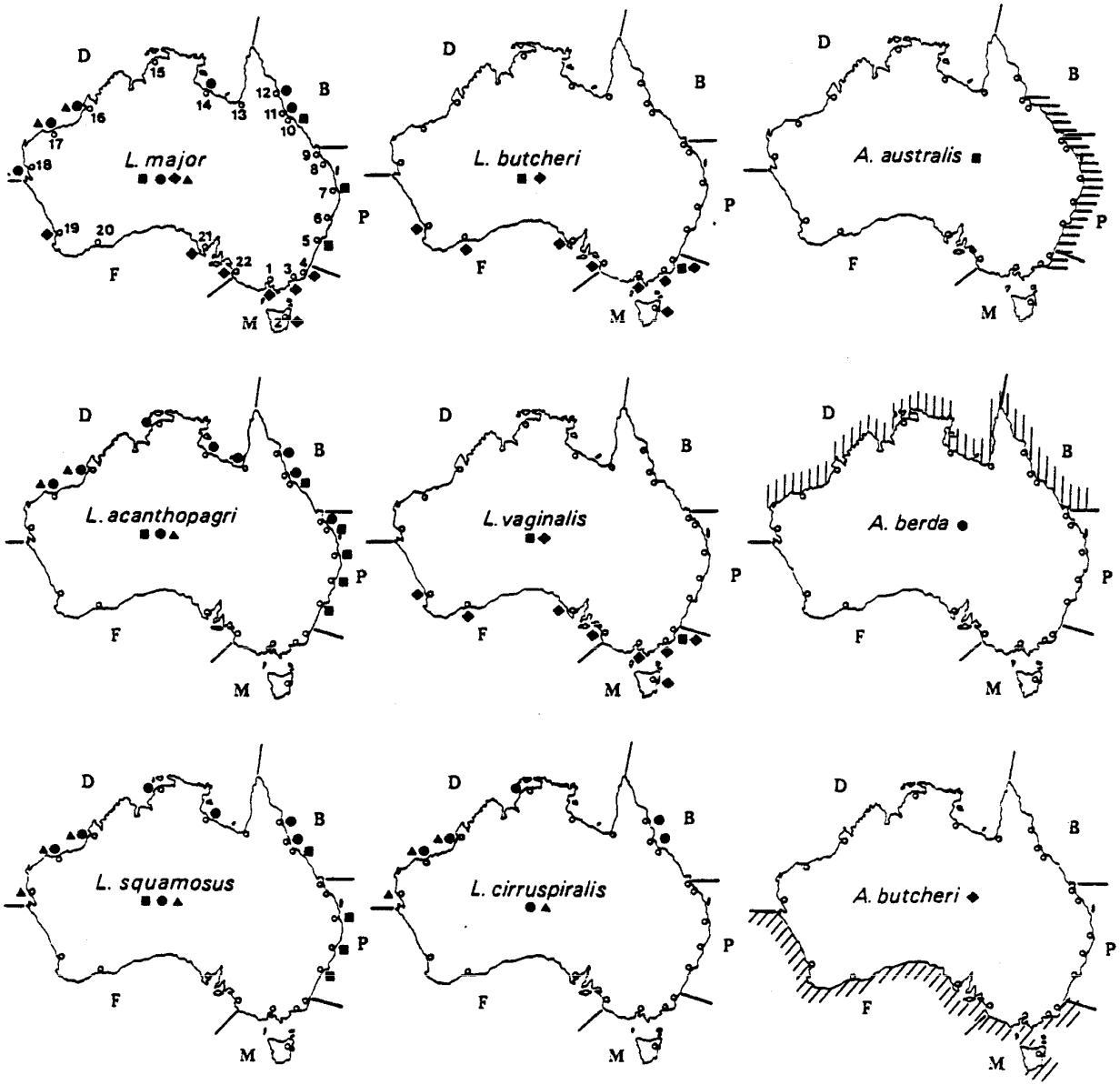
La répartition géographique des espèces du genre *Lamellodiscus* sur les côtes australiennes (BYRNES, 1987) apporte, selon les espèces, des arguments favorables ou non à cette hypothèse (fig. 202):

- *Lamellodiscus major, Lamellodiscus acanthopagri, Lamellodiscus squamosus* et *Lamellodiscus cirruspiralis* ont une répartition géographique strictement superposée à celle de leurs hôtes respectifs.

- *Lamellodiscus butcheri* et *Lamellodiscus vaginalis* sont cantonnés aux côtes sud de l'Australie entre Perth (Australie occidentale) et Eden (Nouvelles Galles du Sud). Cette localisation correspond à l'aire d'extension de l'un des hôtes, *Acanthopagrus butcheri*, ce qui nous ramène aux cas précédents, alors qu'elle ne recouvre que l'extrémité sud de l'aire occupée par le deuxième hôte: *Acanthopagrus australis*. D'après HEDGPETH (1957, cité par LAWLER, 1981: 392) la Zone tempérée-chaude recouvre l'aire d'extension d'*Acanthopagrus butcheri* et seulement la partie sud de celle d'*Acanthopagrus australis*. On pourrait penser que *Lamellodiscus butcheri* et *Lamellodiscus vaginalis* sont strictement inféodés à la Zone tempérée-chaude et que leur extension dans la Zone tropicale-subtropicale serait limitée, même en présence de l'hôte, par un autre facteur, probablement la température.

La distribution géographique de la majorité des espèces de *Diplectanidae* est souvent étroitement liée à celle des hôtes. Ces derniers constitueraient le facteur primordial. LAMBERT (1977) a effectué la même observation avec les *Dactylogyridae* d'eau douce et MANTER (1955) a déjà souligné ce phénomène de co-dispersion: "Because of their hight host specificity species of Monogenea are more likely to have the same distribution as their hosts". Toutefois cette règle n'est pas absolue. Dans certains cas le facteur thermique pourrait être plus limitant pour le parasite que pour l'hôte. Le facteur historique peut aussi être invoqué pour expliquer des réparitions discordantes entre les parasites et leurs hôtes, par exemple pour *Diplectanum laubieri* absent dans le Golfe de Gascogne et pour les *Lamellodiscinae* dont l'absence sur les côtes américaines est très surprenante.

La distribution géographique des espèces marines de la famille des *Diplectanidae* présente les apparences d'une "distribution téthysienne" avec une extension africaine et américaine. Cependant, certaines considérations biogéographiques que nous avons tirées de cette étude ne représentent qu'un "instantané" résultant des connaissances actuelles basées sur les "espèces-hôtes positives". Habituellement les travaux de parasitologie ne mentionnent pas les résultats négatifs qui, à condition de s'appuyer sur un échantillon suffisamment grand pour être significatif, fourniraient, en matière de Biogéographie, des informations très précieuses.



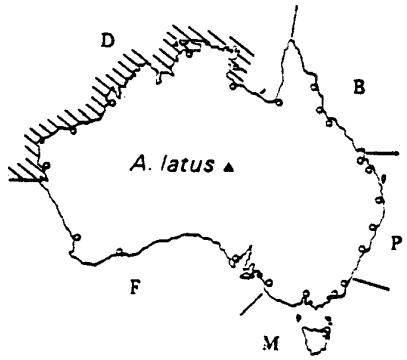


Fig. 202 - Distribution géographique des espèces du genre *Lamellodiscus* (colonnes de gauche et du centre) et de leurs hôtes du genre *Acanthopagrus* (*Sparidae*) (colonne de droite) sur les côtes d'Australie. Pour chaque station la présence des parasites est signalée par le symbole représentant l'hôte (ou les hôtes) correspondant(s). B : Région Banksienne ou Solandérienne ; D : Région Dampérienne ; F : Région Flindersienne ; M : Région Maugéenne ou Tasmanienne ; P : Région Péronnienne : 1 : Melbourne ; 2 : Swansea ; 3 : Lakes Entrance ; 4 : Eden ; 5 : Newcastle ; 6 : Coffs Harbour ; 7 : Brisbane ; 8 : Gladstone ; 9 : Yeppoon ; 10 : Townsville ; 11 : Lucinda ; 12 : Daintree ; 13 : Karumba ; 14 : Bing Bong ; 15 : Darwin ; 16 : Broome ; 17 : Point Samson ; 18 : Carnarvon ; 19 : Perth ; 20 : Stokes Inlet ; 21 : Port Lincoln ; 22 : Coorong (d'après BYRNES, 1987).

La très vaste répartition du genre *Diplectanum* semble correspondre à ce que nous proposons de considérer comme la "Règle de Manter": "Genera with both marine and freshwater species often have very wide geographical distribution" (MANTER, 1955).

Cinquième Partie

PHYLOGENESE ET EVOLUTION DE LA FAMILLE DES DIPLECTANIDAE

"L'espèce est l'unité la plus importante de l'évolution; les individus et non les gènes, sont les cibles de la sélection naturelle..."

E. MAYR (1974. VIII)

La famille des *Diplectanidae* Bychowsky, 1957 comporte de nombreuses espèces. Un certain nombre de ces espèces, qui n'ont pas été réétudiées depuis leur description originale, sont mal connues. En particulier, l'absence d'informations sur le développement post-larvaire de la plupart d'entre elles nous prive d'arguments qui pourraient contribuer à l'évaluation du poids de certains caractères de l'adulte comme la structure des organes adhésifs accessoires, la présence ou l'absence d'une anse sur le collecteur antérieur et le nombre de protonéphridies du système osmorégulateur larvaire.

5.1.- ORIGINE DE LA FAMILLE DES *DIPLECTANIDAE*

Parmi les caractères qu'il utilise pour créer la famille des *Diplectanidae*, BYCHOWSKY (1957: 355) attribue l'importance principale aux organes adhésifs accessoires. Cet auteur relève déjà (1957: 253-254) un caractère permettant de définir la famille des *Diplectanidae* Bychowsky, 1957 d'après l'armature du hapteur et la disposition des pièces qui la constituent: trois barres transversales (une médiane ventrale et deux latérales dorsales) reliées entre elles, et deux paires d'hamuli (constituées chacune par un hamulus dorsal et un hamulus ventral): les hamuli dorsaux étant articulés et les hamuli ventraux étant en connexion avec l'extrémité externe de la barre transversale latérale (dorsale) située du même côté. BYCHOWSKY et NAGIBINA (1977) soulignent l'importance de ce critère.

BYCHOWSKY (1957: 355) considère que les *Diplectanidae* Bychowsky, 1957 dérivent des *Dactylogyridae* Bychowsky, 1933, mais qu'ils en sont nettement séparés par des caractères, comme les organes adhésifs accessoires, ayant une valeur évolutive allant dans le sens d'une meilleure adaptation à la fixation. Le même auteur (1957: 455-456) situe la séparation des deux groupes pas plus tôt que le Paléocène et probablement plus tard. La deuxième hypothèse nous paraît plus vraisemblable car les ancêtres de la majorité des hôtes principaux des *Diplectaninea* nov. sub-ord. sont apparus entre l'Eocène et l'Oligocène. Pour BERTIN et ARAMBOURG (1958b: 2210): "La mise en place des faunes modernes date de l'Oligocène et, dès le Miocène supérieur, de nombreuses espèces actuelles existent déjà. On peut considérer que, à partir du Pliocène, la faune ichthyologique actuelle est définitivement constituée". A propos des Percoidei, qui hébergent la majorité des espèces de *Diplectanidae* Bychowsky, 1957, ces auteurs précisent (p. 2387): "L'impression est celle d'un groupe relativement récent et encore en pleine évolution".

Après BYCHOWSKY (1957), plusieurs auteurs ont émis d'autres hypothèses sur l'origine de la famille des *Diplectanidae* Bychowsky, 1957.

D'après le schéma phylétique des *Monogenea* proposé par LLEWELLYN (1965), les *Diplectanidae* Bychowsky, 1957 et les *Amphibdellidae* Bychowsky, 1957 constituent deux groupes-frères. Par la suite, LLEWELLYN (1970) considère que les *Dactylogyridea* Bychowsky, 1933, caractérisés par la migration des crochetons I au centre du hapteur larvaire, représentent un groupe homogène (ce groupe diffère de celui que BYCHOWSKY a défini en 1957 par l'adjonction des *Tetraonchidea* Bychowsky, 1957 et la suppression de deux familles: les *Monocotylidae* Taschenberg, 1879 et les *Loimoidae* Bychowsky, 1957). D'après LLEWELLYN (1970), une lignée, caractérisée par la perte des crochetons VIII se serait détachée des *Tetraonchidea* pour donner les *Diplectanidae* chez les poissons marins et les *Dactylogyridae* chez les poissons d'eau douce. Pour GUSSEV(1978b), un groupe avec 16 crochetons larvaires ne peut pas se trouver sur le même tronc phylétique qu'un groupe à 14 crochets larvaires. En accord avec BYCHOWSKY (1957) et LLEWELLYN (1970), LAMBERT (1980b) conçoit l'origine des Monogènes à partir d'un Protomonogène dont l'armature primitive du hapteur (constituée par 16 crochetons marginaux ou plus) persiste chez quelques familles de *Monopisthocotylea* et de *Polyopisthocotylea*.

Pour MALMBERG (1982) les *Diplectanidae* Bychowsky, 1957 ont pour origine une souche commune avec le groupe *Loimoidae* Bychowsky, 1957 - *Dioncidae* Bychowsky, 1959 - *Monocotylidae* Taschenberg, 1879. Toutefois, la phylogenèse des Monogènes établie par LAMBERT (1980b), d'après l'étude des structures argyrophiles, et celle établie par JUSTINE *et al.* (1985), d'après l'ultrastructure des spermatozoïdes, infirment cette hypothèse.

BERVERLEY-BURTON (1984: 194-198) reprend les grandes lignes du schéma phylétique proposé par LLEWELLYN (1970). A partir de l'ancêtre des *Dactylogyridea sensu* Llewellyn, 1970 possédant une paire d'hamuli ventraux, il y aurait formation d'une barre transversale ventrale, puis d'une paire d'hamuli dorsaux. A partir de ce stade *Tetraonchidae*, la perte des crochetons VIII aurait donné une forme qui serait à l'origine des *Dactylogyridae-Ancyrocephalidae* et *Diplectanidae-Pseudomurraytrematidae*, scindés en deux lignées parallèles. L'une de ces lignées, caractérisée par l'apparition d'une barre dorsale, aboutit aux *Ancyrocephalidae* et au *Dactylogyridae* (par réduction extrême des hamuli ventraux dans ce dernier groupe); l'autre lignée est caractérisée par l'apparition de deux barres dorsales et aboutit aux *Diplectanidae* et aux *Pseudomurraytrematidae*. La construction de ce schéma phylétique, basée en grande partie sur les Monogènes des côtes du Canada, ne tient pas compte d'un certain nombre de familles, par exemple les *Protogyrodactylidae* Johnston et Tiegs, 1922 et les *Heterotesiidae* Euzet et Dossou, 1979, ou de certains genres dont la position reste à préciser comme le genre *Mexicotrema* Lamothe-Argumedo, 1969.

A partir de l'ancêtre *Dactylogyridae* nous imaginons la séparation de deux lignées caractérisées, l'une par un ovaire intercaecal correspondant au sous-ordre des *Datylogyrinea*, l'autre par un ovaire entourant la branche digestive droite correspondant au sous-ordre des *Diplectaninea*. En créant le sous-ordre des *Diplectaninea* nous introduisons une coupure qui sépare la famille des *Diplectanidae* Bychowsky, 1957 de la plupart des familles auxquelles elle était précédemment rattachée ou reliée.

Au sein du sous-ordre des *Diplectaninea* nous envisageons une nouvelle divergence basée sur la morphologie du tube digestif (fig. 203) formé de deux caecums séparés dans la super-famille des *Diplectanoidea* et en anneau dans la super-famille des *Heterotesioidea*. Une distinction similaire peut être envisagée dans le sous-ordre des *Dactylogyrinea*. Cette nouvelle conception de la Systématique nous conduit à transférer la sous-famille des *Rhamnocercinae* Monaco, Wood et Mizelle, 1954 (restreinte au genre *Rhamnocercus* Mocano, Wood et Mizelle, 1954) dans la super-famille des *Heterotesioidea* Euzet et Dossou, 1979 et à l'élever au rang de famille: *Rhamnocercidae* Monaco, Wood et Mizelle, 1954.

Pour LE BRUN *et al.* (1986) le hapteur-type fondamental est représenté par 2 paires d'hamuli et 2 barres transversales que l'on retrouve dans les deux sous-ordres, *Dactylogyrinea* et *Diplectaninea*, chez les "*Ancyrocephalidae*" (genres *Ancyrocephalus* Creplin, 1839 et *Ligophorus* Euzet et Suriano, 1979) pour le premier, chez les *Heterotesiidae* Euzet et Dossou, 1979 pour le second. L'évolution aurait également porté sur les barres transversales qui auraient subi une scission transversale. La morphologie de la barre dorsale chez certains *Dactylogyridae* Bychowsky, 1933 ou celle de la barre centrale chez quelques *Ancyrocephalidae* Bychowsky et Nagibina, 1978 et chez *Diplectanum spinosum* (Maillard et Vala, 1980), ainsi qu'un cas de tératologie chez *Diplectanum aequans* (fig. 145) nous incite à concevoir que deux barres latérales peuvent provenir d'une barre médiane par division transversale de cette dernière. Cependant il faut noter que LAMBERT (1975) a observé chez la post-larve d'*Actinocleidus* sp., l'apparition de la barre transversale ventrale sous forme d'une ébauche

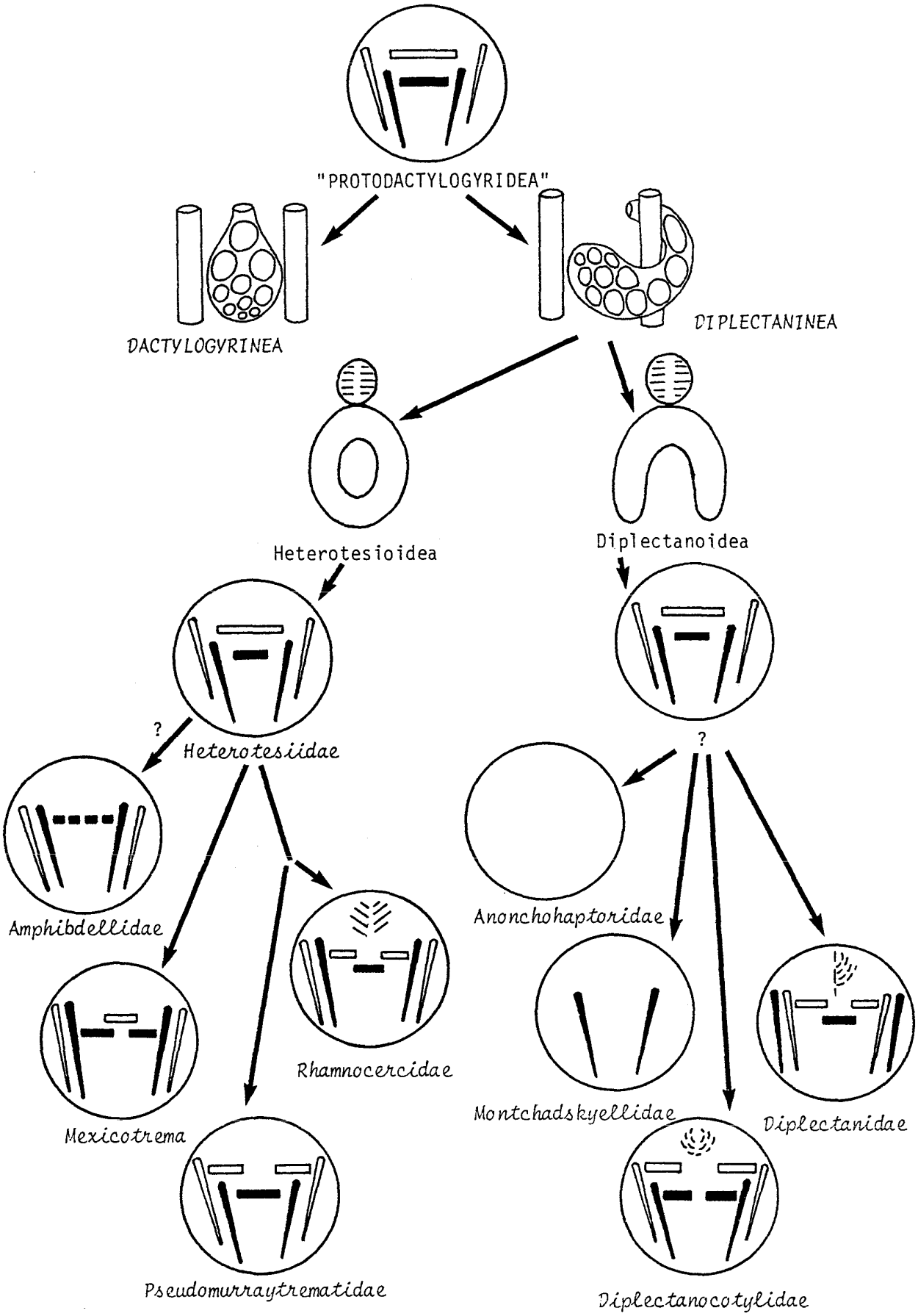


Fig. 203 - Essai de construction d'une phylogenèse du sous-ordre des *Diplectan i nea*. Les sclérites ventraux sont figurés en noir ; les sclérites dorsaux sont figurés en blanc ; les crochetons marginaux (7 paires ou 8 paires chez les *Amphibdellidae*) ne sont pas représentés.

paire dont les deux parties se soudent ensuite; la barre transversale dorsale se différencie à son tour en une ébauche impaire. Faut-il supposer que les pièces symétriques proviennent de la scission d'une pièce impaire résultant elle-même de la soudure de deux ébauches? Ou bien la partie centrale de l'ébauche de la barre ventrale d'*Actinocleidus* sp. est-elle trop peu sclérifiée pour être visible? Cet aspect de l'ontogénèse des *Dactylogyridea* mérite d'être approfondi.

Dans la lignée des *Heterotesioidea* le type fondamental se retrouve dans les genres *Heterotesia* Euzet et Dossou, 1979 et *Myzotrema* Mueller, 1938 (ce dernier devant être transféré dans la famille des *Heterotesiidae*). La division transversale de la barre ventrale et la migration des hamuli dorsaux aurait conduit au genre *Mexicotrema* Lamothe-Argumedo, 1969 (*Mexicotrematidae*?). La scission de la barre dorsale aurait abouti à la famille des *Pseudomurraytrematidae* Kritsky, Mizelle et Bilqees, 1978. Sur ce dernier rameau aurait pu apparaître la famille des *Rhamnocercidae* par coupure transversale de la barre dorsale, migration des hamuli ventraux et apparition des organes adhésifs accessoires (échinodisques).

Une disposition "inversée" des barres transversales chez *Mexicotrema* par rapport à *Rhamnocercus* ne doit pas paraître surprenante. Une inversion semblable existe pour les hamuli entre les *Dactylogyridae* Bychowsky, 1933 et les *Pseudodactylogyridae* Le Brun, Lambert et Justine, 1986. Si, éventuellement, la disposition des barres transversales du genre *Mexicotrema* s'avérait être "normale", ce genre devrait être inclus dans la famille des *Rhamnocercidae*. Il faudrait alors rétablir la sous-famille des *Rhamnocercinae* (présence d'organes adhésifs accessoires) et créer la sous-famille des *Mexicotrematinae* (absence d'organes adhésifs accessoires). Dans ce cas il y aurait eu évolution parallèle dans les deux lignées, *Diplectanoidea* et *Heterotesioidea*, où l'on trouverait deux familles "équivalentes": *Diplectanidae* et *Rhamnocercidae*.

Chez les *Heterotesioidea*, les *Amphibdellidae* Bychowsky, 1957 pourraient dériver du type primitif par disparition de la barre dorsale (genre *Amphibdelloides* Price, 1937) ou des deux barres (genre *Amphibdella* Chatin, 1874). A noter que le genre *Amphibdelloides* possède un ovaire entourant le caecum digestif droit (EUZET, 1986, *in verbis*). La présence de 16 crochetons larvaires chez cette famille, au lieu de 14, pourrait être un caractère ancestral qui aurait persisté ou serait réapparu.

Le type fondamental est inconnu chez les *Diplectanoidea*. A partir de ce type hypothétique on peut concevoir une évolution divergente: disparition des sclérites haptoriaux d'une part, division de la barre transversale dorsale d'autre part. La disparition partielle des pièces du hapteur (hamuli dorsaux et barres transversales) conduirait à la famille des *Montchadskyellidae* Bychowsky, Korotajeva et Nagibina, 1970; la disparition totale des pièces de l'armature haptoriale aboutirait à la famille des *Anonchohaptoridae* nov. fam; la division simultanée des barres dorsale et ventrale amènerait à la famille des *Diplectanocotylidae* Rakotofiringa et Oliver, 1987, tandis que la scission transversale de la barre dorsale et la migration des hamuli ventraux donnerait naissance à la famille des *Diplectanidae* Bychowsky, 1957.

L'inclusion de la famille des *Montchadskyellidae* dans la super-famille des *Diplectanoidea* nous parait être justifiée par l'anatomie du genre *Montchadskyella* Bychowsky, Korotajeva et Nagibina, 1970: ovaire entourant la branche digestive et intestin formé de deux caecums séparés. La présence de diverticules sur la face externe de l'intestin, comme dans le genre *Latericaecum* Young, 1969, et celle d'un appendice sexuel, comme dans le genre *Telegamatrix* Ramalingam, 1955, sont susceptibles de constituer deux arguments complémentaires ou de traduire des potentialités communes aux deux super-familles. La position de *Montchadskyella intestinale* pourrait être mieux établie par la connaissance des structures argyrophiles de l'oncomiracidium, de l'ultrastructure du spermatozoïde et du système osmorégulateur de l'oncomiracidium.

Les organes adhésifs accessoires sont apparus dans deux familles divergentes de *Diplectanoidea*: les *Diplectanidae* et les *Diplectanocotylidae*. Nous verrons plus loin, à propos de l'évolution au sein de la famille des *Diplectanidae*, que les organes adhésifs accessoires représentent des formations secondaires apparues au cours de l'évolution et absentes chez les formes primitives. Leur potentialité d'apparition est probablement inscrite dans le patrimoine génétique des *Dactylogyridea*. En effet, on les retrouve dans l'autre lignée de *Diplectaninea*, chez les *Rhamnocercidae*. D'autre part, YOUNG (1967) signale la présence d'éléments moins organisés, que nous considérons comme homologues, chez une espèce du genre *Hamatopeduncularia* Yamaguti, 1963 qui serait un *Ancyrocephalidae* dont l'intestin est formé de deux caecums séparés. Cependant c'est chez les *Diplectanoidea* que les organes

adhésifs accessoires sont les mieux développés.

On peut se demander si la disposition de l'ovaire est un caractère primordial par rapport à la morphologie de l'intestin ou si c'est l'inverse. Nous avons, arbitrairement peut-être, donné la priorité au système génital. La réponse pourra éventuellement être fournie par l'étude de l'ensemble des *Dactylogyridea* ou des *Monopisthocotylea* qui déborde le cadre de ce travail.

Il faut noter que le système osmorégulateur des oncomiracidiums est du type primitif (4 paires de protonéphridies) chez les *Lamellodiscinae* Oliver, 1969, et du type évolué (5 paires de protonéphridies et présence d'une anse sur le collecteur antérieur) chez les *Diplectaninae* Monticelli, 1903, comme chez les *Dactylogyridae* Bychowsky, 1933, les *Ancyrocephalidae* Bychowsky et Nagibina, 1978 et les *Calceostomatidae* (Parona et Perugia, 1890) Poche, 1926.

La systématique des Monogènes a d'abord été basée sur la morphologie et l'anatomie des adultes qui étaient, et restent encore, les critères le plus facilement accessibles. D'importants progrès concernant la Systématique de cette Classe ont été réalisés lorsqu'on a pris en compte les caractères des oncomiracidiums. Nous constatons que les caractères des adultes gardent toute leur valeur et leur importance. Le nombre de crochetons latéraux et la morphologie de l'intestin peuvent être déterminés sur les oncomiracidiums. La disposition de l'ovaire, le nombre et la disposition de barres transversales ainsi que l'articulation des hamuli sont visibles chez les adultes seulement. Des travaux fondamentaux comme ceux de LAMBERT (1980a-b) et de JUSTINE (1985) sont indispensables pour établir les grandes lignées constituant la classe des *Monogenea*. Il nous paraît évident que seuls des caractères présents chez les adultes peuvent contribuer à établir une Systématique utilisable par toute la Communauté scientifique.

5.2. EVOLUTION AU SEIN DE LA FAMILLE DES *DIPLECTANIDAE*

Le "type *Diplectanidae*" étant caractérisé par l'armature du hapteur (nombre et disposition des pièces qui la constituent), les organes adhésifs accessoires n'ont plus la même valeur taxinomique que BYCHOWSKY (1957: 355) leur attribuait au niveau de la famille. Toutefois nous conservons à ces formations toute leur importance, aussi bien taxinomique, comme nous l'avons vu dans la deuxième partie, que phylétique, au niveau des sous-familles et des genres. BAER (1952: 117) précise: "It is possible to arrange the different types of haptors into a series of increasing complication but this sequence will not necessarily coincide with a phylogenic classification". Au niveau d'un groupe restreint, comme la famille des *Diplectanidae* Bychowsky, 1957 et les sous-familles qui la constituent, on est en présence d'un petit ensemble homogène et étroitement apparenté en comparaison du vaste ensemble retenu par BAER. Dans ce cas on peut attribuer une signification phylétique à certaines transformations ou complications, soit de l'armature du hapteur, soit des organes adhésifs accessoires, comme l'a relevé MAMAEV (1976) pour les *Diclidophoridae* Cerfontaine, 1895.

Le système osmorégulateur des oncomiracidiums, plus ou moins développé selon les sous-familles, représente un caractère phylétique dont il n'est pas possible actuellement d'apprécier la signification exacte.

Un point essentiel caractérisant le "type *Diplectanidae*" est la présence de deux barres dorsales qui se sont déplacées vers les côtés du hapteur et la migration des hamuli ventraux vers l'extrémité externe de la barre dorsale située du même côté.

5.2.1.- Evolution de la sous-famille des *Murraytrematoidinae* Oliver, 1982 (fig. 204-205)

Pour BYCHOWSKY et NAGIBINA (1977) l'absence d'organes adhésifs accessoires chez le genre *Murraytrema* Price, 1937 est un phénomène secondaire sans signification essentielle. Pour ces auteurs il s'agit d'une disparition liée à la vie sédentaire et due au développement du tissu branchial autour du hapteur. La présence de formations musculaires dans le hapteur, considérées comme représentant les restes du système musculaire habituellement affecté au fonctionnement des organes adhésifs accessoires, est présentée comme une preuve du bien fondé de cette hypothèse.

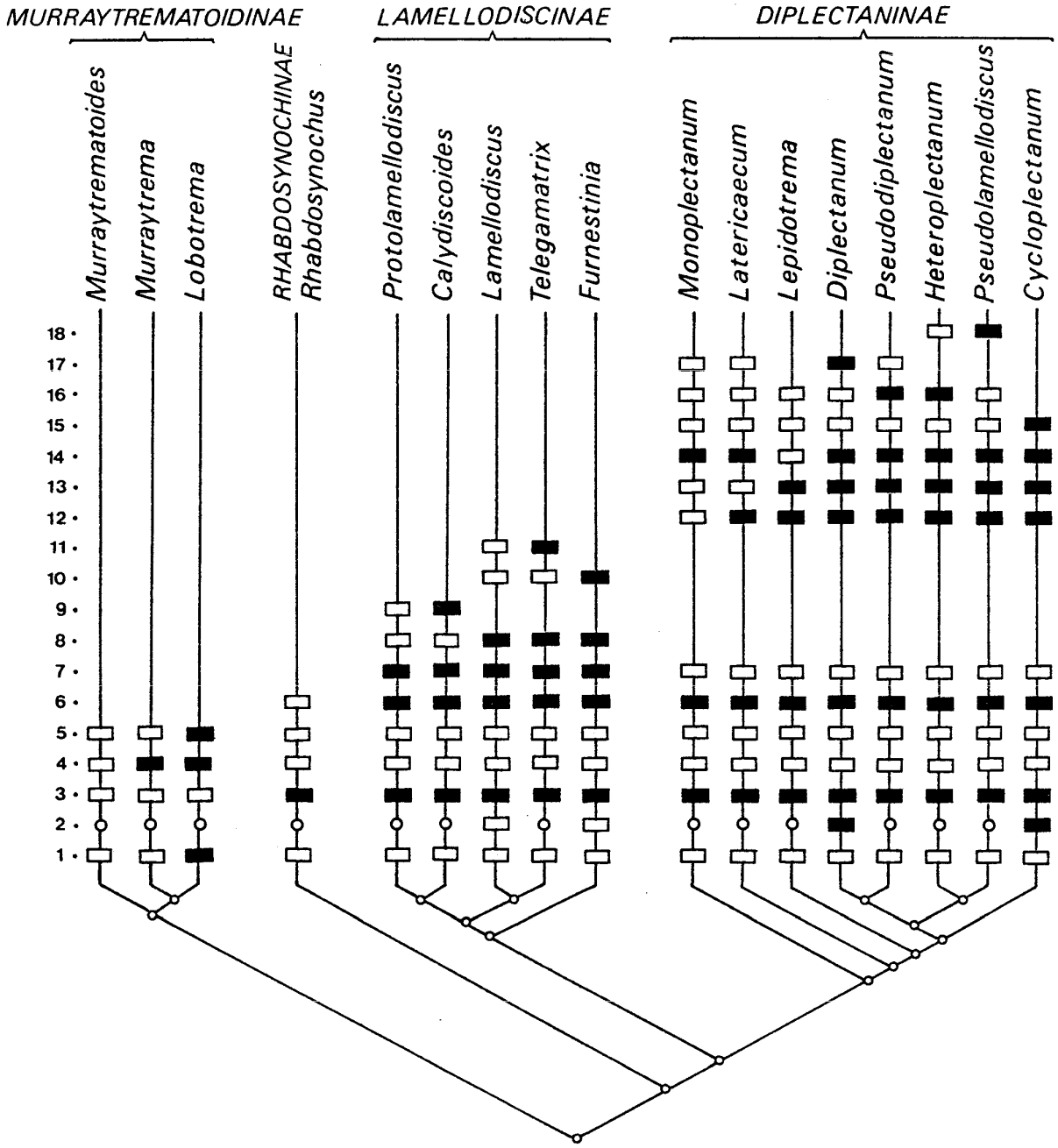


Fig. 204 - Essai de construction d'une phylogénèse de la famille des *Diplectanidae* Bychowsky, 1957. Les caractères considérés comme plésiomorphes sont représentés par un rectangle blanc ; les caractères supposés apomorphes sont représentés par un rectangle noir et marqués d'une croix (x) dans la liste ; les caractères inconnus sont indiqués par un cercle blanc. Le genre *Lobotrema* Tripathi, 1957, avec 2 barres transversales comme le type ancestral, est considéré comme évolué puisque cet état est dû à la disparition de la barre médiane ventrale.
1 - barres transversales : a - trois ; b - deux (x). 2 - protonéphridies larvaires : a - quatre paires ; b - cinq paires (x). 3 - organes adhésifs accessoires : a - absents ; b - présents (x). 4 - barres transversales : a - en connexion ; b - séparées (x). 5 - barre ventrale : a - présente ; b - disparue (x). 6 - organes adhésifs accessoires constitués d'écailles tégumentaires : a - soudées ; b - transformées (x). 7 - écailles transformées formant : a - squamodisque(s) ; b - lamellodisque(s) (x). 8 - lamellodisque(s) : a - entiers ; b - fendu(s) (x). 9 - lamellodisques entiers : a - lamelles ; b - tubes (x). 10 - lamellodisque(s) fendu(s) : a - deux ; b - un (x). 11 - appendice sexuel : a - absent ; b - présent (x). 12 - squamodisque(s) : a - un ; b - deux (x). 13 - pièces des squamodisques : a - écailles peu transformées ; b - écailles très transformées (x). 14 - épines sur les squamodisques : a - présentes ; b - absentes (x). 15 - rangées antérieures des squamodisques : a - ouvertes ; b - fermées (x). 16 - rangées antérieures des squamodisques ouvertes : a - en U ; b - non en U (x). 17 - rangées antérieures des squamodisques en U : a - hamuli ventraux normaux ; b - hamuli ventraux styliformes (x). 18 - rangées antérieures des squamodisques non en U : a - en V; b : - parallèles (x).

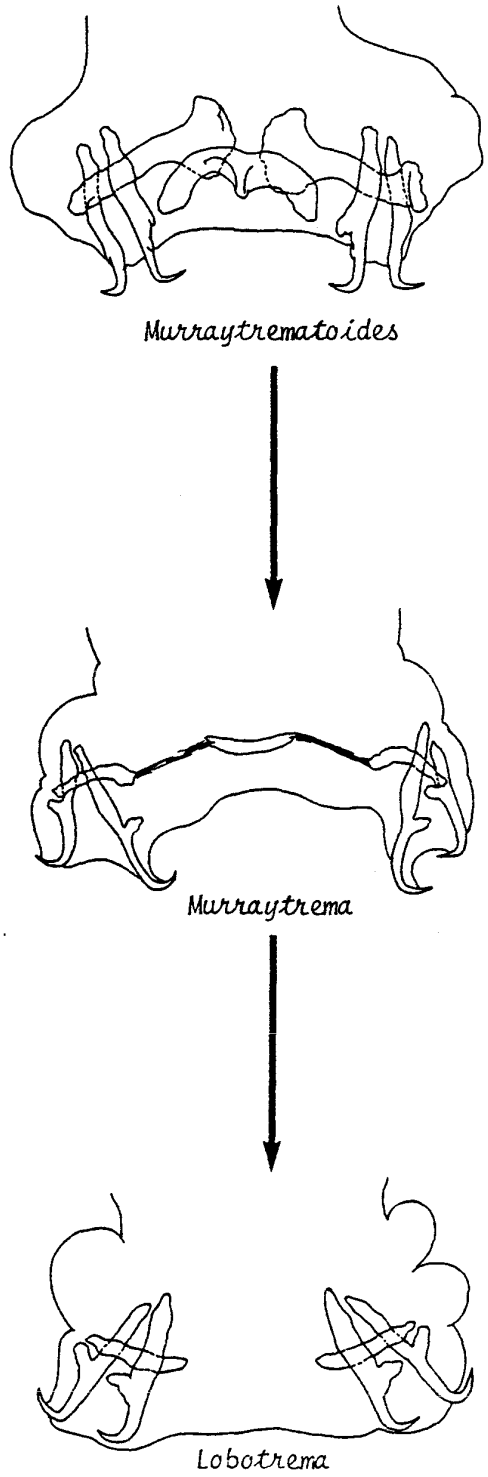


Fig. 205 - Morphocline que l'on peut établir au sein de la sous-famille des *Murraytrematoidinae.*

En nous basant sur le principe de HAECKEL, l'étude du développement post-larvaire nous permet de considérer que les *Murraytrematoidinae* Oliver, 1982 sont les *Diplectanidae* Bychowsky, 1957 les plus primitifs. Au cours de l'ontogenèse tous les *Diplectanidae* Bychowsky, 1957 passent par un "stade *Murraytrematoidinae*" dépourvu d'organes adhésifs accessoires; ces organes représenteraient un caractère dérivé plus récent. Les *Murraytrematoidinae* Oliver, 1982 auraient conservé une organisation primitive ancestrale et constitueraient le groupe-frère des autres *Diplectanidae* (possédant des organes adhésifs accessoires).

Lorsque l'écartement des deux barres transversales latérales (dorsales) dépasse la longueur de la barre médiane (ventrale) ces pièces sont alors reliées entre elles par l'intermédiaire de fibres musculaires comme dans le genre *Murraytrema* Price, 1937. Ces fibres existent dans les autres genres mais elles n'atteignent pas le même développement.

D'après BYCHOWSKY et NAGIBINA (1977), dont nous partageons l'opinion, le genre *Lobotrema* Tripathi, 1957 a subi une évolution régressive avec perte de la barre médiane.

5.2.2- Evolution de la sous-famille des *Rhabdosynochinae* nov. sub-fam. (fig. 204)

HARGIS (1955) est le premier à reconnaître que le genre *Rhabdosynochus* Mizelle et Blatz, 1941 appartient à la famille des *Diplectanidae* Bychowsky, 1957. Cet auteur considère que les plaques latérales (placodisques) dérivent d'écailles tégumentaires soudées, mais il ne fournit aucune indication sur leur fonctionnement.

Pour BYCHOWSKY (1957: 355), l'évolution des *Diplectanidae* Bychowsky, 1957 s'est effectuée dans le sens d'une meilleure adaptation à la fixation. La présence de placodiques supplémentaires chez les *Rhabdosynochinae* nov. sub-fam. laisse supposer que leur fixation est plus efficace que celle des espèces munies d'écailles tégumentaires seulement. Peut-on penser que les squamodisques des *Diplectaninae* Monticelli, 1903 et les lamellodisques des *Lamellodiscinae* Oliver, 1969, grâce à leur structure cupuliforme leur permettant de fonctionner comme des ventouses, sont plus performants que les placodiques?

Dans le groupe des *Diplectanidae* Bychowsky, 1957 possédant des organes adhésifs accessoires, nous supposons qu'il y a deux rameaux divergents. Dans l'un les écailles tégumentaires latérales se sont soudées pour former des placodisques. Dans l'autre, des écailles tégumentaires ventrales et dorsales (ou seulement ventrales) ont subi une transformation et acquis une disposition ordonnée pour former des squamodisques. La soudure des pièces de ces squamodisques pourraient expliquer la formation des lamellodisques. Ainsi les *Rhabdosynochinae* nov. sub-fam. constitueraient le groupe-frère de l'ensemble *Diplectaninae-Lamellodiscinae*.

5.2.3.- Evolution de la sous-famille des *Lamellodiscinae* Oliver, 1969 (fig. 204 et 205)

La structure très semblable des lamellodisques des genres *Calydiscoides* Young, 1969 et *Protolamellodiscus* Oliver, 1969 indique sans doute une étroite parenté entre eux.

Le développement post-larvaire de *Lamellodiscus elegans* Bychowsky, 1957 étudié par BYCHOWSKY (1957: 169-170, fig. 186-188) met en évidence, au cours de l'ontogenèse, le passage du "stade *Protolamellodiscus*" au "stade *Lamellodiscus*" qui traduirait, selon le principe de HAECKEL, une filiation entre le genre *Protolamellodiscus* Oliver, 1969 et le genre *Lamellodiscus* Johnston et Tiegs, 1922. Le groupe morphologique *ignoratus*, que nous avons défini plus haut (fig. 43) représenterait un "stade intermédiaire".

Le genre *Telegamatrix* Ramalingam, 1955 pourrait être un *Lamellodiscus* chez lequel se serait développé un appendice sexuel portant les organes copulateurs. BYCHOWSKY *et al.* (1970) ont décrit un dispositif assez semblable chez *Montchadskyella intestinale* Bychowsky, Korotajeva et Nagibina, 1970.

La majorité des *Lamellodiscinae* Oliver, 1969 possède deux lamellodisques. Le genre *Furnestinia* Euzet et Audouin, 1959 est muni d'un seul squamodisque. Doit-on supposer qu'après l'acquisition de

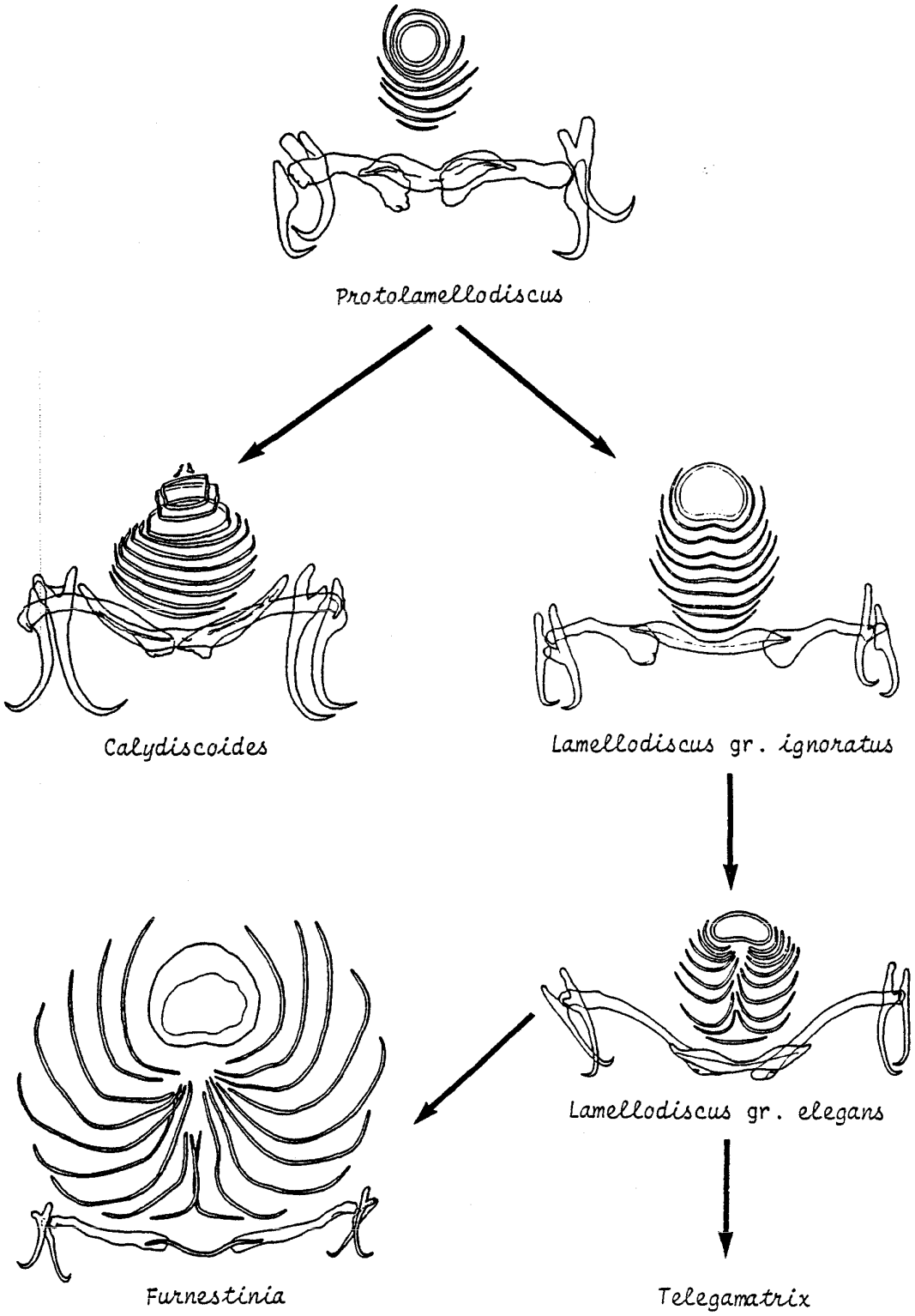


Fig. 206 - Morphocline que l'on peut établir au sein de la sous-famille des *Lamellodiscinae.*

deux lamellodisques l'un d'eux a disparu? Peut-on penser que seul le lamellodisque ventral s'est développé, déplacé vers l'extrémité postérieure du corps et hypertrophié? Aucun indice ne permet d'accorder plus de poids à l'une de ces deux hypothèses plutôt qu'à l'autre. L'hypertrophie de cet organe pourrait suggérer qu'elle représente une compensation pour assurer une fixation équivalente à celle réalisée par deux lamellodisques.

Si l'évolution au sein de la sous-famille des *Lamellodiscinae* Oliver, 1969 se conçoit assez facilement, son origine parait moins évidente à établir. On pourrait imaginer que la soudure des pièces du squamodisque du "stade *Cycloplectanum*" aurait donné les lamelles impaires et entières du lamellodisque du "stade *Protolamellodiscus*". Ces lamelles entières se seraient scindées pour donner les lamelles divisées du "stade *Lamellodiscus*". La présence d'un système excréteur à 4 paires de protonéphridies (considéré comme primitif) chez l'oncomiracidium des genres *Furnestinia* Euzet et Audouin, 1959 et *Lamellodiscus* Johnston et Tiegs, 1922 fait des *Lamellodiscinae* une sous-famille plus primitive que les *Diplectaninae*. Ces deux sous-familles pourraient représenter deux groupes-frères ayant pu se séparer à partir d'une souche commune.

5.2.4.- Evolution de la sous-famille des *Diplectaninae* Monticelli, 1903 (fig. 204 et 205)

Les squamodisques du genre *Latericaecum* Young, 1969 semblent formés de pièces semblables à celles des premiers stades du développement des squamodisques de *Diplectanum aequans* (Wagener, 1857). En nous appuyant sur le Principe de HAECKEL nous considérons ce genre comme le plus primitif de la sous-famille et nous pensons que le genre *Diplectanum* Diesing, 1858 en dérive par transformation des pièces des squamodisques.

Les genres *Diplectanum* Diesing, 1858 et *Pseudodiplectanum* Tripathi, 1957 sont proches l'un de l'autre, leur séparation est essentiellement basée sur la morphologie des hamuli et des barres transversales du hapteur. *Diplectanum banyulense* Oliver, 1968 pourrait représenter un "stade intermédiaire" entre les deux genres.

Les groupes morphologiques *chabaudi, aequans* et *cayennense* peuvent permettre d'imaginer le passage au genre *Heteroplectanum* Rakotofiringa, Lambert et Oliver, 1987. Ces groupes représenteraient autant de "stades intermédiaires".

Le genre *Pseudolamellodiscus* Yamaguti, 1953 aurait pu prendre naissance à partir du genre *Heteroplectanum* Rakotofiringa, Lambert et Oliver, 1987 par des petites transformations morphologiques au niveau du hapteur et anatomiques au niveau des organes glandulaires céphaliques.

Le genre *Lepidotrema* Johnston et Tiegs, 1922 appartient sans ambiguité à la sous-famille des *Diplectaninae* Monticelli, 1903. Il possède des organes adhésifs accessoires du "type *Diplectanum*" associés à des formations rappelant les échinodisques des *Rhamnocercidae* Monaco, Wood et Mizelle, 1954, en particulier chez *Lepidotrema bidyanum* Murray, 1931. C'est sans doute la raison pour laquelle BYCHOWSKY (1957: 359) considérait que la sous-famille des *Rhamnocercinae* Monaco, Wood et Mizelle, 1954 était étroitement liée au genre *Lepidotrema* Johnston et Tiegs, 1922. A la suite des remaniements systématiques que nous avons proposés, les genres *Rhamnocercus* et *Lepidotrema* sont séparés dans deux super-familles distinctes. Les formations de type échinodisque présentes dans le genre *Lepidotrema* pourraient correspondre à un cas de réapparition d'un caractère primitif, dont on connait quelques exemples dans d'autres groupes zoologiques (WIEDMANN, 1969: THIERRY, 1983) car pour certains auteurs "l'évolution n'est pas aussi irréversible qu'on le dit parfois" (BLANDIN, 1978). Il peut s'agir de néoformations ayant acquis un caractère de convergence puisqu'elles interviennent, dans les deux cas, dans la fixation.

Un "stade intermédiaire" comme celui que représentent les squamodisques ovales de *Cycloplectanum riouxi* Oliver, 1986 ou de *Cycloplectanum summanae* (Young, 1969) permet de concevoir le passage du genre *Diplectanum* Diesing, 1858 au genre *Cycloplectanum* Oliver, 1968. Dans sa pleine réalisation, ce dernier possède des squamodisques aux rangées parfaitement circulaires et aux pièces étroitement imbriquées entre elles.

Chez les *Diplectaninae* Monticelli, 1903, le genre *Monoplectanum* Young, 1969 possède un seul squamodisque. Comme pour le genre *Furnestinia* Euzet et Audouin, 1959 on peut envisager qu'il y a

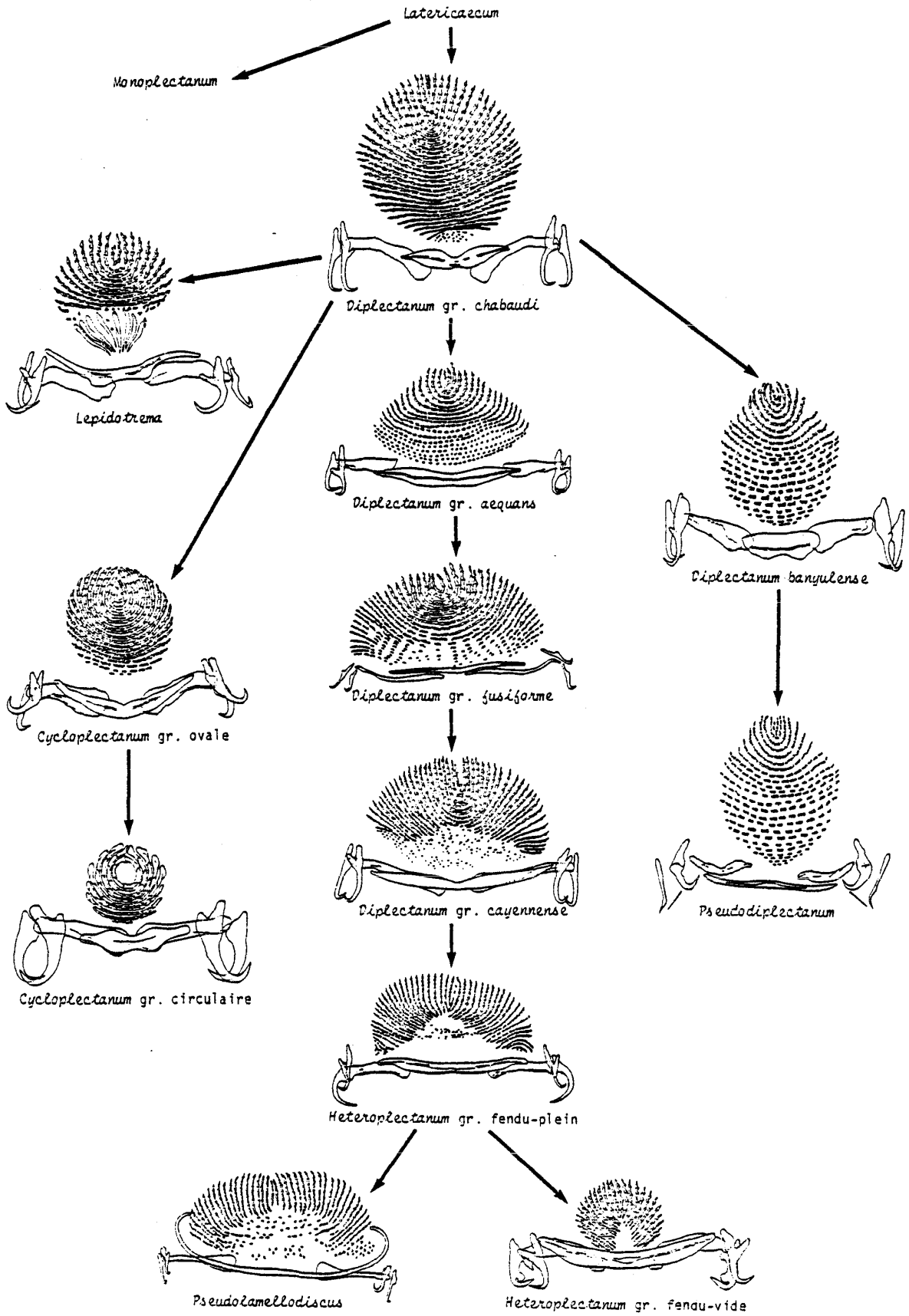


Fig. 207 - Morphocline que l'on peut établir au sein de la sous-famille des *Diplectaninae*.

eut soit formation de deux squamodisques et disparition de l'un d'eux, soit formation d'un seul squamodisque. On peut noter que les pièces des squamodisques de ce genre ont une morphologie à caractère primitif. Cette remarque pourrait indiquer que ce genre s'est détaché très tôt de la souche des *Diplectaninae* Monticelli, 1903 ou qu'il se trouve peut-être sur la lignée ayant abouti au genre *Latericaecum* Young, 1969. Dans ce dernier cas, il y aurait eu formation d'abord d'un squamodisque ventral, puis d'un squamodisque dorsal, et le genre *Monoplectanum* Young, 1969 pourrait être le genre le plus primitif de la sous-famille des *Diplectaninae* Monticelli, 1903.

5.3.- CONCLUSION

Toute construction phylogénétique comporte une part d'hypothèse, d'autant plus grande que le groupe considéré est dépourvu de fossiles. Pour GRASSÉ (1978: 41) les données de la Paléontologie "sont les seules à nous fournir l'image réelle de l'évolution". Dans la phylogenèse que nous venons de proposer, le Principe de HAECKEL nous a permis d'envisager des filiations qui nous paraissent probables. En fait nous avons construit des morphoclines à partir d'organismes contemporains. Ce n'est pas parce que ces morphoclines peuvent paraitre plausibles qu'ils représentent obligatoirement des chronoclines.

Le genre *Diplectanum* Diesing, 1858, qui aurait donné naissance à plusieurs genres, occupe une place privilégiée. Or c'est précisément ce genre qui compte le plus d'espèces et dont le spectre d'hôtes est le plus large.

Le système osmorégulateur des oncomiracidiums a été décrit chez un petit nombre d'espèces et il serait prématuré d'en tirer des généralisations. Dans l'état actuel des connaissances, ce caractère semblerait introduire une séparation entre les *Diplectaninae* Monticelli, 1903 et les autres sous-familles constituant les *Diplectanidae* Bychowsky, 1957.

Des recherches supplémentaires sont encore nécessaires pour éclaircir ces trois points, en particulier celui concernant le système osmorégulateur des oncomiracidiums.

CONCLUSION GENERALE

L'étude des Monogènes constituant la famille des *Diplectanidae* Bychowsky, 1957 nous a progressivement conduit à une révision systématique de cette famille et à revoir sa position au sein de l'ordre des *Dactylogyridea* Bychowsky, 1937.

La famille des *Diplectanidae* est caractérisée par l'armature du hapteur: trois barres transversales (une médiane ventrale et deux latérales dorsales) en connexion et deux paires d'hamuli. Chaque paire, constituée par un hamulus dorsal et un hamulus ventral, est disposée à l'extrémité externe de la barre dorsale située du même côté (cette disposition typique est perturbée dans le genre *Lobotrema* Tripathi, 1959 par la disparition de la barre médiane). Cependant chez les *Diplectanidae* il reste à préciser si le trajet du canal déférent, autour du caecum digestif gauche ou entre les deux caecums, est un critère taxinomique ou systématique, variable d'une espèce à l'autre ou d'un genre à un autre.

BYCHOWSKY (1957) avait retenu les organes adhésifs accessoires comme élément primordial pour créer la famille des *Diplectanidae*. Ces éléments nous ont permis d'établir les subdivisions de la famille en réhabilitant la sous-famille des *Diplectaninae* Monticelli, 1903 et en créant la sous-famille des *Lamellodiscinae* Oliver, 1969 (maintenant reconnue et acceptée par BYCHOWSKY et NAGIBINA en 1976, puis par KARYAKARTE et DAS en 1978), la sous-famille des *Murraytrematoidinae* Oliver, 1982 (admise par DOSSOU en 1985) et celle des *Rhabdosynochinae* nov. sub-fam.

La séparation des *Diplectaninae* et des *Lamellodiscinae* d'après les critères morphologiques des organes adhésifs accessoires peut être complétée par l'anatomie de l'appareil osmorégulateur de l'oncomiracidium (évolué chez les premiers avec 5 paires de protonéphridies; primitif chez les seconds avec 4 paires de protonéphridies). La spermatologie comparée se révèle un outil utile pour la compréhension de la phylogenèse des Monogènes (JUSTINE, 1985: 153) et apporte des arguments pour confirmer cette séparation. Les travaux de JUSTINE et MATTEI (1984) et de JUSTINE *et al.* (1985) mettent en évidence une différence d'une part entre le spermatozoïde d'une espèce non identifiée du genre *Diplectanum* Diesing, 1858 (axonème altéré dont les microtubules "miment" les microtubules corticaux) et d'autre part celui des genres *Lamellodiscus* Johnston et Tiegs, 1922 et *Furnestinia* Euzet et Audouin, 1959 (axonème non altéré et absence de microtubules corticaux). Il est maintenant nécessaire de vérifier si cette différence existe entre d'autres espèces et surtout entre d'autres genres appartenant à ces deux sous-familles ainsi qu'entre les deux autres sous-familles.

La systématique des espèces de la famille des *Diplectanidae* Bychowsky, 1957 est essentiellement basée sur l'étude des pièces sclérifiées: armature du hapteur et organes adhésifs accessoires aux niveau générique et sub-familial, et génitalia, dont le rôle dans l'isolement sexuel est signalé depuis longtemps (DUFOUR, 1844), au niveau spécifique. Même s'il arrive que la barrière sexuelle se situe simultanément à plusieurs niveaux, "il est vrai que dans bien des cas, l'accouplement mécanique entre espèces différentes, même très voisines, ne pourrait se faire qu'au prix d'une blessure ou même de la mort de l'un de s partenaires" (RUFFIÉ, 1982: 381).

Un dessin précis et détaillé des éléments caractéristiques (pièces copulatrices mâles, armature du hapteur, organes adhésifs accessoires et, éventuellement, sclérifications du vagin) capables de faciliter l'identification des espèces devraient toujours accompagner les descriptions d'espèces nouvelles ainsi que les redescriptions d'espèces actuellement mal connues.

Les caractères des *Diplectanidae* nous ont conduit à proposer la division de l'ordre des *Dactylogyridea* en deux sous-ordres. D'après la position de l'ovaire, nous distinguons le sous-ordre des

Dactylogyrinea Bychowsky, 1937 caractérisé par un ovaire inter-caecal et le sous-ordre des *Diplectaninea* nov. sub-ord. caractérisé par un ovaire entourant le caecum digestif gauche. La morphologie du tube digestif nous a amené à subdiviser le sous-ordre des *Diplectaninea* en deux super-familles: la super-famille des *Diplectanoidea* Bychowsky, 1957 avec un intestin formé par deux caecums séparés et la super-famille des *Heterotesioidea* Euzet et Dossou, 1979 caractérisée par un intestin en anneau. Les deux états existent également dans le sous-ordre des *Dactylogyrinea.*

L'introduction de cette nouvelle conception de la systématique des *Dactylogyridea* entraîne des modifications dont il faut maintenant tirer les conséquences. La famille des *Pseudomurraytrematidae* Kritsky, Mizelle et Bilqees, 1978 par exemple éclate en trois familles séparées dans deux super-familles.

L'utilisation du microscope électronique à balyage nous a permis d'identifier certaines formations argyrophiles des oncomiracidiums et de découvrir une diversité de structures superficielles tégumentaires (tégument lisse ou plissé; écailles "recouvrantes" ou "implantées") chez les adultes qui permettent de confirmer la séparation des genres *Diplectanum* Diesing, 1858 et *Cycloplectanum* Oliver, 1968. L'oncomiracidium d'une seule espèce a pu être examiné à l'aide de cette technique. Ces observations doivent maintenant être effectuées sur d'autres espèces et étendues à d'autres groupes. Il est nécessaire de les compléter par une étude au microscope électronique à transmission pour déterminer si ces différences superficielles entre espèces ou entre adultes et oncomiracidiums correspondent à des différences ultrastructurales.

Le système osmorégulateur des oncomiracidiums permet de séparer la sous-famille des *Lamellodiscinae* (système osmorégulateur primitif) et celle des *Diplectaninae* (système osmorégulateur évolué) et rapproche cette dernière des *Dactylogyridae, Ancyrocephalidae, Calceostomatidae.* Le développement post-larvaire a permis de suivre les premières phases de la multiplication des protonéphridies.

Le développement post-larvaire se réalise sur le site de fixation que représentent les branchies. A ce niveau les adultes ont parfois des actions pathogènes. Compte-tenu du développement des populations de *Diplectanidae* en milieu confiné et des incidences qui peuvent résulter de leur action pathogène dans les élevages, l'aquaculture risque d'avoir à faire face à des problèmes pathologiques qui nécessiteront des recherches appliquées ou à but finalisé afin de mettre au point des traitements thérapeutiques.

L'éclosion des oncomiracidiums des *Diplectanidae* étudiés parait calée sur le rythme du soleil (les premières éclosions se produisent au lever du soleil). Il permet de constater un lien avec le comportement des hôtes qui résulte vraisemblablement d'une évolution parallèle du parasite et de l'hôte.

Il n'a pas été possible de déterminer quel est, ou quels sont les facteurs responsables de la répartition branchiale des *Diplectanidae*; on peut penser que des facteurs hydrodynamiques liés au courant d'eau respiratoire et à l'oxygénation de l'eau influencent cette répartition. De nouvelles recherches sont encore indispensables car les espèces, ainsi que leurs stades de développement, réagissent différemment à ces facteurs, traduisant sans doute des besoins particuliers.

Toutes les questions posées par les *pluralites* congénériques simultanées ne sont pas encore résolues. Pour les *Diplectanidae* les branchies des hôtes pourraient constituer un milieu suffisamment hétérogène pour permettre la présence simultanée de plusieurs espèces congénériques dont les préférendums peuvent être décalés. La cohabitation serait possible grâce à une restriction de la dimension spatiale de la niche écologique des espèces sympatriques. Cette coexistence est-elle permanente ou seulement temporaire? Dans ce dernier cas, est-elle suivie par l'exclusion d'une espèce par une autre comme semble l'indiquer le cas des deux *Diplectanum* parasites d'*Umbrina canariensis* dans le Golfe de Gascogne? Tous les éléments ne sont pas encore réunis pour répondre à cette passionnante question.

La spécificité parasitaire des *Diplectanidae* (les trois-quarts des espèces sont oioxènes mais plusieurs cas devraient probablement être revus) est conforme à celle de la Classe des Monogènes comme l'a déterminée BYCHOWSKY (1957). Le spectre parasitaire est relativement restreint. Les *Diplectanidae* sont statistiquement des parasites de Perciformes Percoidei et tout particulièrement de *Sparidae,*

Sciaenidae et *Serranidae*. Dans quelques cas, nous avons pu constater que les résultats établis d'après la spécificité parasitaire, se superposent à ceux fournis par la biochimie des hôtes d'après les électrophorèses des protéines du cristallin.

La biogéographie de la famille des *Diplectanidae* (établie d'après les connaissances actuelles) semble être du "type Téthysien" avec une majorité d'espèces à affinités tropicales et/ou subtropicales ou éventuellement tempérées-chaudes (Province Atlanto-Méditerranéenne essentiellement). Les travaux futurs modifieront certainement cette distribution au point de vue de l'extension géographique car la plupart des espèces-hôtes ont été étudiées en quelques points seulement de leur aire de répartition. La biogéographie d'un parasite est une biogéographie au second degré, conséquence directe de la spécificité parasitaire, liée à celle de l'hôte qu'elle ne peut déborder. La restriction de l'extension géographique des parasites par rapport à celle des hôtes traduit vraisemblablement l'action de facteurs abiotiques. L'absence de *Lamellodiscinae* sur les côtes d'Amérique, où l'on trouve des *Sparidae* (famille-hôte préférentielle), n'est probablement pas une conséquence de tels facteurs. Elle résulte peut-être de raisons paléobiogéographiques.

La spécificité des *Diplectanidae* à l'égard du sous-ordre des Percoidei, que BERTIN et ARAMBOURG (1958b: 2387) considèrent comme un groupe de poissons récent et en pleine évolution, pourrait indiquer que cette famille de Monogènes est, elle aussi, d'origine récente. L'établissement de relations phylétiques est d'autant plus hasardeuse que le groupe considéré est dépourvu de fossiles. En nous appuyant sur le Principe de HAECKEL, le développement post-larvaire a, dans quelques cas, compensé cette absence de fossiles. Le domaine couvert avec de tels arguments reste cependant limité et les raisonnements utilisés pour y pallier, même s'ils paraissent logiques, ne constituent pas pour autant une preuve. Les liaisons que nous avons établies constituent des morphoclines représentant peut-être des chronoclines. Des recherches complémentaires sont nécessaires, en particulier sur le système osmorégulateur des oncomiracidiums et le développement post-larvaire des *Rhabdosynochinae* et des *Murraytrematoidinae*.

Le champ des investigations sur la famille des *Diplectanidae* n'est pas entièrement clos. Il offre encore des problèmes de recherches variées. L'étude des oncomiracidiums et du développement post-larvaire apporteront un complément utile. Il est permis de penser que la connaissance de cette famille sera approfondie par l'utilisation d'appareils et de techniques performants: microscope électronique à balayage, microscope électronique à transmission, électrophorèse enzymologique. De nombreuses espèces de *Diplectanidae* seront découvertes (car beaucoup d'espèces-hôtes potentielles n'ont pas encore été examinées) et permettront d'affiner la systématique de cette famille ainsi que sa biogéographie. Elles contibueront peut-être à percer le mystère que constitue l'absence des *Lamellodiscinae* sur les côtes d'Amérique.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ABE T. , 1974. Sphyraenidae. In: F.A.O. species identification sheets for fishery purposes. Eastern Indian Ocean (fishing area 57) and Western Central Pacific (fishing area 71). Volume I. FISHER W. et WHITEHEAD P.J.P.,Editors. Rome, Food and Agriculture Organization of the United Nations.

AGRAWAL N. et SINGH H.S. , 1985. Studies on monogenetic trematodes from fresh water fishes of Gorkpur, U.P., India, Part I. *J. Adv. Zool.*, 6 (1): 59-61.

ALESHKINA L.D., 1984. Nouvelles espèces de la famille des Diplectanidae (Monogenea) dans l'Atlantique Sud-Est. *Zool. Zh.*, 63 (8): 1253-1256.

AKAZAKI M. , 1965. Ecology and external form of the gill trematode *Heteraxine heterocerca* of the yellow-tail *Seriola quinqueradiata. Jap. J. Ecol.*, 15 (4): 155-159.

ALLAIN Ch. et FURNESTIN J. , 1969. Hydrologie de la Méditerranée occidentale (Secteur méridional et Golfe du Lion), en automne 1963. Campagne de la "Thalassa" du 12 octobre au 27 novembre. *Revue Trav. Inst. (scient. tech.) Pêch. marit.*, 33 (1): 5-78.

ALONCLE H. et DELAPORTE F. ,1970. Population et activité de *Thunnus alalunga* de l'Atlantique N-E étudié en fonction du parasitisme stomacal. *Revue Trav. Inst. (scient. tech.) Pêche marit.*, 34 (3): 297-300.

AMANIEU M. ,1966. Introduction à l'étude écologique des plages abritées et des étangs saumâtres du Bassin d'Arcachon. *Actes Soc. linn. Bordeaux*, 103, Sér. A (9): 1-60.

AMANIEU M. , 1967. Introduction a l'étude écologique des réservoirs à poissons de la région d'Archacon. *Vie Milieu*, 18 (2-B): 381-446.

ANDERSON M. ,1981. The change with host age of the composition of the ancyrocephaline (monogenean) population of parasites on thick-lipped grey mullet at Plymouth. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 61 (4): 833-842.

ARAMBOURG C. ,1943. Sur la distribution mésogéenne de quelques poissons actuels et fossiles. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, 217: 462-464.

AUDOUIN J. , CAMPALLO A. , FAURE L., FOUILLAND R. , KERGARIOU G. de, LEGLISE M., DESPREZ W. , FALLOURD F. , GUEGEN T. et RAGUENES G. , 1976. Température et salinité de l'eau de mer au large de Roscoff au cours des années 1959-1970. *Trav. Stan biol. Roscoff, nouv. sér.*, 23: 31-39.

BAER J.-G. , 1931. Etude monographique du groupe des Temnocéphales. *Bull. biol. Fr. Belg.*, 65: 1-57.

BAER J.G. , 1957. Premier symposium sur la spécificité parasitaire des parasites de Vertébrés. Préface: 5. Neuchâtel, Université de Neuchâtel, Institut de Zoologie.

BAER J.G. , 1971. Les Parasites animaux. Paris, Hachette, "L'Univers des Connaissances", 65: 1-256.

BAER J.G et EUZET L. , 1961. Classe des Monogènes, Monogenoidea Bychowsky; *In:* Traité de Zoologie. Anatomie, systématique, biologie; Tome IV. Plathelminthes, Mésozoaires, Acanthocéphales, Némertiens. (Premier fascicule). (GRASSÉ P.P., Directeur): 243-325. Paris, Masson.

BARBAULT R. , 1981. Ecologie des populations et des peuplements. Des théories aux faits. Paris, Masson Editeur, Collection "Maitrises de Biologie": 1-173.

BARBAULT R. , 1983. Ecologie générale. Paris-New York-Barcelona-Milan-Mexico-Sao Paulo, Masson, Collection "Abrégés": 1-224.

BARNABÉ G. , 1976. Contribution à la connaissance de la biologie du Loup *Dicentrarchus labrax* (L.) (Poisson Serranidae). Montpellier, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, thèse de Doctorat: 1-426 (multigr.).

BAUCHOT M. -L. , HUREAU J. -C et MIQUEL J.C., 1981. Sparidae. In: FISCHER W., BIANCHI G. et SCOTT W.B. ,Editeurs. Fiches F.A.O. d'identification des espèces pour les besoins des la pêche. Atlantique centre-est; zones de pêche 34, 47 (en partie). Volume IV. Ottawa, Ministère des Pêches et des Océans, en accord avec l'Organisation des Nations Unies pour l'Alimentation et l'Agriculture.

BAUCHOT M.L. et PRAS A. ,1980. Guide des Poissons marins d'Europe. Lausanne-Paris, Delachaux et Niestlé éditeurs: 1-427.

BAUCHOT M. -L. et SMITH M.M. , 1984. *Sparidae;* In: FAO species identification sheets for fishery purposes. Western Indian Ocean (Fishing area 51). Fisher W. et Bianchi G. editors. Volumes I-VI. Rome, Food and agricultural Organization of the United Nations.

BERTIN L. et ARAMBOURG C. , 1958 a. Ichthyogéographie. In: Traité de Zoologie. Anatomie, Systématique, Biologie. Publié sous la Direction de P. -P. GRASSÉ. Agnathes et Poissons. Anatomie, éthologie, systématique, 13 (3): 1944-1966. Paris, Masson.

BERTIN L. et ARAMBOURG C. ,1958 b. Systématique des Poissons. Super-Ordre des Téléostéens. In: Traité de Zoologie. Anatomie, Systématique, Biologie. Publié sous la Direction de P. -P. GRASSÉ. Agnathes et Poissons. Anatomie, éthologie, systématique. 13 (3): 1815-2500. Paris, Masson.

BEVERLEY-BURTON M. , 1984. Monogenea and Turbellaria. *In:* Guide to the parasites of fishes of Canada. Part 1. (MARGOLIS L. and KABATA Z., Editors). Ottawa, Department of Fisheries and Oceans.

BEVERLEY-BURTON M. et SURIANO D.M. , 1981. A revision of *Cycloplectanum* Oliver, 1968 (Monogenea: Diplectanidae) and descriptions of *C. hongkongensis* n. sp. and *C. lantauensis* n. sp. from *Epinephelus* spp. (Serranidae) in the South China Sea. *Can. J. Zool.*, 59 (7): 1276-1285.

BICAL C. ,1979. Contribution à l'activité respiratoire du bar juvénile, *Dicentrarchus labrax* (L.): influence de la température, de la salinité et de la teneur en oxygène du milieu. Paris, Université Pierre et Marie Curie, Paris VI, Thèse de 3° Cycle Océanographie biologique: 1-112 (multigr.).

BLONDEL J. ,1979. Biogéographie et écologie. Paris, Masson, Collection d'Ecologie, 15: 1-173.

BLONDEL J. et BOURLIERE F., 1979. La niche écologique, mythe ou réalité? *Terre Vie*, 33 (4): 345-374.

BLOT J. , 1973. Etude des faunes ichthyologiques fossiles et interprétation de l'évolution du milieu marin en Méditerranée. Monaco, Commission internationale pour l'Exploration scientifique de la Mer Méditerranée, (Journées ichthyologiques (Rome), 30 novembre-1 décembre 1970): 13-20.

BOCQUET C. , 1970. Espèce biologique. Paris, Encyclopaedia Universalis, 6: 545-548.

BOUGIS P., 1959 a. Atlas des Poissons. Fasc. I. Poissons marins. Tome I. Généralités, Requins, Raies, Clupes, Gades, Poissons plats. Paris, Boubée et Cie. édit., 1-202,

BOUGIS P., 1959 b. Atlas des Poissons. Fasc. II. Poissons marins. Tome II. Perches de mer, Thons, Rascasses, Poissons de récifs, etc. Paris, Boubée et Cie édit., 1-234.

BOUGIS P. , GINAT M. et RUIVO P. , 1956. Recherches hydrologiques sur le Golfe du Lion. *Vie Milieu*, 7 (1): 1-18.

BOURGAT R., 1977. Etude comparative des Polystomes (Monogènes) de Ranidés (Anoures) du Sud Togo. Description de *Polystoma togoenis n. sp. Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3° sér., 449 (Zool. 312): 447-463.

BOURGAT R., 1981. Aide de l'helminthologie à la connaissance des Amphibiens. *Monitore zool. ital.*, nuov. ser., suppl. 15(17): 353-357.

BOURGAT R. et MURITH D. , 1980. *Polystoma lamottei* n. sp. et P. *aeschlimanni* n. sp. , deux Polystomes (Monogènes) de la même espèce d'amphibien: *Ptychadaena pumilio* (Boulenger, 1920). *Z. ParasitKde*, 62 (3)/ 293-301.

BOVET J. , 1959. Observations sur l'œuf et l'oncomiracidium de *Diplozoon paradoxum* von Nordmann, 1832. *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. Nat.* , 82: 231-245.

BOVET J. , Contribution à la morphologie et à la biologie de *Diplozoon paradoxum* V. Nordmann, *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.* , 90: 63-159.

BRAGONI G. , ROMESTAND B. et TRILLES J. -P. , 1984. Parasitoses à Cymothoadien chez le Loup, *Dicentrarchus labrax* (Linnaeus, 1758) en élevage. I. Ecologie parasitaire dans le cas de l'étang de Diana (Haute-Corse) (Isopoda, Cymothoidae). *Crustaceana*, 47 (1): 44-51.

BRAVO HOLLIS M. , 1953. Monogeneos de las branquias de peces marinos de las costas de Mexico. *Mems Congr. cien. Méx.* , 7: 139-146.

BRAVO HOLLIS M. ,1954. *Diplectanum amplidiscatum* n. sp. , Trématode monogénétique des branchies d'un poisson marin. *Annls Parasit. hum. comp.* , 29 (1-2):37-41.

BRESCIANI J. , 1973. The ultrastructure of the integument of the monogenean *Polystoma integerrimum* (Frölich, 1971). *K. Vet.-og Landbøhisk. Aarsskr.* ,:14-27.

BRUSLÉ J. et BRUSLÉ S. , 1975. Comparaison des périodes de maturité sexuelle de trois espèces de Serrans méditerranéens. *Bull. Soc. zool. Fr.* , 100 (1):115-116.

BYCHOWSKY B. E. , 1933. Die Bedeutung der monogenetischen Trematoden für die Erforschung der systematischen Beziehungen der Karpfenfishe. *Zool. Anz.* ,102 (9-10): 243-251.

BYCHOWSKY B. , 1937. Ontogenèse et relations phylétiques des vers plats parasites (en russe). *Izv. Akad. Nauk SSSR*, Sér. Biol. ,4: 1353-1383.

BYCHOWSKY B.E. , 1957. Trematodes monogénétiques, leur systématique et phylogénie (en russe). Moscou, editions de l'Académie des Sciences: 1-509.

BYCHOWSY B.E. , 1961. Monogenetic Trematodes. Their systematics and phylogeny. (Translated by P. C.

OUSTINOFF; W.J. HARGIS Jr, edtr). Washington, American Institute of biological Sciences: 1-626.

BYCHOWSKY B.E. , KOROTAJEVA V.D. et NAGIBINA L.F. 1970. *Montchadskyella intestinale* gen. et sp. n., un nouveau représentant de Monogènes endoparasites (Monogenoidea) (en russe). *Parazitologya*, 4 (5): 451-456.

BYCHOWSKY B.E. et NAGIBINA L.F. , 1975. Nouvelles données sur le développement postembryonnaire de quelques représentants des Monogenoidea (en russe). *Parazitologiya*, 9 (3): 209-218.

BYCHOWSKY B.E. et NAGIBINA L.F. , 1976. Nouvelles espèces du genre *Telegamatrix* Ramalingam, 1955 (Monogenoidea, *Diplectanidae*). (en russe). *Biol. mar.* , 2: 10-15.

BYCHOWSKY B.E. et NAGIBINA L.F. , 1977. A propos de la position systématique de quelques représentants des Monogènes Monopisthocotylea parasites des poissons de mer (en russe). *Parazit. Sb*, 27: 7-17.

BYCHOWSKY B.E. et NAGIBINA L.F. , 1978. Révision des *Ancyrocephalinae* Bychowsky, 1937 (Monogenoidea). (en russe). *Parazit. Sb.* , 28: 5-15.

BYRNES T. , 1986. Five species of Monogenea from Australian bream *Acanthopagrus* spp. *Aust. J. Zool.* , 34 (1): 65-86.

BYRNES T. , 1987. Six species of *Lamellodiscus* (Monogenea: Diplectanidae) from australian bream (*Acanthopagrus* spp.). *Proc. Seto mar. biol. lab.* (sous presse).

CABALLERO y C.E. et BRAVO-HOLLIS M. , 1961. Tremátodos de peces de aguas mexicanas del Pacífico. XX. Tres especies de monogenoidea Bychowsky, 1937. *An. Inst. Biol. Univ. Méx.* , 32 (1-2): 201-217.

CABALLERO y CABALLERO E. , BRAVO-HOLLIS M. et GROCOTT R. G. , 1955. Helmintos de la República de Panama. XIV. Tremátodos monogéneos de peces marinos del Océano Pacífico del Norte, con descipción de nuevas formas. *An. Inst. Biol. Univ. Méx.*, 26: 117-147.

CARTON Y. , 1968 a. Spécificité parasitaire de *Sabelliphilus sarsi* parasite de *Spirographis spallanzani*. III. Mise en évidence d'une attraction biochimique du Copépode par l'Annélide. *Archs Zool. exp. gén.* , 109 (1): 123-144,

CARTON Y. , 1968 b. Comportement et spécificité parasitaire chez les Copépodes parasites. Essai d'analyse expérimentale. *Archs Zool. exp. gén.* , 109 (4): 545-590.

CERFONTAINE P. , 1896. Contribution à l'étude des Octocotylidés. *Archs Biol.* , 14 (3): 497-560.

CERFONTAINE P. , 1898. Contribution à l'étude des Octocotylides. IV. Nouvelles observations sur le genre *Dactylocotyle* et description de *Dactylocotyle luscae*. *Archs Biol.* , 15 (2): 301-328.

CHABAUD A.G. , 1957. La spécificité parasitaire chez les Nématodes parasites de Vertébrés. In: Premier Symposium sur la spécificité parasitaire des parasites de Vertébrés: 230-243. Neuchâtel, Université de Neuchâtel Institut de Zoologie.

CHABAUD A.G. et DURETTE-DESSET M.-C. , 1978. Parasitisme par plusieurs espèces congénériques. *Bull. Soc. zool. Fr.* , 103 (4): 459-464.

CHAO L.N. , 1978. A basis for classifying Western Atlantic Sciaenidae (Teleostei: Perciformes). *N.O.A.A. techn. Rep., N.M.F.S. circul.* , 415: 1-64.

CHAO L.N. et TREWAVAS E. , 1981. Sciaenidae. In: FISHER W. , BIANCHI G. et SCOTT W;B. , Editeurs. Fiches F.A.O. d'identification des espèces pour les besoins de la pêche. Atlantique centre-est; zones de pêche 34, 47 (en partie). Volume IV. Ottawa, Ministère des Pêches et des Océans, en accord avec l'Organisation des Nations Unies pour l'Alimentation et l'Agriculture.

CHATTON E. , 1923. Technique de double inclusion à l'agar et à la paraffine pour microtomie, avec orientation ou en en masse, d'objets très petits. *C.r. Séanc. Soc. Biol.* , 75 (1): 199-202.

CHATTON E. , 1927. La micro-inclusion à l'agar-paraffine, technique protistologique et embryologique. *Bull. Hist. appl. Phys. Path. Techn. microsc.* 4: 355-363.

CHAUHAN B.S. , 1945. Trematodes from Indian marine fisches. Part I. On some new Monogenetic Trematodes of the suborders *Monopisthocotylea* Odhner, 1912, and *Polyopisthocotylea* Odhner, 1912. *Proc. Indian Acad. Sci.* , Sect. B, 21 (1): 129-159.

CHAUHAN B.S. , 1954. Studies on the trematode fauna of India. Part I. Subclass Monogenea. *Rec. Indian Mus.* , 51 (2): 113-208.

CHERNIN E. , 1970. Behavioral responses of miracidia of *Schistosoma mansoni* and other Trematodes to substances emitted by snails. *J. Parasit.* , 56 (2): 287-296.

CHERVINSKI J. , 1975. Sea basses, *Dicentrarchus labrax* (Linné) and D. *punctatus* (Block) (Pisces, Serranidae), a control fish in fresh water. *Aquaculture*, 6: 249-256.

COBBOLD 1864. Entozoa: an introduction to the study of helminthology, with reference, more particularly, to tthe internal parasites of man. London, Groombridge and Sons: I-XXVII + 1-480.

CONE D.K. et BEVERLEY-BURTON M. , 1981. The surface topography of *Benedenia* sp. (Monogenea: Capsalidae). *Can. J. Zool.* , 59 (10): 1941-1946.

CONE D.K. et BURT M.D.B. , 1981. The invasion route of the gill parasite *Urocleidus adspectus* Mueller, 1936 (Monogenea: Ancyrocephalinae). *Can. J. Zool.* , 59 (11): 2166-2171.

CONE D.K. et BURT M.D.B. , 1982. The behaviour of *Urocleidus adspectus* Mueller, 1936 (Monogenea) on the gills of *Perca flavescens. Can. J. Zool.* , 60 (12): 3237-3240.

DARDIGNAC J. , 1961. Les ombrines des côtes atlantiques du Maroc (avec remarques sur les types conservés au Muséum National d'Histoire Naturelle). *Revue Trav. Inst. (scient. tech.) Pêch. marit.* 25 (3): 263-279.

DARESTE C. , 1867. Sur le mode de production de certaines races d'animaux domestiques. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci.* , *Paris,* 64: 423-426.

DAWES B. , 1947. The Trematoda of British fishes. *Ray Soc. Publs:* 1-364.

DAWES B. , 1956. The Trematoda with special reference to British and europeans forms. Cambridge, University Press: I-XVI+ 1-644.

DELAMARE DEBOUTTEVILLE C. , 1972. Les Zoologistes auraient-ils honte de leur Science? Le point de vue d'un Ecologiste et d'un Zoologiste. *Bull. Soc. Écol.* , 3 (4): 377-382.

DE LA PAZ R. , 1975. Systématique et phylogenèse des Sparidae du genre *Diplodus* Raf. (Pisces, Teleostei). *Trav. Docums O.R.S.T.O.M.* 45: 1-96.

DE LA PAZ R. , BAUCHOT M.-L. et DAGET J. , 1973 (1974). Systématique et phylogenèse des *Diplodus* du groupe *sargus. Acta biol. jugosl. Ichthyologia,* 5 (1): 113-128.

DE SYLVA D.P. , 1973. Barracudas (Pisces: Sphyraenidae) of the Indian Ocean and adjacent seas. A preliminary review of their systematics and ecology. *J. mar. biol. Ass. India,* 15 (1): 74-94.

DIESING K.M. , 1858. Revision des Myzhelminthen. Abteilung: Trematoden. *Sber. Akad. Wiss. Wien,* 32 (21): 307-390.

DIEUZEIDE R. , 1929. Les Sciénidés des côtes algériennes. *Bull. Stn Agric. Pêche Castiglione,* 1: 131-161.

DIEUZEIDE R. , NOVELLA M. et ROLAND J. , 1954. Catalogue des poissons des côtes algériennes. II. Ostéoptérygiens. *Bull. Stn Agric. Pêche Castiglione,* nouv. Sér. , 5: 1-258.

DOLGIKH A.V. et NAIDENOVA N.N. , 1967. Helminth fauna of *Diplodus annularis.* (en russe). *Nauch. Dokl. vyssh. Shk. Biol. Nauk.* , 11: 13-16.

DOSSOU C.T. , 1985. Monogènes parasites de poissons d'eau douce au Bénin (Ouest-Africain). Montpellier, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Thèse de Doctorat d'Etat, Mention Sciences: 1-121 (multigr.).

DUBOIS A. , 1981. Quelques réflexions sur la notion de genre en zoologie. *Bull. Soc. zool. Fr.* , 106 (4): 503-513.

DUBOIS A. , 1982. Les notions de genre, sous-genre et groupe d'espèces en zoologie à la lumière de la systématique évolutive. *Monitore zool. ital.* , nuov. ser., 16: 9-65.

DUFOSSÉ Dr. , 1856. De l'hermaphrodisme chez certains vertébrés. *Annls Sci. nat.* , 4° Sér. , 5: 295-330.

DUFOUR L. , 1844. Anatomie générale des Diptères. *Annls Sci. nat.* , 3° sér. , Zool. , 1: 244-264.

DUOBINIS-GRAY L.F. , TOOLE J.E. , et CORKUM K.C. , 1985. Distribution and fine structure of tegumental receptors in *Onchocleidus cyanellus* (Monogenea: Ancyrocephalinae). *Proc. helminth. soc. Wash.,* 52 (2): 175-179.

EHLERS U. et EHLERS B. , 1977. Monociliary receptors in intersticial Proseriata and Neorhabdocoela (Turbellaria Nesophora). *Zoomorphologie,* 86 ( ): 197-222.

EL-NAGGAR M.M. et KEARN G.C. , 1980. Ultrastructural observations on the anterior adhesive apparatus in the monogeneans *Dactylogyrus amphibothrium* Wagener, 1857 and *D. hem iamphibothrium* Ergens, 1956. *Z. P*arasitKde, 61 : 223-241.

ERGENS R. , 1960. Faune helminthologique de quelques poissons d'Albanie (en russe). *Cslkà Parasit.* , 7: 49-90.

ERGENS R. , 1981. *Diplectanum lacustre* Thurston et Paperna, 1969 (Monogenea: Diplectanidae) from the egyptian *Lates niloticus. Folia parasit.* , 28 (2): 160.

EUZET L. , 1955. Larves gyrodactyloïdes nageantes de quelques trématodes monogénétiques de poissons marins. *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.* , 78: 71-79.

EUZET L. , 1957 a. Larves gyrodactyloïdes nageantes de quelques *Microcotylidae* (Trematoda-Monogenea). *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.* , 80: 185-194.

EUZET L. , 1957b. Recherches sur les *Monogenoidea* parasites de poissons marins. *Annls Parasit. hum. comp.* , 32 (5/6): 469-481.

EUZET L. , 1972. Parasitisme branchial simultané par deux espèces congénériques de Monogenea Monopisthocotylea. Comptes-Rendus du 1er Multicolloque européen de Parasitologie, Rennes 1-4 sept. 1971: 76-77.

EUZET L. , 1984. Diplectanidae (Monogenea) parasites de poissons des iles Kerkennah (Tunisie). *Archs Inst. Pasteur Tunis*, 61 (4): 463-474.

EUZET L. et AUDOUIN J. , 1959. Sur un genre nouveau de *Monogenoidea* parasite de la Dorade *Chrysophrys aurata* L. *Revue Trav. Inst. (scient. tech.) Pêch. marit.* 23 (3): 317-322.

EUZET L. et COMBES C. , 1980. Les problèmes de l'espèce chez les animaux parasites. *In:* Les problèmes de l'espèce dans le règne animal. Tome III. (BOCQUET Ch., GÉNERMONT J. et LAMOTTE M. Dirs). *Mém. Soc. zool. Fr.* , 40: 239-285.

EUZET L. et DOSSOU C. , 1979. Anatomie et position systématique du Monogène *Heterotesia voltae* Paperna, 1969. *Bull. Inst. fr. Afr. N.* , 41, sér. A (3): 505-511.

EUZET L. et DURETTE-DESSET M.C. , 1973 (1974). *Diplectanum cayennensis* n.sp. (Monogenea) parasite branchial de *Plagioscion auratus* (Castelnau, 1855) (Téléostéen, Sciaenidae) sur les côtes de Guyanne. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. , Paris,* 3° Sér. , 137 (Zool. 101): 789-784.

EUZET L. et KTARI M.H. , 1970. Le développement larvaire et la position systématique des *Calceostomatidae (Monogenea). C.r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris,* Sér. D, 271 (25): 2332-2335.

EUZET L. et KTARI M.H. , 1973. Les Calceostomatidae (Monogenea) parasites de téléostéens du Golfe de Tunis. Développement larvaire et position systématique. *Bull. Inst. Océanogr. Pêch. Salamnbô,* 2 (4): 605-622.

EUZET L. et OLIVER G. , 1965. *Lamellodiscus serranelli* n. sp. *(Monogenea)* parasite de Téléostéens du genre *Serranus. Annls. Parasit. hum. comp.* , 40 (3): 261-264.

EUZET L. et OLIVER G. , 1965. *Diplectanidae (Monogenea)* de Téléostéens de la Méditerranée occidentale. II. Parasites *d'Epinephelus gigas* (Brünnich, 1768). *Annls Parasit. hum. comp.* , 40 (5): 517-523.

EUZET L. et OLIVER G. , 1966. *Diplectanidae (Monogenea)* de Téléostéens de la Méditerranée occidentale. III. Quelques *Lamellodiscus* Johnston et Tiegs, 1922, parasites de poissons du genre *Diplodus (Sparidae). Annls Parasit. hum. comp.* , 41 (6): 573-598.

EUZET L. et OLIVER G. , 1967. *Diplectanidae (Monogenea)* de Téléostéens de la Méditerranée occidentale. IV. Quelques *Lamellodiscus* Johnston et Tiegs, 1922, parasites de poissons du genre *Pagellus* Cuvier, 1829 *(Sparidae). Annls Parasit. hum. comp.* , 42 (4): 407-425.

EUZET L. et RAIBAUT A., 1960. Le développement post-larvaire de *Squalonchocotyle torpedinis* (Price,1942) *(Monogenea, Hexabothriidae). Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.* , 83: 101-108.

EUZET L. et RAZARIHELISOA M. , 1959. Sur quelques Monogénes de *Sphyraena commersonii (Teleostei, Sphyraenidae). Bull. Soc. zool. Fr.* , 84 (1): 77-85.

EUZET L. et SANFILIPPO D. , 1983. *Ligophorus parvicirrus* n. sp. (Monogenea, Ancyrocephalidae) parasite de *Liza ramada* (Risso, 1826) (Teleostei, Mugilidae). *Annls Parasit. hum. comp.* , 58 (4): 325-335.

EUZET L. et SURIANO D. , 1977. *Ligophorus* n. g. (Monogenea, Ancyrocephalidae) parasite de Mugilidae (Téléostéens) en Méditerranée. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. , Paris,* 3° sér. , 329 (Zool. 472): 799-822.

EUZET L. et TRILLES J.P. , 1960. Sur deux Monogènes nouveaux de *Sphyraena sphyraena* (L.) *(Teleostei Sphyraenidae). Bull. Soc. zool. Fr.* , 85 (2-3): 189-198.

FIALA M. , 1972-1973. Etudes physico-chimiques des eaux et sédiments de l'étang de Bages-Sigean (Aude). *Vie Milieu,* 23 (1-B): 21-50.

FINLAYSON J.E. , 1982. The alleged alternation of sexual phases in *Kuhnia scombri,* a monogenean of *Scomber scombrus. Parasitology,* 84 (2): 303-311.

FISHER W. (Ed.), 1973. Fiches FAO d'identification des espèces pour les besoins de la pêche. Méditerranée et Mer Noire (zone de pêche 37). Volumes I et II. Rome, Organisation des Nations Unies pour l'Alimentation et l'Agriculture.

FISHER W. (Ed.), 1978. FAO species identification sheets for fishery purposes. Western Central Atlantic

(Fishing Area 31). Volumes I-VII. Rome, Food and Agricultural Organization of the United Nations.

FISHER W. et BIANCHI G. (Eders), 1984. FAO species identification sheets for fishery purposes. Western Indian Ocean (Fishing area 51). Volumes I-VI. Rome, Food and Agricultural Organization of the United Nations.

FISHER W. , BIANCHI G. et SCOTT W.B. (Eds), 1981. Fiches F.A.O. d'identification des espèces pour les besoins de la pêche. Atlantique centre-est; zones de pêche 34, 47 (en partie). Volumes I-VII. Ottawa, Ministère des Pêches et des Océans, en accord avec l'Organisation des Nations Unies pour l'Alimentation et l'Agriculture.

FISHER W. et WHITEHEAD P.J.P. (Eds), 1974. FAO Species identification sheets for fishery purposes. Eastern Indian Ocean (Fishing area 57) and Western Central Pacific (Fishing area 71). volumes I-IV. Rome, Food and Agricultural Organization of the United Nations.

FRANKLAND H.M.T. , 1955. The life-history and bionomics of *Diclidophora denticulata* (Trematoda: Monogenea). *Parasitology*, 45 (3-4): 313-351.

FUHRMANN O. , 1928. *Trematoda*. In Handbuch der Zoologie. Eine Naturges-Chichte der Stamme des Tierreiches. Berlin-Leipzig, Walter de Gruyter édit., 2 (3): 1-140.

FURNESTIN J. , 1960. Hydrologie de la Méditerranée occidentale (Golfe du Lion, Mer Catalane, Mer d'Alboran, Corse orientale). 14 juin-20 juillet 1957. *Revue Trav. Inst. (scient. techn.) Pêch. marit.* , 2 (1): 5-119.

GRASSÉ P.P. , 1978. Biologie moléculaire, Mutagenèse et Evolution. Paris, Masson, Collection "Les Grands Problèmes de la Biologie", 13: 1-117.

GREENWOOD P.H. , ROSEN D.E. , WEITZMAN S.H. , et MYERS G. , 1966. Phyletic studies of Teleostean Fishes, with a provisional classification of living forms. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.* , 131 (4): 341-455.

GRÖBEN G. , 1940. Beobachtungen über die Entwicklung vershiedener Arten von Fischschmarotzern aus der Gattung *Dactylogyrus*. *Z. ParasitKde*, 11 (5): 611-636.

GUPTA N.K. et KHANNA M. , 1974. On some of the monogenetic trematodes of marine fishes from Port-blair (Andanam and Nicobar Islands, India). Part 1. *Revta Ibér. Parasit.* , 34 (3-4): 257-272.

GUPTA N.K. et KHULLAR M. , 1967. On a new monogenetic trematode, *Lamellodiscus minousi* n. sp. *(Diplectanidae)* from gills of the marine food fish at Bombay (India). *Res. Bull. Panjab Univ. Sci.* , 18 (3-4): 429-431.

GUPTA G.P. et KRISHNA, 1979. On some monogenetic Trematodes from marine fishes of Puri, Orissa. *Indian J. Helminth.* , 31 (2): 81-110.

GUPTA S.P. et SHARMA R.K. , 1984. On some monogenetic trematodes of fishes. *Indian J. Helminth.* , 34 (2): 85-105.

GUSSEV A.V. , 1966. Some new species of *Dactylogyrus* from the european freshwater fishes. *Folia parasit.*, 13 (4): 289-321.

GUSSEV A.V. , 1978 a. *Monogenoidea* d'eau douce. Principes de Systématique. Etude de la faune mondiale et de son évolution (en russe). *Parazit. Sb.* , 28: 96-198.

GUSSEV A.V. , 1978 b. Some controversial problems in classification of Monogeneans. *Folia parasit.* , 25 ( ): 323-331.

GUSSEV A.V. (Rédacteur), 1985. Détermination des parasites de poissons d'eau douce de la faune d'U.R.S.S. Sous la direction de O.N. BAUER. Tome 2. Parasites Métazoaires (Première partie). Léningrad, Editions "Sciences": 1-425.

GUSSEV A.V. et FERNANDO C.H. , 1973. Dactylogyridae (Monogenoidea) from the stomach of fishes. *Folia parasit.* , 20: 207-212.

HALTON D.W. , 1979. The surface topography of a Monogenean, *Diclidophora merlangi* revealed by scanning electron microscopy. *Z. ParasitKde*, 61 (1): 1-12.

HANEK G. et FERNANDO C.H. , 1978 a. Spatial distribution of gill parasites of *Lepomis gibbosus* (L.) and *Ambloplites rupestris* (Raf.). *Can. J. Zool.* , 56 (6): 1235-1240.

HANEK G. et FERNANDO C.H. , 1978 b. Seasonal dynamics and spatial distribution of *Urocleidus ferox* Mueller 1934 a gill parasite of *Lepomis gibbosus* (L.). *Can. J. Zool.* , 56 (6): 1241-1243.

HARDIN G. , 1960. The competitive exclusion principle. An idea that took a century to be born has implications in ecology, economics, and genetics. *Science*, 131: 1292-1297.

HARGIS W.J.Jr. , 1954. Monogenetic Trematodes of some Gulf of Mexico fishes. *Diss. Abstr.* , 14 (7): 1-3.

HARGIS W.J.Jr. , 1955. Monogenetic Trematodes of Gulf of Mexico fishes. Part V. The superfamily Capsaloidea. *Trans. Am. microsc. Soc.* , 74 (3): 202-225.

HARGIS W.J.Jr. , 1956. Monogenetic Trematodes of Gulf of Mexico fishes. X. The family Microcotylidae Taschenberg 1879. *Trans. Am. microsc. Soc.* , 75 (4): 436-453.

HARGIS W.J. , 1957. The host-specificity of monogenetic trematodes. *Expl Parasit.* , 6: 610-625.

HARGIS W.J. , 1958. Parasites and fisheries problems. Proceedings of the Gulf and Caribbean fisheries Institute, 11° annual Session: 70-75.

HARGIS W.J. , 1959. Systematic notes on the Monogenetic Trematodes. *Proc. helminth. Soc. Wash.* , 26: 14-31.

HEDGPETH J.W. , 1957. Marine biogeography. *In:* Treatise on marine ecology and paleoecology. Volume I. Ecology. Chapter 13. *Geol. Soc. Am.* , *Mem.*, 67 (1): 359-382.

HERVÉ P. , 1978. Ichthyofaunes comparées de deux étangs littoraux du Rousssillon: Salses-Leucate et Canet-Saint-Nazaire. Ecologie générale et biologie de diverses espèces de Poissons. Paris, Université de Paris VI, Thèse de Doctorat de 3° Cycle (Océanographie biologique): 1-253 (multigr.).

HERVÉ P. et BRUSLÉ J., 1980. L'étang de Salses-Leucate. Ecologie générale et ichthyofaune. *Vie Milieu*, 30 (3-4): 275-283.

HOLMES J.-C. , 1961. Effects of concurrent infections on *Hymenolepis diminuta* (Cestoda) and *Moniliformis dubius* (Acanthocephala). I. General effects and comparison with crowding. J. *Parasit.* , 47 (2): 109-216.

HOSHINA T. , 1968. On the monogenetic trematode, *Benedenia seriolae*, parasitic on yellowtail, *Serriola quinqueradiata. Bull. Off. int. Epizoot.* , 69 (7-8): 1179-1191.

HUREAU J.C. et MONOD Th. (Rédacteurs), 1973. Clofnam. Cataloque des Poissons de l'Atlantique du nord-est et de la Méditerranée. Paris, UNESCO, I: I-XXII + 1-683; II: 1-331.

HUSSON R. , 1970. Glossaire de Biologie animale. Paris, Gauthier-Villars: 1-299.

IZIUMOVA N.H. , 1956. Material on the biology of *Dactylogyrus vastator* Nybellin (en russe). *Parazit. Sb.* , 16: 229-243.

JACQUES G. , CAHET G. , FIALA M. , NEVEUX J. et PANOUSE M. , 1975. Caractéristiques du milieu pélagique des étangs de Bages-Sigean et de Salses-Leucate pendant l'été 1974. *Vie Milieu*, 25 (1-A): 1-18.

JACQUES G. , RAZOULS Cl. et THIRIOT A. , 1969. Climat et hydrologie à Banyuls-sur-Mer (Golfe du Lion) 1965-1968. *Vie Milieu*, 20 (2-B): 279-316.

JOHNSON G.D. , 1980. The limits and relationships of the Lutjanidae and associated families. *Bull. Scripps Instn Oceanogr.* , 24: 1-114.

JOHNSON G.D. , 1983. *Niphon spinosus:* a primitive Epinepheline Serranid, with comments on the monophyly and intrarelationsships of the Serranidae. *Copeia*, 3: 777-787.

JOHNSON T.H. et TIEGS O. , 1922. New Gyrodactyloid Trematodes from australian fishes, together with a reclassification of the super-family *Gyrodactyloidea. Proc. linn. Soc. N.S.W.* , 47 (2): 83-131.

JOURDANE J. , 1977. Ecologie du développement et de la transmission des plathelminthes parasites de *Soricidae* pyrénéens. *Mém. Mus. natn. Hist. nat.* , *Paris*, nouv. sér. , sér. A (Zool.), 103: 1-171, pl. 1-20.

JUSTINE J. -L. , 1985. Etude ultrastructurale comparée de la spermiogenése des Digènes et des Monogènes (Plathelminthes). Relations entre la morphologie du spermatozoïde, la biologie de la fécondation et la phylogénie. Montpellier, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Thèse de Doctorat d'Etat: 1-230 (multigr.).

JUSTINE J. -L. , LAMBERT A. et MATTEI X. , 1985. Spermatozoon ultrastructure and phylogenetic relationships in the monogeneans (Platyhelminthes). *Int. J. Parasit.* , 15 (6): 601-608.

JUSTINE J. et MATTEI X. , 1982. Présence de spermatozoïdes à un seul axonème dans trois familles de Monogènes Monopisthocotylea: *Ancyrocephalidae, Diplectanidae* et *Monocotylidae. Annls Parasit. hum. comp.* , 57 (4): 419-420.

JUSTINE J. -L. et MATTEI X. , 1984. Comparative ultrastructural study of spermiogenesis in Monogeneans (Flatworms). 4. *Diplectanum* (Monopisthocotylea Diplectanidae). *J. Ultrastruct. Res.* , 88 (1): 77-91.

KARYAKARTE P.P. et DAS S.R. , 1978. A new monogenetic trematoda, *Lamellospina indiana* n. sp; (Monopisthocotylea: Diplectanidae) from the marine fish *Nemipterus japonicus* (Gunther) in India. *Riv. Parassit.* , 39 (1): 19-22.

KEARN G.C. , 1963 a. The life cycle of the monogenean *Entobdella soleae* a skin parasite of the common sole. *Parasitology*, 53 (2): 253-263.

KEARN G.C. , 1963 b. The egg oncomiracidium and larval developement of *Entobdella soleae*, a monogenean skin parasite of common sole. *Parasitology*, 53 (3-4): 435-447.

KEARN G.C. , 1963 c. The oncomiracidium of *Capsala martinieri*, a monogenean parasite of the sun fish (*Mola mola*). *Parasitology*, 43 (3-4): 449-453.

KEARN G.C. , 1963 d. Feeding in some Monogenean skin parasites: *Entobdella soleae on Solea solea* and *Acanthocotyle* sp. on *Raia clavata*. *J. mar. biol. Ass. U.K.* , 43 (3): 749-766.

KEARN G.C. , 1965. The biology of *Leptocotyle minor*, a skin parasite of the dogfish, *Scyliorhinus canicula*. *Parasitology*, 55 (3): 473-480, pl I.

KEARN G.C. , 1967 a. The life-cycles and larval development of some acanthocotylids (Monogenea) from Plymouth rays. *Parasitology*, 57 (1): 157-167.

KEARN G.C. , 1967 b. Experiments on host-finding and host specificity in the monogenean skin parasite *Entobdella soleae*. *Parasitology*, 57 (3): 585-605.

KEARN G.C. , 1968. The development of the adhesive organs of some diplectanid, tetraonchid and dactylogyrid gill parasites (Monogenea). *Parasitology*, 58 (1): 149-163.

KEARN G.C. , 1970 a. The production, transfer and assimilation of spermatophores by *Entobdella soleae*, a monogenean skin parasite of the common sole. *Parasitology*, 60 (2): 301-311, pl. I.

KEARN G.C. , 1970 b. The oncomiracidia of the monocotylid monogeneans *Dictyocotyle coeliaca* and *Calicotyle kroyeri*. *Parasitology*, 61 (1): 153-160.

KEARN G.C. , 1971. The physiology and behaviour of the monogenean skin parasite *Entobdella soleae* in relation to its host (*Solea solea*). In: Fallis A.M. editor: Ecology and physiology of parasites. Toronto, University of Toronto Press: 161-186.

KEARN G.C. , 1974 a. Nocturnal hatching in the monogenean skin parasite *Entobdella hippoglossi* from the halibut, *Hippoglossus hippoglosus*. *Parasitology*, 68 (1): 168-172.

KEARN G.C. , 1974 b. The effects of fish skin mucus on hatching in the monogenean parasite *Entobdella soleae* from the skin of the common sole, *Solea solea*. *Parasitology*, 68 (1): 173-188.

KEARN G.C. , 1974 c. A comparative study of the glandular and excretory systems on the oncomiracidia of the monogenean skin parasite. *Entobdella hippoglossi*, *E. diadema* and *E. soleae*. *Parasitology*, 69 (2): 257-269.

KEARN G.C. , 1975. The mode of hatching of the monogenean *Entobdella soleae*, a skin parasite of the common sole (*Solea solea*). *Parasitology*, 71 (3): 419-431.

KEARN G.C. et MACDONALD S. , 1976. The chemical nature of host hatching factors in the monogenean skin parasite *Entobdella soleae* and *Acanthocotyle lobianchi*. *Int. J. Parasit.* , 6: 457-466.

KIENER A. , 1978. Ecology, physiologie et économie des eaux saumâtres - Paris, Masson, Collection "Biologie des Milieux marins", 1: 1-220.

KLOPFER P.H. , 1972. Habitats et territoires des animaux. Etude de l'utilisation de l'espace par les animaux. Traduit par C. Ropartz. Paris, Gauthier-Villars, Collection "Discours de la Méthode": 1-151.

KØIE M. , 1971 a. On the histochemistry and ultrastructure of the redia of *Neophasis lageniformis* (Lebour, 1910) (Trematoda, Acanthocolpidae). *Ophelia*, 9 (1): 113-143.

KØIE M. , 1971 b. On the histochemistry and ultrastructure of the tegument and associated structures of the cercaria of *Zoogonoides viviparus* in the first intermediate host. *Ophélia*, 9 (1): 165-206.

KØIE M.,1973. The host parasite interface and associated structures of the cercaria and adult *Neophasis lageniformis* (Lebour, 1910). *Ophelia*, 12: 205-219.

KRITSKY D.C. et BEVERLEY-BURTON M. , 1986. The status of *Pseudorhabdosynochus* Yamaguti, 1958, and *Cycloplectanum* Oliver, 1968 (Monogenea: Diplectanidae). *Proc. biol. Soc. Wash.* , 99 (1): 17-20.

KRITSKY D.C. , MIZELLE J.D. et BILQEES F.M. , 1978. Studies on Monogenea of Pakistan. III. Status of the Calceostomatidae (Parona et Perugia, 1890) with a redescription of *Neocalceostoma elongatum* Tripathi, 1957 and the proposal of *Neocalceostomoides* gen. n. *Proc. helminth. oc. Wash.* , 45 (2): 149-154.

KRITSKY D.C. et THATCHER V.E. , 1984. Neotropical Monogenea. 6. Five new species of *Diplectanum* (Diplectanidae) from freshwater Teleosts, *Plagioscion* spp. (Sciaenidae), in Brazil. *Proc. biol. Soc. Wash.* , 97 (2): 432-441.

KTARI M.H. , 1969. Recherches sur l'anatomie et la biologie de *Microcotyle salpae*, Parona et Perugia, 1890, parasite de *Box salpa L.* (Téléostéen). *Annls Parasit. hum. comp.* , 44 (4): 425-439.

KTARI M.H. , 1970. Microcotyle panceri Sonsino, 1891 (Monogenea-Microcotylidae) parasite d'Umbrina cirrhosa L. dans le Golfe de Tunis. *Bull. Inst. Océanogr; Pêch. Salambô*, 1 (4): 169-180.

KTARI M.H. , 1971. Recherches sur la reproduction et le développement de quelques Monogènes (*Polyopisthocotylea)* parasites de poissons marins. Montpellier, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Thèse: 1-327.

KTARI M.H. , 1975. The occurence of two congeneric species of *Monogenea* on the gills of *Echeneis naucrates* L. (*Pisces Teleostei*) collected in Tunisia. Second European Multicolloquy of Parasitology, Trogir 1-6 september, Summaries, 93-94.

KTARI M.H. , 1977. Le parasitisme d'*Echeneis naucrates* L. (Poisson-Téléostéen) par deux Monogènes (Monopisthocotylea) du genre *Dionchus*: *D. agassizi* Goto, 1899) et *D. remorae* Mac Callum, 1912. In: Excerta Parasitologica en memoria del doctor Eduardo Caballero y Caballero. México, Instituto de Biologia, Publicaciones especiales, 4: 61-67.

KUMAR R. et AGARWAL G.P. , (1978) 1980. On a new species of the genus *Lobotrema* Tripathi, 1959 (Monogenea: Dactylogyridae, Bychowsky, 1933) from a fresh water fish, *Sciaena coitre* (Ham.) at Varanasi, India. *Indian J. Helminth.* , 30 (2): 90-95.

LABOURG P. -J. , 1976. Les réservoirs à poissons du bassin d'Arcachon et l'élevage extensif de poissons euryhalins (muges, anguilles, bars, daurades). *Piscicult. fr.* , 45: 35-52.

LAIRD M. , 1958. Parasites of South Pacific fishes II. Diplectanum melanesiensis n. sp. , a monogenetic trematode from Fiji and the New Hebrides. *Can. J. Zool.*, 36 (2): 167-173.

LAMBERT C. , 1975. Développement post-larvaire, d'*Actinocleidus* sp. Mueller, 1937 (Monogenea, Monopisthocotylea, Ancyrocephalidae). Hypothèse de la migration des Onchoblastes chez les Dactylogyroidea. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci. , Paris*, 281 Sér. D (18): 1329-1332.

LAMBERT A. , 1977 a. Recherches sur les affinités phylétiques des *Polystomatidae* (Monogenea). *C.r. hebd. Séanc. Acad. Sci. , Paris*, 285, Sér D (14): 1243-1246.

LAMBERT A. , 1977 b. L'oncomiracidium d'*Ancyrocephalus paradoxus* Creplin, 1839 (Monogenea, Monopisthocotylea) parasite de *Sander lucioperca* (Téléostéen, Percidae). *Annls. Parasit. hum. comp.* , 52 (5): 493-505.

LAMBERT A. , 1977 c. Développement larvaire et post-larvaire d'*Ergenstrema mugilis* Paperna, 1964 (Monogène, Ancyrocephalidae) parasite de *Liza ramada* (Risso, 1826) (Téléostéen, Mugilidae). *Z. ParasitKde*, 52 (3): 229-240.

LAMBERT A. , 1977 d. Les Monogènes Monopisthocotylea parasites des Poissons d'eau douce de la France méditerranéenne. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. , Paris*, 3° Sér. , 429 (Zool, 299): 177-214.

LAMBERT A. , 1978. Recherches sur les stades larvaires des Monogènes de Poissons. *Annls Parasit. hum. comp.* , 53 (6): 551-559.

LAMBERT A. , 1980 a. Oncomiracidiums et phylogenèse des Monogenea (Plathelminthes). 1re partie: développement post-larvaire. *Annls Parasit. hum. comp.*, 55 (2): 165-198.

LAMBERT A. , 1980 b. Oncomiracidiums et phylogenèse des Monogenea (Plathelminthes). Deuxième partie: structures argyrophiles des oncomiracidiums et phylogenèse des Monogenea. *Annls Parasit. hum. comp.*, 55 (3): 281-325.

LAMBERT A. et MAILLARD C. , 1974. Parasitisme branchial simultané par deux espèces de *Diplectanum* Diesing, 1858 (Monogenea, Monopisthocotylea) chez *Dicentrarchus labrax* (L. , 1758) (Téléostéen).*C.r. hebd. Séanc. Acad. Sci. , Paris*, 279 Sér. , D (16): 1345-1347.

LAMBERT A. et MAILLARD C. , 1975 (1976). Répartition branchiale de deux Monogènes: *Diplectanum aequans* (Wagener, 1857) Diesing, 1858 et *Diplectanum laubieri* Lambert et Maillard, 1974 (Monogenea, Monopisthocotylea) parasites simultanés de *Dicentrarchus labrax* (Téléostéen). *Annls. Parasit. hum. comp.* , 50 (6): 691-699.

LAMBERT A. et ROMAND R. , 1984. Les Monogènes Dactylogyridae marqueurs biologiques des Cyprinidae? *Cybium*, 8 (1): 9-14.

LAMBERT A. et SANFILIPPO D. , 1977. Position systématique et biologique d'*Ergenstrema mugilis* Paperna, 1964 (Monogenea, Monopisthocotylea) parasite de *Liza (Liza) ramada* (Risso, 1826) (Téléostéen, Mugilidae). *Bull. Mus. natn. Hist. nat. , Paris*, 3° Sér. , 472 (Zool. 329): 823-831.

LARSON O.R. , 1977. Abnormal opisthaptor in *Neopolystoma orbiculare. J. Parasit.* , 63 (2): 395.

LAURENT R.F. , 1975. La distribution des Amphibiens et les translations continentales. In: XVII° Congrés international de Zoologie. Monaco, 25-30 septembre 1972. Thème N° 1: Biogéographie et liaisons intercontinentales au cours du Mésozoïque. *Méms Mus. natn. Hist. nat. , Paris*, nouv. sér. , 88, sér. A (Zool.): 176-191.

LAWLER A.R. , 1981. Zoogeography and host-specificity of the super family Capsaloidea Price, 1936 (Monogenea: Monopisthocotylea). Gloucester Point, Virginia Institute of Marine Science, Special Papers in Marine Science, 6: 1-650 (multigr.).

LEBEDEV B.I. , 1978. Some aspects of monogenean existence. *Folia parasit.* , 25: 131-136.

LEBEDEV B.I. , 1979. Sur quelques aspects de l'écologie et de l'évolution des Monogènes (Monogenea, Plathelminthes) (en russe). *Zh. obshch. Biol.* , 40 (2): 271-281.

LEBEDEV B.Iv. , 1981. A propos de quelques Instituts de Parasitologie au Japon (en russe). *Parazitologyia,* 15 (4): 388-391.

LE BRUN N. , LAMBERT A. et JUSTINE J. -L. , 1986. Oncomiracidium, morphogenèse du hapteur et ultrastructures du spermatozoïde de *Pseudodactylogyrus anguillae* (Yin et Sproston, 1948) Gussev, 1965 (Monogenea, Monopisthocotylea, Pseudodactylogyridae n. fam.). *Annls Parasit. hum. comp.* , 61 (3): 273-284.

LENDER Th. , DELAVAULT R. et LE MOIGNE A. , 1979. Dictionnaire de Biologie. Paris, Presses Universitaires de France: 1-437.

LE TAREAU J. -Y. , 1977. Contribution à l'étude de l'océanographie physique du Proche Atlantique. Problèmes relatifs à l'extension des eaux d'origine méditerranéenne. Brest, Université de Bretagne occidentale, Thèse de 3° Cycle "Océanographie physique": 1-125 (multigr.).

LLEWELLYN J. , 1954. Observations on the food and the gut pigment of the Polyopisthocotylea (Trematoda: Monogenea). *Parasitology,* 44 (3-4): 428-437, pl. XV.

LLEWELLYN J. , 1956. The host-specificity, micro-ecology, adhesive attitudes and comparative morphology of some trematode gill parasites. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 35 (1): 113-127.

LLEWELLYN J. , 1957. The larvae of some monogenetic Trematode parasites of Plymouth fishes. *J. mar. biol. Ass. U.K.* , 36: 243-259.

LLEWELLYN J. , 1959. The larval development of two species of gastrocotylid trematode parasites from the gills of *Trachurus trachurus. J. mar. biol. Ass. U.K.* , 38 ( ): 469-467.

LLEWELLYN J. , 1960. Amphibdellid (Monogenean) parasites of electric Rays (Torpedinidae). *J. mar. biol. Ass. U.K.* , 39 (4): 561-589.

LLEWELLYN J. , 1963. Larvae and larval development of Monogeneans. *In:* Advances in Parasitology (Dawes B. edr). Volume I: 287-326. London-New York, Academic Press.

LLEWELLYN J. , 1965. The evolution of parasitic Platyhelminths. *In:* Evolution of parasites. *Proc. 3rd Symp. Br. Soc. Parasit.:* 47-78.

LLEWELLYN J. , 1970. Taxonomy, genetics and evolution of Parasites. Monogenea. *J. Parasit.* , 56 (4), Sect. 2 (3): 493-504.

LLEWELLYN J. , 1972. Behaviour of monogeneans. In: Behavioural aspects of parasite transmission. *Zool. J. linn. Soc.* , 51 (Suppl. 1): 19-30.

LLEWELLYN J. et EUZET L. , 1964. Spermatophores in the monogenean *Entobdella diadema* Monticelli from the skin of string-rays, with a note on the taxonomy of the parasite. *Parasitology,* 54 (2): 337-344.

LLEWELLYN J. , GREEN J.E. et KEARN G.C. , 1984. A check-list of monogenean (Platyhelminth) parasites of Plymouth hosts. *J. mar. Biol. Ass. U.K.* , 64 (4): 881-887.

LLEWELLYN J. et OWEN I.L. , 1960. The attachment of the monogenean *Discocotyle sagittata* Leuckart to the gills of *Salmo trutta* L. *Parasitology,* 50 (1-2), 51-59.

LO S.J. , HALL J.E. , ALLENDER P.A. et KLAINER A.J. , 1975. Scanning electron microscopy of an Opecoelid cercaria and its encystment and encapsulation in an insect host. *J. Parasit.* , 61 (3): 413-417.

LOPEZ-ROMAN R. , 1973. Contribución al conocimiento de la helmintofauna de Monogenea y Digenea parásita de Teleosteos marinos de la Costa de Granada. Granada, Universidad de Granada, Facultad de Farmacia, Tesis doctoral: 1-447 (multigr.).

LYONS K.M. , 1972 a. Sense organs of monogeneans. In: Behavioural aspects of parasite transmission. (Canning E.V. et Wright C.A. ed). *Zool. J. linn. Soc.* , 51 (Suppl; 1): 181-189.

LYONS K.M. , 1973 a. Scanning and transmission electron microscope studies on the sensory sucker papillae of the fish parasite *Entobdella soleae* (Monogenea). *Z. Zellforsch. miskrosk. Anat.* , 137: 471-480.

LYONS K.M. , 1973 b. The epidermis and sense organs of the Monogenea and some related groups. In: Advances in Parasitology. Volume 11: 193-232. London - New York, Academic Press.

MAC ARTHUR R. , 1968. The theory of the niche. In: R.C. Lewontin, edtr: Population biology and evolution. Syracuse, Syracuse University Press: 159-176.

MACCALUM G.A. , 1915. Some new species of ectoparasitic trematodes. *Zoologica, N. Y.* , 1: 393-410.

MACCALUM G.A. , 1927. A new ectoparasitic trematode *Epibdella melleni* sp. nov. *Zoopathologica*, 1 (8): 291-300.

MACDONALD S. , 1974. Host skin mucus as a hatching stimulant in *Acanthocotyle lobianchi*, a monogenean from the skin of *Raja* sp. *Parasitology*, 68 (3): 331-338.

MACDONALD S. , 1975. Hatching rhythm in three species of *Diclidophora* (Monogenea) with observations on host behaviour. *Parasitology*, 71 (1): 211-228.

MACDONALD S. , et CALEY J. , 1975. Sexual reproduction in the Monogenean *Diclidophora merlangi:* tissue penetration by sperm. *Z. ParasitKde*, 45 (4): 323-334.

MACDONALD S. et LLEWELLYN J. , 1980. Reproduction in *Acanthocotyle greeni* n. sp. (Monogenea) from the skin of *Raia* spp. at Plymouth. *J. mar. biol. Ass. U.K.* , 60 (1): 81-88.

MACLAREN N.H.W. , 1904. Beiträge zur Kenntnis einiger Trematoden *(Diplectanum aequans* Wagener und *Nematobothrium molae* n. sp.). *Jena Z. Naturw.* , 38 (31): 573-618.

MACINNIS A.J. , 1976. How parasites find hosts: some thoughts on the inception of host-parasite integration. In: Ecological aspects of parasitology, Editor C.R. Kennedy. Amsterdam, North Holland Publishing: 3-20.

MAILLARD C. , GONZALES J. et NOISY D. , 1982. A scanning electron microscope study of the male copulatory sclerite of the monogenean *Diplectanum aequans. Parasitology*, 84 (1): 63-64, pl. I-II.

MAILLARD C. et VALA J. -C. , 1980. Two new species of Monogenea of the genus *Pseudodiplectanum* Tripathi, 1955, branchial parasites of *Galeoides decadactylus*, a teleostean from the coasts of Gabon. *Syst. Parasit.* , 1 (2): 111-116.

MALMBERG G. , 1970. The excretory systems and the marginal hooks are basis for the systematics of *Gyrodactylus* (Trematoda, Monogenea). *Ark. Zool.* , Ser. 2, 23 (1-2): 1-235.

MALMBERG G. , 1982. On evolutionary processes in Monogenea, though basically from a less traditionally viewpoint. In: Parasites - Their world and ours (Edited by Mettrick D.F. , Desser S.S.). Proceedings of the 5th International Congress of Parasitology, Toronto, Canada, 7-14 august 1982: 198-202.

MAMAEV Yu. L. , 1970. Helminthes de quelques poissons comestibles de la baie du Tonkin. *In:* OSHMARIN P.G. , MAMAEV Yu. L. et LEBEDEV B.I. , Helminthes d'animaux de l'Asie du Sud-Est (en russe). Moscou, Editions "Nauka": 127-190.

MAMAEV Yu. L. , 1976. Systématique et phylogenèse des Monogènes de la fam. Diclidophoridae (en russe). *Trudy Biol. -Pochven. Inst. Vladivostok*, 35 (138): 57-80.

MANTER H.F. , 1955. The zoogeography of trematodes of marine fishes. *Expl. Parasit.* , 4 (1): 62-86.

MANUILA A. , MANUILA L. , NICOLE M. , LAMBERT H. , HUREAU J. et POLONOVSKY J. , 1971. Dictionnaire français de Médecine et de Biologie. Tome II. Paris, Masson: 1-923.

MANUILA A. , MANUILA L. , NICOLE M. , LAMBERT H. , HUREAU J. et POLONOVSKI J. , 1972. Dictionnaire français de Médecine et de Biologie. Tome III. Paris, Masson: 1-1193.

MARGOLIS L. , ESCH G.W. , HOLMES J.C. , KURIS A.M. et SHAD G.A. , 1982. The use of ecological terms in parasitology (Report of an ad hoc committee of the American Society of Parasitologists). *J. Parasit.* , 68 (1): 131-133.

MARS P. , 1966. Recherches sur quelques étangs du littoral méditerranéen français et sur leurs faunes malacologiques. *Vie Milieu*, Suppl. 20: 1-359.

MAYR E. , 1974. Populations, espèces et évolution. Paris, Hermann: I-XXII + 1-496.

MIZELLE J.D. et BLATZ V. , 1941. Studies on Monogenetic Trematodes. VI. Two new Dactylogyrid genera from Florida fishes. *Am. Midl. Nat.* , 26 (1): 105-109.

MIZELLE J.D. et KRITSKY D.C. , 1969 a. Studies on Monogenetic Trematodes. XXXIX. Exotic species of Monopisthocotylea with the proposal of *Archidiplectanum* gen. n. and *Longihaptor* gen. n. *Am. Midl. Nat.* 81 (2): 370-386.

MIZELLE J.D. et KRITSKY D.C. , 1969 b. Studies on Monogenetic Trematodes. XL. New species from marine and freshwater fishes. *Am. Midl. Nat.* , 82 (2): 417-428.

MIZELLE J.D. , LAGRAVE D.R. et O'SHAUGNESSY R.P. , 1943. Studies on monogenetic trematodes. IX. Host specificity of *Pomoxis* Tetraonchinae. *Am. Midl. Nat.* , 29 ( ): 730-731.

MOKHTAR-MAAMOURI F. , LAMBERT A. , MAILLARD C. et VAGO C. , 1976. Infection virale chez un Plathelminthe parasite. *C.r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, 282 (10) Sér. D: 1249-1251.

MOLNAR K. , 1971. Studies on gill parasites of the grass carp *(Ctenopharyngodon idella)* caused by *Dactylogyrus lamellatus* Achmerov, 1952. *Acta vet. Acad. Sci. Hung.* , 21 (4): 361-375.

MONACO L.H. , WOOD R.A. et MIZELLE J.D. , 1954. Studies on monogenetic trematodes. XVI. *Rhamnocercinae,* a new subfamily of *Dactylogyridae. Am. Midl. Nat.* , 52 (1), 129-132.

MONTICELLI F.S. 1903. Per una nuova classificazione degli *"Heterocotylea". Monitore zool. ital.* , 14: 334-336.

MORRIS G.P. , 1973. The morphology of associations between a trematode *(Megalodiscus temperatus)* and bacteria. *Can. J. Zool.* , 51 (12): 1313-1314, pl. I-II.

MÜELLER J.F. , 1936. New Gyrodactyloid Trematodes from North Amercian fishes. *Trans. Am. microsc. Soc.* , 55 (4): 457-464, fig. 1-25.

MURRAY F.V. , 1931. Gill trematodes from some Australian fishes. *Parasitology,* 23: 492-506.

NAGIBINA L.F. , 1976. New species of the genus *Diplectanum* (Monogenoidea, Diplectanidae) (en russe). *Trudy Biol. Pochv. Inst. Vladivostok,* nov sér. , 35 (138): 81-88.

NAGIBINA L.F. , 1977. New data on the genus *Pseudodiplectanum* Tripathi, 1955 (Monogenoidea, Diplectanidae). *In:* Excerta Parasitológica en memoria del Doctor Eduardo Caballero y Caballero. Mexico, Instituto de Biología, Publicaciones especiales, 4: 85-89.

NASIR P. , 1983. Occurence and significance of the monogenean *Cycloplectanum americanum* (Price, 1937) Oliver, 1968, on a frehwater host. *J. Parasit.* , 69 (5): 957-962.

NAUDIN Ch. , 1867. Cas de monstruosités devenus le point de départ de nouvelles races dans les végétaux. *C.r. hebd. Séanc. Acad. Sci. , Paris,* 64; 929-933.

NELSON J.S. , 1984. Fishes of the World. Second edition. New Yord-Chichester-Brisbane-Toronto-Singapore, Wiley Interscience Publication: I-XV + 1-516.

NEUMANN L. -G. , 1888. Traité des maladies parasitaires non microbiennes des animaux domestiques. Paris, Asselin et Houzeau: I-XV + 1-674.

NOBLE E.R. , 1960. Fishes and their parasite-mix as objects for ecological studies. *Ecology,* 41 (3): 593-596.

NOBLE E.R. et NOBLE G.A. , 1964. Parasitology. The biology of animal parasites. Second edition. Philadelphia, Lea and Febiger: 1-724.

NOISI D. et EUZET L. , 1979. Microhabitat branchial de deux *Microcotylidae* (Monogenea) parasites de *Diplodus sargus* (Teleostei, *Sparidae). Revta ibér. Parasit.* , 39 (1-4): 81-93.

NOISY D. et MAILLARD Cl. , 1980. Microhabitat branchial préférentiel de *Microcotyle chrysophrii* van Beneden et Hesse, 1863 (Monogenea, Microcotylidae) parasite de la Daurade *(Sparus aurata* L. , 1758*). Annls Parasit. hum. comp.* , 55 (1): 33-40.

ODENING K. , 1976. Conception and terminology of hosts in parasitology. In: Ben Dawes: Advances in Parasitology. Volume 10. London - New York, Academic Press, 10: 1-93.

ODHNER T. , 1912. Die homologien der weiblichen Genitalwege bei den Trematoden und Cestoden. Nebst Bemerkungen zum natürlichen System der monogenen Trematoden. *Zool. Anz.* , 39 (10): 327-351.

OGAWA K. , 1984. Development of *Benedenia hoshinai* (Monogenea) with some notes on its occurence on the host. *Bull. jap. Soc. scient. Fish.* , 50 (12): 2005-2011.

OGAWA K. et EGUSA S. , 1978. Five species of monogeneans obtained from the japanese Black Sea Bream, *Acanthopagrus schlegeli* (Bleeker) (Teleostei: *Sparidae*). Proceedings of the Fourth international Congress of Parasitology, 19-26 august 1978, Warszawa, Section B: 27.

OGAWA K. et EGUSA S. , 1978. Three species of *Lamellodiscus* (Monogenea: Diplectanidae) from the gills of the Japanese Black Sea Bream, *Acanthopagrus schlegeli* (Bleeker). *Bull. jap. Soc. scient. Fish.* , 44 (6): 607-612.

OGAWA K. et EGUSA S. , 1985. *Tetraonchus* infection of Masu Salmon, *Oncorhynchus masou. Fish Pathol.* , 19 (4): 215-223.

OLIVA M. et MUÑOZ M.A. , 1985. Microcotyloidea (Platyhelminthes: Monogenea) en peces marinos de la zona de Antofagasta - Chile. *Estud. Oceanol.* , 4: 1-8.

OLIVER G. , 1967. Sur la présence de *Diplodus cervinus* (Lowe, 1841) *(Sparidae)* dans la région de Banyuls-sur-Mer (Pyr. Orient.). *Revue Trav. Inst. (scient. tech.) Pêch. marit.* , 30 (4): 343-346.

OLIVER G. , 1968. Recherches sur les *Diplectanidae (Monogenea)* parasites de Téléostéens du Golfe du Lion. I. *Diplectaninae* Monticelli, 1903. *Vie Milieu,* 19 (1-A): 95-138.

OLIVER G. , 1969. Recherches sur les *Diplectanidae (Monogenea)* parasites de Téléostéens du Golfe du Lion. II. *Lamellodiscinae* nov. sub-fam. *Vie Milieu,* 20 (1-A): 43-72.

OLIVER G. , 1969 (1970). Recherches sur les *Diplectanidae* (Monogenea) parasites de Téléostéens du Golfe du Lion. III Biologie. *Vie Milieu,* 20 (2-A): 397-420.

OLIVER G. , 1973. *Lamellodiscus obeliae* n. sp. , une nouvelle espèce de Diplectanidae (Monogenea, Monopisthocotylea) parasite de *Pagellus centrodontus* (Delaroche, 1809) (Pisces, Sparidae). *Z. ParasitKde*, 41 (2): 103-108.

OLIVER G. , 1974 a. Observations sur la biologie et l'écologie des *Diplectanidae* Bychowsky, 1957 (Monogenea, Monopisthocotylea). Proceeding of the Third international Congress of Parasitology (München, 25-31 August 1974), 1: 331-332.

OLIVER G. , 1974 b. Nouveaux aspects du parasitisme des *Diplectanidae* Bychowsky, 1957 (Monogenea, Monopisthocotylea) chez les Téléostéens Perciformes des côtes de France. *C.r. hebd. Séanc. Acad. Sci. , Paris*, 279, Sér. D (10): 803-805.

OLIVER G. , 1975. Quelques poissons rares ou peu connus des côtes de Gascogne et du Roussillon. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. , Paris*, 3° Sér. 294 (Zool. 204): 421-425.

OLIVER G., 1976 a. Etude de *Diplectanum aequans* (Wagener, 1857) Diesing, 1858 (Monogenea, Monopisthocotylea, Diplectanidae) au microscope électronique à balayage. *Z. ParasitKde*, 51 (1): 91-98.

OLIVER G. , 1976 b. Nouvelles observations sur la biologie et l'écologie de quelques *Diplectanidae* Bychowsky, 1957 (Monogenea, Monopisthocotylea). In: Etudes sur les Monogènes (en russe). *Trudy Inst. Biol. Pedol. , Vladivostok*, nov. ser. , 34 (137): 104-109.

OLIVER G. , 1977 a. Biologie et écologie de *Microcotyle labracis* Van Beneden et Hesse, 1863 (Monogenea, Polyopisthocotylea) chez *Dicentrarchus labrax* (Linné, 1758) et *Dicentrarchus punctatus* (Bloch, 1792) (Pisces, *Serranidae*) des côtes de France. In: Excerta Parasitologica en memoria del doctor Eduardo Caballero y Caballero. Mexico, Instituto de Biología, Publicaciones especiales, 4: 91-98.

OLIVER G. , 1977 b. Effet pathogène de la fixation de *Diplectanum aequans* (Wagener, 1857) Diesing, 1858 (Monogenea, Monopisthocotylea, Diplectanidae) sur les branchies de *Dicentrarchus labrax* (Linnaeus, 1758) (Pisces, Serranidae). *Z. ParasitKde*, 53 (1): 7-11.

OLIVER G. , 1978. Description de deux cas d'ovoviviparité chez les Diplectanidae Bychowsky, 1957 (Monogenea, Monopisthocotylea). *Z. ParasitKde*, 57 (3): 247-250.

OLIVER G. , 1980. Les Diplectanidae Bychowsky, 1957 (Monogenea, Monopisthocotylea) parasites des Scieaenidae (Pisces, Perciformes) du golfe de Gascogne. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4° Sér. , 2, Sect. A (3): 669-689.

OLIVER G. , 1980. Description de *Pseudodiplectanum kearni* n. sp. , (Monogenea, Diplectanidae), des côtes européennes, parasite d'un Poisson Pleuronectiforme. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. , Paris*, 4° Sér. , 2, Sect. A (3): 691-695.

OLIVER G. , 1981. Etude de *Microcotyle labracis* Van Beneden et Hesse, 1863 (Monogenea, Polyopisthocotylea, Microcotylidae) au microscope électronique à balayage. *Z. ParasitKde*, 65 (2): 235-240.

OLIVER G. , 1982. Quelques aspects de la spécificité parasitaire chez les *Diplectanidae* Bychowsky, 1957 (Monogenea, Monopisthocotylea). In: Colloque international du CNRS: "Deuxième Symposium international sur la Spécificité parasitaire des parasites de Vertébrés", Paris 13-17 avril 1981. *Mém. Mus. natn. Hist. nat. , Paris*, nouv. sér. , sér. A (Zool.), 123: 295-301.

OLIVER G. , 1983. *Diplectanum yamagutii* sp. n. (Monogenea, Monopisthocotylea, Diplectanidae), parasite de *Kyphosus cinerascens* (Forsskål) à Hawaii. *Zool. Scr.* , 12 (2): 91-93.

OLIVER G. , 1984 a. Description de deux nouvelles espèces du genre *Cycloplectanum* Oliver, 1968 (Monogenea, Monopisthocotylea, *Diplectanidae*). *Annls Parasit. hum. comp.* , 59 (1): 31-39.

OLIVER G. , 1984 b. *Microcotyle chrysophrii* Van Beneden et Hesse, 1863 (Monogenea, Polyopisthocotylea, *Microcotylidae*) parasite de *Sparus aurata* Linnaeus, 1758 (Teleostei, *Sparidae*) dans les étangs du Languedoc-Roussillon. *Bull. Soc. zool. Fr.* , 109 (1): 113-118.

OLIVER G. , 1984 c. Quelques espèces du genre *Calydiscoides* Young (Monogenea, Monopisthocotylea, Diplectanidae), parasites de Perciformes du Récif de la Grande Barrière (Australie). *Zool. Scr.* , 13 (3): 189-193.

OLIVER G. , 1986. *Cycloplectanum riouxi* n. sp. , une nouvelle espèce de Diplectanidae (Monogenea, Monopisthocotylea) parasite d'*Epinephelus guaza* (Linnaeus, 1758) (Pisces, Serranidae). *Syst. Parasit.* , 8: 317-322.

OLIVER G. et PAPERNA I. , 1984. Diplectanidae Bychowsky, 1957 (Monogenea, Monopisthocotylea) parasites de Perciformes de Méditerranée orientale, de la Mer Rouge et de l'Océan Indien. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. , Paris*, 4° Sér. , 6, Sect. A (1): 49-65.

OLIVER G. , PICHOT Y. et PICHOT P. , 1981. Contribution à l'étude des Serrans, *Serranus* Cuvier, 1817 de la Réserve Naturelle marine de Cerbère-Banyuls (Pyrénées-Orientales, France). *Revue Trav. Inst. (scient. techn.) Pêche. marit.* , 44 (3): 213-219.

OLIVER G. et RADUJKOVIC B. , 1987. *Protolamellodiscus raibauti* n. sp. , une nouvelle espèce de Diplectanidae Bychowsky, 1957 (Monogenea, Monopisthocotylea) parasite de *Diplodus annularis* (Linnaeus, 1758) (Sparidae). *Annls Parasit. hum. comp.*, 62 (3) (sous presse).

OLIVER G. et REICHENBACH-KLINKE H.H. , 1972. Observations sur le genre *Diplozoon* von Nordmann, 1832 en Languedoc-Roussillon. Comptes-Rendus du 1er Multicolloque européen de Parasitologie, Rennes 1971: 377-378.

OLIVER G. et REICHENBACH-KLINKE H.H. , 1973. Observations sur le genre *Diplozoon* von Nordmann, 1832 en Languedoc-Roussillon. *Annls Parasit. hum. comp.* , 48 (3): 447-456.

ORECCHIA P. et PAGGI L. , 1978. Aspetti di sistematica e di ecologia degli elminti parassiti di pesci marini studiati presso l'Istituto di parassitologia dell'Università di Roma. *Parassitologia*, 20 (1-2-3): 73-89.

O'ROURKE F.J. , 1961. Presence of blood antigens in fish mucus and its possible parasitological significance. *Nature, Lond.* , 189 (4768): 943.

OWEN I.L. , 1963. The attachment of the Monogenean *Diplozoon paradoxum* to the gills of *Rutilus rutilus* L. I. Micro-habitat and adhesive attitude. *Parasitology*, 53 (3-4): 455-462.

OWEN I.L. , 1971. The oncomiracidium of the monogenean *Discocotyle sagittata*. *Parasitology*, 61 (2): 279-292.

PALING J.E. , 1966 a. The functional morphology of the genitalia of the spermatophore-producing monogenean parasite *Diplectanum aequans* (Wagener) Diesing, with a note on the copulation of the parasite. *Parasitology*, 56 (2): 367-383.

PALING J.E. , 1966 b. The attachment of the monogenean *Diplectanum aequans* (Wagener) Diesing to the gills of *Morone labrax* L. *Parasitology*, 56 (3): 493-503.

PALING J.E. , 1968. A method of estimating the relative volumes of water flowing over the different gills of freshwater fish. *J. expl. Biol.* , 48: 533-544.

PALING J.E. , 1969. The manner of infection of trout gills by the monogenean parasite *Discocotyle sagittata*. *J. Zool. , Lond.* , 159 (3): 293-309.

PALOMBI A. , 1943. Notizie elmintologiche. V. *Diplectanum (Dactylogyrus) echeneis* (Wag.) Par. e Per.= *Lamellodiscus ignoratus* n. sp. Diagnosi della specie e suoi ospitatori. *Annuar. R. Mus. zool. R. Univ. Napoli*, nuov. sér. , 7 (16): 1-5.

PALOMBI A. , 1949. I Trematodi d'Italia. Parte I. Trematodi monogenetici. *Archo zool. ital.* , 34: 203-408.

PANOUSE M. , JACQUES G. et RAZOULS C. , 1975. Données climatologiques et hydrologiques de surface à Banyuls-sur-Mer (Golfe du Lion) 1973. *Vie Milieu*, 25 (1-B): 67-76.

PAPERNA I. , 1963 a. Some observations on the biology and ecology of *Dactylogyrus vastator* in Israël. *Bamidgeh*, 15 (1): 8-29.

PAPERNA I. , 1963 b. *Enterogyrus cichlidarum* n. gen. n. sp. , a monogenetic trematode parasitic in the intestine of a fish. *Bull. Res. Counc. Israel*, Sect. B Zool. , 11 B (4): 183-187.

PAPERNA I. , 1964 a. Adaptation of *Dactylogyrus extensus* (Mueller and Van Cleave, 1932) to ecological conditions of artificial ponds in Israël. *J. Parasit.* , 50 (1): 90-93.

PAPERNA I. , 1964 b. Competitive exclusion of *Dactylogyrus extensus* by *Dactylogyrus vastator* (Trematoda, Monogenea) on the gills of reared carp. *J. Parasit.* , 50 (1): 94-98.

PAPERNA I. , 1965. Contribution to the knowledge of the Red Sea. N° 32. Monogenetic Trematodes from the gills of Red Sea fishes. *Bull. Sea Fish. Res. Stn Israël*, 39: 17-26, pl. I-III.

PAPERNA I. , 1969. Monogenetic Trematodes of the fish of the volta basin and south Ghana. *Bull. Inst. fr. Afr. N.* 31, Sér. A (3): 840-880.

PAPERNA I. , 1971. Sclerotinoid cirrus in *Diplectanum lacustris* Thurston and Paperna, 1969 (Monogenea, Diplectanidae). *Proc. helminth. Soc. Wash.* , 38 (2): 267.

PAPERNA I. , 1978. Occurence of fatal parasitic epizooties in maricultured tropical fish. Proceedings of the 4th International Congress of Parasitology, Warszawa, 19-26 august 1978, C: 198.

PAPERNA I. et BAUDIN LAURENCIN F. , 1979. Parasitic infections of sea bass, *Dicentrarchus labrax*, and gilt head sea bream, *Sparus aurata*, in mariculture facilities in France. *Aquaculture*, 16 (2): 173-175.

PAPERNA I. , COLORNI A. , GORDIN H. et LISSIL G. Wn. , 1977. Diseases of *Sparus aurata* in marine culture at Eilat. *Aquaculture*, 10 (3): 195-213.

PAPERNA I. , DIAMANT A. et OVERSTREET R.M., 1984. Monogenean infestation and mortality in wild and cultured Red Sea fishes. *Helgölander Meeresunters.* , 37 (1-4): 445-462.

PAPERNA I. et KOHN A. , 1964. Report on Monogenetic Trematodes collected from eastern Mediterranean. *Revta bras. Biol.* , 24 (3): 243-248.

PAPERNA I. et LAHAV M., 1975. Parasites of fishes of the hypersaline Bardawil lagoon, North Sinaï. A preliminary communication. *Rapp. P.-v. Réun. Commn int. Explor. scient. Mer Méditerr.* , 23 (3): 127-128.

PARONA C. , 1894. L'elmintologia italiana da' suoi primi tempi all' anno 1890. Storia, sistematica, corologia e bibliografia. Genova, Tipographia del R. Istituto Sordo-Muti: 1-733.

PARONA C. , 1912. L'Elmintologia italiana da' suoi primi tempi all' anno 1910. Bibliografia - Sistematica - Corologia - Storia. Novara, Tipografia di Giochino Gaddi: 1-540.

PARONA C. et PERUGIA A. , 1889. Res Ligusticae. VIII. Di alcuni trematodi ectoparassiti di pesci marini. Nota preventiva. *Ann. Mus. civ. Stor. nat. Giacomo Doria*, Ser. 2, 7 (7): 740-747.

PARONA C. et PERUGIA A. , 1890. Dei trematodi delle branchie di pesci italiani. *Atti Soc. lig. Sci. nat. Geogr.* , 1 (1): 59-70.

PARONA C. et PERUGIA A., 1985. Sopra due nuove specie di Trematodi ectoparasiti di pesci marini. *Boll. Musei Lab. Zool. Anat. comp. R. Univ. Genova*, 31: 1–4.

PAVLOU S.P. , 1972. Phytoplancton growth dynamics. Technical Series. I - Chemostar methodology and chemical analysis. Special Reports, 52.

PESSON P. , 1980. A propos de l'instinct botanique des insectes: un aspect de la coévolution des plantes et des insectes. *Annls. Soc. ent. Fr.* , nouv. sér. , 16: 435-452.

PICHOT P. et POLLARD D.A. , 1970. Etude électrophorétique des protéines du cristallin de Sparidés et Centracanthidés méditerranéens. *Revue Trav. Inst. (scient. techn.) Pêch. marit.* , 34 (1): 81-88.

POLL M. , 1971. Révision systématique des Daurades du genre Dentex de la côte africaine tropicale occidentale et de la Méditerranée. *Méms Acad. r. Belg. , Clas. Sci.* , 8), 2e sér. , 40 (1): 1-51.

POLLARD D.A. et PICHOT P. , 1972. Identification des espèces du genre *Spicara* par électrophorèse des protéines du cristallin. *Revue Trav. Inst. (scient. tech.) Pêch. marit.* 36 (1): 5-14.

PRATT H.S. , 1919. Parasites of fresh-water fishes. Bureau of Fisheries, Economic circular 42.

PRICE E.W. , 1937. North American Monogenetic Trematodes. I. The superfamily *Gyrodactyloidea.* (continued). *J. Wash. Acad. Sci.* , 27 (4): 146-164.

PROST M. , 1963. Investigations on the development and pathogenicity of *Dactylogyrus anchoratus* (Duj. , 1845) *D. extensus* Mueller et v. Cleave, 1932, for breeding carps. *Acta. parasit. pol.* , 11 (2): 17-48.

QUIGNARD J. -P. , 1978. Introduction à l'ichthyologie méditerranéenne: aspect général du peuplement. *Bull. Off. natn. Pêch. Tunisie*, 2 (1-2): 3-21.

RADUJKOVIC B.M. , 1986. Trématodes Monogènes de poissons de l'Adriatique méridionale. Belgrade, Université de Belgrade, Faculté Vétérinaire, Thèse de Doctorat: 1-232 (multigr.).

RAIBAUT A. , 1985. Les cycles évolutifs des Copépodes parasites et les modalités de l'infestation. *An. biol.* , 24 (3): 233-274.

RAIBAUT A. , DIVANACH P. , COSTE F. et MAILLARD C. , 1980. Copépodose larvaire en écloserie de poissons marins. *Piscicult. fr.* , 16 (3-4): 49-51.

RAKOTOFIRINGA S. et MAILLARD C. , 1979. Helminthofaune des Teleostei de Madagascar. Révision du genre *Pseudolamellodiscus* Yamaguti, 1953. *Annls Parasit. hum. comp.* , 54 (5): 507-518.

RAKOTOFIRINGA S. et OLIVER G. , 1987. Révision du genre *Diplectanocotyla* Yamaguti, 1953 avec description d'une espèce nouvelle et création de la famille des Diplectanocotylidae nov. fam. (Monogenea, Monopisthocotylea). *Bull. Mus. natn. Hist. nat. , Paris*, (sous presse).

RAKOTOFIRINGA S. , OLIVER G. et LAMBERT A., 1987. *Heteroplectanum* n. gen. , un nouveau genre de Diplectanidae Bychowsky, 1957 (Monogenea, Monopisthocotylea) parasite de Téléostéens marins de Madagascar. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. , Paris*, 4° sér. , 9, Sect. A (1): 145-157.

RAMALINGAM K. , 1953. A new genus of trematode *(Chauhanea)* from the gills of *Sphyraena acutipinnis* Day. *J. zool. Soc. India*, 5 (1): 59-63.

RAMALINGAM K. , 1955. A remarkable organism, *Telegamatrix pellona* gen. et sp. nov. *(Monogenea: Diplectaninae)* parasitic in an Indian herring. *Proc. Indian Acad. Sci.* , Sect. B, 42 (5): 209-218.

REBECQ J. , 1964. Recherches systématiques, biologiques et écologiques sur les formes larvaires de quelques Trématodes de Camargue. Marseille, Université

d'Aix-Marseille, Faculté des Sciences, Thèse de Doctorat ès-Sciences naturelles: 1-223, pl. I-XV.

REUTER M. , 1975. Ultrastructure of the epithelium and the sensory receptors in the body wall, the proboscis and the pharynx of *Gyratrix hermaphroditus* (Turbellaria, Rhabdocella). *Zool. Scr.* , 4: 191-204.

ROHDE K. , 1976. Monogenean gill parasites of *Scomberomorus commersoni* Lacépéde and other mackerel on the australian east coast. *Z. ParasitKde*, 51 (1): 49-69.

ROHDE K. , 1977 a. Habitat partitioning in monogenea of marine fishes. *Heteromicrocotyla australiensis*, sp. nov. and *Heteromicrocotyloides mirabilis*, gen. and sp. nov. (Heteromicrocotylidae) on the gills of *Carangoides emburyi* (Carangidae) on the Great Barrier Reef. Australia. *Z. ParasitKde*, 53 (2): 171-182.

ROHDE K. , 1977 b. A non competitive mechanism responsible for restricting niches. *Zool. Anz.* , 194 (3-4): 164-172.

ROHDE K. , 1980. Comparative studies on microhabitat utilization by ectoparasites of some marine fishes from the North Sea and Papua New Guinea. *Zool. Anz.* , 204 (1-2): 27-63.

ROHDE K. , 1984 a. Ecology of marine parasites. *Helgölander Meeresunsters.* , 37 (1-4): 5-33.

ROHDE K. , 1984 b. Zoogeography of marine parasites. *Helgölander Meeresunsters.* , 37 (1-4): 35-52.

ROHDE K. , 1984 c. Diseases caused by Metazoans: Helminths. In: Diseases of marine animals (Kinne O. , editor). Volume IV, Part 1. Introduction, Pisces: 193-320. Hamburg, Biologishe Anstalt Helgoland.

ROSE S.M. , WHITEHEAD P.J.P. et RANDALL J.E., 1984. Sphyraenidae. In: FAO species identification sheets for fisheries purposes. Western Indian Ocean (Fishing Area 51). Rome, Food and Agricultural Organization.

ROUBAL F. , 1981. The taxonomy and site specificity of the Metazoan ectoparasites on the Black Bream, *Acanthopagrus australis* (Günther), in Northern New South Wales. *Aust. J. Zool.* , Suppl. Ser. , 84: 1-100.

ROUBAL F. , 1986. Studies on monogeneans and copepods parasitizing the gills of a sparid *(Acanthopagrus australis* (Günther)*)* in northern New South Wales. *Can. J. Zool.* , 64 (4): 841-849.

ROUBAL F.R. , ARMITAGE J. et ROHDE K. , 1983. Taxonomy of Metazoan Ectoparasites of Snapper, *Chrysophrys auratus* (Family Sparidae) from Southern Australia, Eastern Australia and New Zealand. *Aust. J. Zool.* , Suppl. Ser. , 94: 1-68.

RUFFIÉ J. , 1982. Traité du vivant. Paris, Fayard éditeur: 1-795.

RYZHIKOV K.M. , 1978. Host specificity of helminths: the definition of the concept, terminology, classification. Proceedings of the 2nd European Multicolloquy of Parasitology, Trogir, Yugoslavia, 1-6 september 1975: 263-264.

SALAMI-CADOUX M. -L. , 1980. Contribution à l'étude de *Polystoma africanum* Szidat, 1932 (Monogenea, Polystomatidae). *Bull. Inst. fond. Afr. N.* , 42 (3): 529-544.

SARDOU J. , 1976. Sur un exemplaire anormal de *Diplodus* (Pisces, Sparidae). *Bull. Mus. natn. Hist. nat.* , *Paris*, 3° Sér. , 376 (Zool. 264): 467-474.

SCHACHTER D. , 1950. Contribution à l'étude écologique de la Camargue. Le milieu aquatique et sa faune. *Annls Inst. océanogr.* , *Monaco*, 25 (1): 1-108.

SCLATER J. et TAPSCOTT C. , 1979. L'histoire de l'Atlantique. *Pour la Science*, 22: 53-66.

SCOTT T. , 1905. Observations on some parasites of fishes new or rare in Scottish waters. *Rep. Fish. Bd. Scotland*, 3: 108-119.

SCOTT T. , 1906. Faunistic notes. *Proc. Trans. Lpool biol. Soc.* , 20: 191-201, pl. I-X.

SEAMSTER A. et MONACO L.H. , 1956. A new species of *Rhamnocercinae*. *Am. Midl. Nat.* , 55 (1): 180-183.

SHAW M.K. , 1980. The ultrastructure of the epidermis of *Diplectanum aequans* (Monogenea). *Parasitology*, 80 (1): 9-21.

SHAW M.K. , 1981. The ultrastructure of the pseudohaptoral squamodiscs of *Diplectanum aequans* (Monogenea). *Parasitology*, 82 (2): 231-240.

SILAN P. , 1984. Biologie comparée des populations de *Diplectanum aequans* et *Diplectanum laubieri*, monogènes branchiaux de *Dicentrarchus labrax*. Montpellier, Université des Sciences et Techniques du languedoc, Thèse de 3° Cycle (Parasitologie): 1-263 (multigr.).

SILAN P. , EUZET L. et MAILLARD C. , 1983. La reproduction chez *Diplectanum aequans* (Monogenea,

Monopisthocotylea). Nouvelles données sur l'anatomie du complexe génital et son fonctionnement. *Bull. Soc. fr. Parasit.* , 1: 31-36.

SKINNER R.H. , 1982. The interrelation of water quality, gill parasites, and gill pathology of some fishes from south Biscayne Bay, Florida. *Fish. Bull.* , 80 (2): 269-280.

SLINN D.J. , 1963. Occurence of *Discocotyle sagittata* on Sea Trout. *Nat. , Lond.* , 197 : 306.

SMITH C.L. , 1981 a. Moronidae. In: FISCHER W. , BIANCHI G. et SCOTT W.B. , Editeurs. Fiches F.A.O. d'identification des espèces pour les besoins de la pêche. Atlantique centre-est; zones de pêche 34, 47 (en partie). Volume III. Ottawa, Ministère des Pêches et des Océans, en accord avec l'Organisation des Nations Unies pour l'Alimentation et l'Agriculture.

SMITH C.L. , 1981 b. Serranidae. In: FISCHER W. , BIANCHI G. et SCOTT W.B. , Editeurs. Fiches F.A.O. d'identification des espèces pour les besoins de la pêche. Atlantique centre-est; zones de pêche 34, 47 (en partie). Volume IV. Ottawa, Ministère des Pêches et des Océans, en accord avec l'Organisation des Nations Unies pour l'Alimentation et l'Agriculture.

SMITH-VANIZ W.F. , 1984. Carangidae: relationships. In: International Symposium dedicated to the memory of Elbert Halvor Ahlstrom, La Jolla, Calfornia, 15-18 August 1983. American Society of Ichthyologists and Herpetologists, spec. publ. , 1: 522-530.

SONSINO P. , 1890. Notizie di trematodi e nematodi della collezione del Museo di Pisa. *Processi verb. Soc. tosc. Sci. nat. Pisa,* 7: 173-178.

SONSINO P. , 1891. Parassiti animali del Mugil cephalus e di altri pesci della collezione del Museo di Pisa. *Atti. Soc. tosc. Sci. nat. Pisa, Processi verb.* , 7: 253-265.

SORBE J.C. , 1973. Ecologie et éthologie alimentaire de l'ichthyofaune du plateau continental sud-Gascogne. Aix-Marseille, Université d'Aix-Marseille, U.E.R. des Sciences de la Mer et de l'Environnement, Thèse de Doctorat de 3° Cycle: 1-125 (multigr.).

SPREHN C. , 1933. *Trematoda.* In: Grimpe und Wagler edtrs. Die Tierwelt der Nord und Ostsee, 24 (4): 1-60.

SPROSTON N.G. , 1945. The genus *Kuhnia* n. g. (Trematoda: Monogena). An examination of the value of some specific characters, including factors of relative growth. *Parasitology,* 36 (3-4): 176-190.

SPROSTON N.G. , 1946. A synopsis of the Monogenetic Trematodes. *Trans. zool. Soc. Lond.* , 25 (4): 185-600.

STILES C.W et HASSAL A. , 1908. Index catalogue of medical and veterinary zoology. Subjects: Trematoda and trematode disease. *Hyg. Lab. Bull.* , 37: 1-196.

STOSSICH M. , 1898. Saggio di una fauna elmintologica di Trieste e provincie contermini. *Progm. civ. Scuola R. sup. Trieste: 1-162.*

STUNKARD H.W. , 1970. Trematode parasites of insular and relict vertebrates. *J. Parasit.* , 55 (6): 1041-1054.

SURIANO D.M. , 1966. Estudio de la fauna parasitaria de "Micropogon opercularis" en relación con problemas zoogeograficos del Atlantico Sur. *Comun. Mus. argent. Cienc. nat. "Bernardino Rivadavia", Parasit.* , 1 (3): 31-47.

SUYDAM E.L. , 1971. The microecology of three species of monogenetic trematodes of fishes from the Beaufort-Cape Hatteras area. *Proc. helminth. Soc. Wash.,* 38 (2): 240-246.

TCHERNIA P. 1978. Cours d'océanographie régionale. Paris, Ecole nationale supérieure de Techniques avancées, Département Océanologie-Hydrographie: 1-257, pl. I-XIX.

THIERRY J. , 1978. Le genre Macrocephalites au Callovien inférieur (Ammonites, Jurassique moyen). Systématique et évolution. Biostratigraphie. Biogéographie: *Méms géol. Univ. Dijon,* 4: I-XI + 1-491, 36 pl.

THIERRY J. , 1983. Rythme d'évolution des caractères morphologiques chez les Macrocephalitidae (Cephalopoda, Ammonita, Jurassique moyen). In: Colloques internationaux du C.N.R.S. 330. Modalités, Rythmes et Mécanismes de l'Evolution biologique: 211-218. Paris, Editions du Centre National de la Recherche scientifique.

THIRIOT A. , 1966. Variations annuelles de la température de l'eau côtière superficielle de Banyuls-sur-Mer. *Vie Milieu,* 17 (1-B): 243-252.

THONEY D.A. , 1986. The development and ecology of the oncomiracidium of *Microcotyle sebastis* (Platyhelminths: Monogena), a gill parasite of the Black Rockfish. *Trans. Am. microsc. Soc.* , 105 (1): 38-50.

THURSTON J.P. et PAPERNA I. , 1969. *Diplectanum lacustris* sp. nov. (Dactylogyroidea Diplectanidae), a monogenetic Trematode from the gills of the Nile Perch. *Proc. helminth. Soc. Wash.* , 36 (2): 214-218.

TIXERANT G. , 1974. Contribution à l'étude de la biologie du Maigre ou Courbine, *Argyrosomus regius*

Asso = *Sciaena aquila* Lacépéde (Famille: *Sciaenidae*) sur la côte de Mauritanie. Marseille, Université d'Aix-Marseille, Thèse d'Université: 1-146. (multigr.).

TORTONESE E. 1954. Zoogeography of the mediterranean Sea Perches (Pisces Serranidae). *Rapp. P. - v. Réun. Commn int. Explor. scient. Mer Médit.* , 12: 93-103.

TORTONESE E. , 1965. Biologie comparée de trois espèces méditerranéennes de *Diplodus* (Pisces, Sparidae). *Rapp. P. -v. Réun. Commn int. Explor. scient. Mer Méditerr.* , 18 (2): 189-192.

TORTONESE E. , 1973. Serranidae. In: HUREAU J.C. et MONOD Th. (Rédacteurs): Catalogue des poissons de l'Atlantique nord-est et de la Méditerranée. Volume I: 355-362. Paris, UNESCO.

TORTONESE E. , 1973. Rapports entre la faune méditerranéenne de Poissons Percoïdes et celles des mers voisines (Atlantique oriental, Mer Noire et Mer Rouge). Monaco, Commission internationale pour l'exploration scientifique de la mer Méditerranée, Journées ichthyologiques, Rome (30 novembre - 1 décembre 1970): 39-42.

TOURNAMILLE J. , 1975. Contribution à l'étude électrophorétique des protéines sériques et cristalliniennes chez le Loup *(Dicentrarchus labrax* L. et *Dicentrarchus punctatus* B.*)*. Montpellier, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Thèse de Spécialité: 1-129 (multigr.).

TOURNIER H. , 1967. Aspect hydrologique du Golfe du Lion en hiver. *Revue Trav. Inst. (scient. techn.) Pêch. marit.* , 31 (4): 339-342.

TOURNIER H. , 1969. Hydrologie saisonnière du Golfe du Lion (Travaux de l' "Ichthys" 1966-1967). *Revue Trav. Inst. (scient. techn.) Pêch. marit.* 33 (3): 265-300.

TOURNIER H. , HAMON P. -Y. et LANDREIN S. , 1981 (1982). Synthèse des observations réalisées par l'I.S.P.T.P.M. sur les eaux et le plancton de l'étang de Thau de 1974 à 1980. *Revue Trav. Inst. (scient. techn.) Pêch. marit.* , 45 (4): 283-318.

TREGUER P. et LE CORRE P. , 1974. Manuel d'analyses de sels nutritifs dans l'eau de mer. Brest, Université de Bretagne occidentale.

TRIPATHI Y. , 1955 (1957). Studies on parasites of indian fishes. II. Monogenea, family *Dactylogyridae. Indian J. Helminth.* , 7 (1): 5-24.

TRIPATHI Y.R. , 1959. Monogenetic Trematodes from fishes of India. *Indian J. Helminth.* , 9 (1-2): 1-149.

UDVARDY M.D.F. , 1975. A classification of the biogeographical Provinces of the World. Gland, International Union for Conservation of Nature and natural Ressources, 18: 1-49 (multigr.).

ULMER M.J. et JAMES H.A. , 1981. Monogeneans of marine fishes from the Bay of Naples. *Trans. Am. microsc. Soc.* , 100 (4): 392-409.

UNNITHAN R.V. , 1964. Four new polyonchoineans *(Monogenoidea)* parasitic on gills of marine fishes from the Indian seas. *J. Parasit.* , 50 (2): 241-247, pl. I-III.

USPENSKAYA A.V. , 1962. Nutrition des Monogènes (en russe). *Dokl. Akad. Nauk S.S.S.R.* , 142 (5): 1212-1215.

VALA J. -C. , LOPEZ ROMAN R. et BOUDAOUD K., 1980. *Pseudodiplectanum kearnei* n. sp. (Monogenea, Diplectanidae) parasite branchial de *Solea vulgaris* Quensel, 1806 en Méditerranée. *Revta ibér. Parasit.* , 40 (1): 21-26.

VALA J.C. , MAILLARD C. et OVERSTREET R.B. , 1982. *Haliotrema* (Monogenea: Ancyrocephalinae) from Ostraciid fishes in Guadeloupe, West Indies. *J. Parasit.* , 68 (6); 1130-1137.

VAN BENEDEN P.J. et HESSE C.E., 1863. Recherches sur les Bdellodes ou Hirudinés et les Trématodes marins. *Mém. Acad. r. Belg. , Cl. Sci. 4°*, 34: 1-150.

VAN CLEAVE H.J. , 1921. Notes on two genera of ectoparasitic Trematodes from fresh-water fishes. *J. Parasit.* , 8 (1): 33-39.

VARI R.P. , 1978. The Terapon Perches (Percoidei, Teraponidae). A cladistic analysis and taxonomic revision. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.* , 159 (5): 175-340.

VENKATANARSAIAH J. et KULKARNI T. , 1980. New monogenetic trematode of the genus *Calydiscoides* Young, 1969 from the gills of *Nemipterus japonicus. Proc. Indian Acad. Parasit.* , 1 (1): 20-22.

VENKATANARSAIAH J. et KULKARNI T. , 1980. On a new monogenetic trematode, *Lamellodiscus caballeroi* n. sp. , from the gills of *Crenidens indicus* at Machilipatnam Coast, Andhra Pradesh, India. *Proc. Indian Acad. Parasit.* , 1 (1): 23-26.

WAGENER G. , 1857. Helminthologishe Bemerkungen aus einem Sendschreiben an C. Th. v. Siebold. *Z. wiss. Zool.* , 9: 73-90.

WIEDMANN J. , 1969. The heteromorphs and Ammonoïd extinction. *Biol. Reviews*, 44: 563-602.

WILES M. , 1968. The occurence of *Diplozoon paradoxum* Nordmann, 1832 (Trematoda: Monogenea) in certain waters of northern England and its distribution on the gills of certain Cyprinidae. *Parasitology*, 58 (1): 61-70.

WOOD E.M. , 1974. Some mechanisms involved in host recognition and attachment of the glochidium larva of *Anodonta cygnea* (Mollusca: Bivalvia). *J. Zool.* , 173 (1): 15-30.

WOOTTEN R. , 1974. The spatial distribution of *Dactylogyrus amphibothrium* on the gills of ruffe *Gymnocephalus cernua* and its relation to the relative amounts of water passing over the parts of the gills. *J. Helminth.* , 48 (3): 107-174.

WRIGHT K.A. et DECHTIAR A. , 1974. Light and scanning electron microscopy of attachment organs of three monogeneans (Monogenoidea: Polyopisthocotylea). *Can. J. Zool.* , 52 (2): 183-187.

WUNDER W. , 1929. Die Dactylogyruskrankeit der Karpfenbrut, ihre Ursache und ihre Bekämpfung. *Z. Fisch. Hilfswiss.* , 27 (4): 511-545.

YAMAGUTI S. , 1934. Studies on the helminth fauna of Japan. Part 2. Trematodes of fishes. I. *Jap. J. Zool.* , 5 (3): 249-541.

YAMAGUTI S. , 1938. Studies on the helminth fauna of Japan. Part 25. Trematodes of fishes. V. *Jap. J. Zool.*, 8 (1): 15-74, pl. III-XI.

YAMAGUTI S. , 1953. Parasitic worms mainly from Celebes. Part 2. Monogenetic trematodes of fishes. *Acta Med. Okayama*, 8: 203-256.

YAMAGUTI S. , 1958. Studies on the helminth fauna of Japan. Part 53. Trematodes of fishes. XII. *Publs Seto mar. biol. Lab.* , 7 (1): 53-88, pl. III-IV.

YAMAGUTI S. , 1963. *Systema helminthum*. IV. *Monogenea* and *Aspidocotylea*. London-New York, Interscience Publishers: 1-699.

YAMAGUTI S. , 1965. New monogenetic trematodes from Hawaiian fishes. I. *Pacif. Sci.* , 19 (1): 55-95.

YAMAGUTI S. , 1968. Monogenetic trematodes of Hawaiian fishes. *Contr. Hawaii Inst. mar. Biol.* , 262: 1-287.

YASHOUV A. , 1969. The bass -*Dicentrarchus punctatus* (Bloch)- a fish for culture in fresh and brackish water. (en Hébreu). *Daig Omidgeh*, 4 (3): 27-29.

YOUNG P.C. , 1967. New Monogenoidea from Australian Brackish water and reef fishes. *J. Parasit.* , 53 (5): 1008-1015.

YOUNG P.C. , 1968. The taxonomy of some dactylogyrid Monogenoidea from Australian fishes. *Zool. Anz.* , 180 (3-4): 269-279.

YOUNG P.C. , 1969. Some monogenoideans of the family Diplectanidae Bychowsky, 1957, from Australian Teleost fishes. *J. Helminth.* , 43 (1-2): 223-254.

YOUNG P.C. , 1970 (1972). The species of Monogenoidea recorded from australian fishes and notes on their zoogeography. *An. Inst. Biol. Univ. Méx.* , 41, sér. Zool. (1): 163-176.

ZHUKOV E.V. , 1970. Espèces nouvelles de Digènes et de Monogènes de poissons marins de la Baie de Posjet (Mer du Japon) (en russe). *Parazitologiya*, 4 (4): 321-326.

ALLAIN Ch., 1964. Les poissons et les courants. *Revue Trav. Inst. (scient. techn.) Pêch. marit.*, 28 (4) : 401-426.

CONE D.K., 1979. Development of the haptor of *Urocleidus adspectus* Mueller, 1936 (Monogenea : Ancyrocephalinae). *Can. J. Zool.*, 57 (10) : 1896-1904.

RAKOTOFIRINGA S.L., 1986. Les monogènes parasites de poissons continentaux et marins de Madagascar (Taxonomie - Spécificité - Affinités). Montpellier, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Thèse de Doctorat d'Etat, Mention Sciences : I-VI + 1-312 (multigr.).

ANNEXE 1

LISTE DES *DIPLECTANIDAE* BYCHOWSKY, 1957 PAR HOTES

CLUPEIFORMES
CLUPEIDAE
Ilisha melastoma (Schneider, 1801) = *Ilisha (Pellona) indica* (Swaison, 1839)

LAMELLODISCINAE OLIVER, 1969
Telegamatrix pellona Ramalingam, 1955

ANGUILLIFORMES
Congroidei

MURAENESOCIDAE
Congresox talabonoides (Bleeker, 1853) = *Muraenesox talabonoides* (Bleeker, 1853)

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Diplectanum belengeri (Chauban, 1945) Chauhan, 1954
syn. *Lamellodiscus belengeri* Chauhan 1945

Muraenesox coniceps Jordan et Gilbert, 1881

MURRAYTREMATOIDINAE OLIVER, 1982
Murraytrematoides pricei (Caballero, Bravo-Hollis et Grocott, 1955) Yamaguti, 1963
syn. *Murraytrema pricei* Caballero, Bravo-Hollis et Grocott, 1955

SCORPAENIFORMES

SYNANCEJIDAE
Minous monodactylus (Bloch et Schneider, 1801) = ? *Minous dactylus*

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Diplectanum minousi (Gupta et Khullar, 1967) comb. nov.
syn. *Lamellodiscus minousi* Gupta et Khullar, 1967

PERCIFORMES
Percoidei

CENTROPOMIDAE
Centropomus undecimalis (Bloch, 1792)

RHABDOSYNOCHINAE NOV. SUB-FAM.
Rhabdosynochus rhabdosynochus Mizelle et Blatz, 1941

Lates calcarifer (Bloch, 1790)

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Diplectanum latesi Tripathi, 1957
syn. *Cyclopleclanum americanum* Oliver, 1968 *partim, nec* (Price, 1937)
Cyclopleclanum latesi (Tripathi, 1957) Beverley-Burton et Suriano, 1981
Pseudorhabdosynochus latesi (Tripathi, 1957) Kritsky et Beverley-Burton, 1986

Diplectanum narimeen Unnithan, 1964
Diplectanum paralatesi Nagibina, 1976
Diplectanum setosum Nagibina, 1976

Lates niloticus (Linnaeus, 1758) = *Lates albertianus* Worthington, 1929

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Diplectanum lacustre Thurston et Paperna, 1969

Psammoperca waigiensis (Cuvier, 1828)

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Diplectanum setosum Nagibina, 1976

PERCICHTHYIDAE
Plectroplites ambiguus (Richardson, 1845)

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Diplectanum fluviatile (Johnston et Tiegs, 192) Price, 1937
syn. *Lepidotes fluviatile* Johnston et Tiegs, 1922

Stereolepis gigas Ayres, 1859

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Cycloplectanum caballeroi Oliver, 1984
syn *Diplectanum americanum* Caballero et Bravo-Hollis, 1961 , nec Price, 1937
Cycloplectanum americanum Oliver, 1968 *partim, nec* (Price, 1937)
Pseudorhabdosynochus caballeroi (Oliver, 1984) Kritsky et Beverley - Burton, 1986

MORONIDAE
Dicentrarchus labrax (Linnaeus, 1758)

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Diplectanum aequans (Wagener, 1857) Diesing, 1858
syn. *Dactylogyrus aequans* Wagener, 1857
Diplectanum laubieri Lambert et Maillard, 1974
syn. *Diplectanum baeri* Oliver, 1974, *nomen nudum*

Dicentrarchus punctatus (Bloch, 1792)

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Diplectanum aequans (Wagener, 1857) Diesing, 1858
syn. *Dactylogyrus aequans* Wagener, 1857

Lateolabrax japonicus (Cuvier, 1828)

MURRAYTREMATOIDINAE OLIVER, 1982
Murraytrematoides lateolabracis (Yamaguti, 1958) comb. nov.
syn. *Geneticoenteron lateolabracis* Yamaguti, 1958

Morone saxatilis (Walbaum, 1792) = *Roccus lineatus* Bloch, 1797

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Diplectanum collinsi (Mueller, 1936) Price, 1937
syn. *Lepidotes collinsi* Mueller, 1936

SERRANIDAE
Epinephelinae
Epinephelus adscensionis (Osbeck, 1765)

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Cycloplectanum bocquetae Oliver et Paperna, 1984
Syn. *Pseudorhabdosynochus bocquetae* (Oliver et Paperna, 1984) Kritsky et Beverly-Burton, 1986.

Epinephelus aeneus (E. Geoffroy Saint-Hilaire, 1817)

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Diplectanum hargisi Oliver et Paperna, 1984
syn. *Diplectanum epinepheli* Paperna et Lahav, 1975, *nec* Yamaguti, 1938

Epinephelus akaara Temminck et Schlegel, 1843

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Diplectanum epinepheli Yamaguti, 1938
syn *Cycloplectanum americanum* Oliver, 1968 *partim, nec* (Price, 1937)
Cycloplectanum epinepheli (Yamaguti, 1938) Beverley-Burton et Suriano, 1981
Pseudorhabdosynochus epinepheli (Yamaguti, 1938) Kristsky et Beverley-Burton, 1986 *partim*

Epinephelus awoara (Temminck et Schlegel, 1843)

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Diplectanum hongkongense (Beverley-Burton et Suriano, 1981) Oliver, 1986.
syn. *Pseudorhabdosynochus epinepheli* Yamaguti, 1958
Cycloplectanum americanum Oliver, 1968 *partim, nec* (Price, 1937)
Cycloplectanum hongkongense Beverley-Burton et Suriano, 1981
Cycloplectanum yamagutii Beverley-Burton et Suriano, 1981
Pseudorhabdosynochus epinepheli (Yamaguti, 1938) Kritsky et Beverley-Burton, 1986 *partim*

Epinephelus brunneus (Bloch, 1793)

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Diplectanum hongkongense (Beverley-Burton et Suriano, 1981) Oliver, 1986
syn. *Pseudorhabdosynochus epinepheli* Yamaguti, 1958
Cycloplectanum americanum Oliver, 1968 *partim, nec* (Price, 1937)
Cycloplectanum hongkongense Beverley-Burton et Suriano, 1981
Cycloplectanum yamagutii Beverley-Burton et Suriano, 1981
Pseudorhabdosynochus epinepheli (Yamaguti, 1938) Kristsky et Beverley-Burton, 1986 *partim*
Diplectanum lantauense (Beverley-Burton et Suriano, 1986) Oliver, 1986
syn. *Cycloplectanum lantauense* Beverley-Burton et Suriano, 1986
Pseudorhabdosynochus lantauensis (Beverley-Burton et Suriano, 1981) Kritsky et Beverley-Burton, 1986.

Epinephelus fario (Thunberg, 1792)

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Diplectanum lantauense (Berverley-Burton et Suriano, 1981) Oliver, 1986
syn. *Cycloplectanum lantauense* Beverley-Burton et Suriano, 1981
Pseudorhabdosynochus lantauensis (Beverley-Burton et suriano, 1981) Kritsky et Beverley-Burton, 1986)
Diplectanum vagampullum Young, 1969
syn. *Cycloplectanum vagampullum* (Young, 1969) Beverley-Burton et Suriano, 1981
Cycloplectanum cupatum (Young, 1969) Beverley-Burton et Suriano, 1981
syn. *Diplectanum cupatum* Young, 1969
Pseudorhabdosynochus cupatum (Young, 1969) Kritsky et Beverley-Burton, 1986

Epinephelus fasciatus (Forsskål, 1775)

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Cycloplectanum cupatum (Young, 1969) Beverley-Burton et Suriano, 1981
syn. *Diplectanum cupatum* Young, 1969
Pseudorhabdosynochus cupatum (Young, 1969) Kritsky et Beverley-Burton, 1986

Epinephelus guaza (Linnaeus, 1758)

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Cycloplectanum beverleyburtonae Oliver, 1984
syn. *Diplectanum americanum* Euzet et Oliver, 1965, *nec Price*, 1937
Cycloplectanum americanum Oliver, 1968 *partim, nec* (Price, 1937)
Pseudorhabdosynochus beverley-burtonae (Oliver, 1984) Kritsky et Beverley-Burton, 1986

Cyclopleclanum echinophallus (Euzet et Oliver, 1965) Oliver, 1968
syn. *Diplectanum echinophalus* Euzet et Oliver, 1965
Cyclopleclanum riouxi Oliver, 1986

Epinephelus (Promicrops) itajara (Lichtenstein, 1822)

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Cyclopleclanum americanum (Price, 1937) Oliver, 1968
syn. *Diplectanum americanum* Price, 1937
Pseudorhabdosynochus americanus (Price, 1937) Kritsky et Beverley-Burton, 1986

Epinephelus merra Bloch, 1793

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Diplectanum vagampullum Young, 1969
syn. *Cyclopleclanum vagampullum* (Young, 1969) Beverley-Burton et Suriano, 1981
Pseudorhabdosynochus vagampullum (Young, 1969) Kritsky et Beverley-Burton, 1986
Cyclopletanum cupatum (Young, 1969) Beverley-Burton et Suriano, 1981
Syn. *Diplectanum cupatum* Young, 1969 Kritsky et Beverley-Burton, 1986
Pseudothabdosynochus cupatum (Young, 1969)
Cyclopleclanum melanesiense (Laird, 1958) Beverley-Burton et Suriano, 1981
syn *Diplectanum melanesiense* Laird, 1958
Cyclopleclanum americanum Oliver, 1968 *partim, nec* (Price, 1937)
Pseudorhabdosynochus melanesiensis (Laird, 1958) Kritsky et Beverley-Burton, 1986

Epinephelus quernus Seale, 1901

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Cyclopleclanum querni (Yamaguti, 1968) Beverley-Burton et Suriano, 1981
syn. *Diplectanum querni* Yamaguti, 1968
Pseudohabdosynochus querni (Yamaguti, 1968) Kritsky et Beverley-Burton, 1986

Epinephelus summana (Forsskål, 1775)

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Cyclopleclanum summanae (Young, 1969) Beverley-Burton et Suriano, 1981
syn. *Diplectanum summanae* Young, 1969
Pseudorhabdosynochus summanae (Young, 1969) Kritsky et Beverley-Burton, 1986

Plectropomus maculatus (Bloch, 1790)

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Cyclopleclanum plectropomi (Young, 1969) Oliver, 1986
syn. *Diplectanum plectropomi* Young, 1969

Serraninae
Paralabrax maculatofasciatus (Steindachner, 1868)

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Cyclopleclanum amplidiscatum (Bravo-Hollis, 1954) Beverley-Burton et Suriano, 1981
syn. *Diplectanum* sp. Bravo-Hollis, 1953
Diplectanum amplidiscatum Bravo-Hollis, 1954
Cyclopleclanum americanum Oliver, 1968 *partim, nec* (Price, 1937)
Pseudorhabdosynochus amplidiscatum (Bravo-Hollis, 1954) Kritsky et Beverley-Burton, 1986

Serranus sp.

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Diplectanum bilobatum Hargis, 1955

Serranus sp.

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Diplectanum serrani Yamaguti, 1953
syn. *Cycloplectanum americanum* Oliver, 1968 *partim, nec* (Price, 1937)
Cycloplectanum serrani (Yamaguti, 1953) Beverley-Burton et Suriano, 1981
Pseudorhabdosynochus serrani (Yamaguti, 1953) Kritsky et Beverley-Burton, 1986

Serranus cabrilla (Linnaeus, 1758)

LAMELLODISCINAE OLIVER, 1969
Protolamellodiscus serranelli (Euzet et Oliver, 1965) Oliver, 1969
syn. *Lamellodiscus* serranelli Euzet et Oliver, 1965

Serranus hepatus (Linnaeus, 1758)

LAMELLODISCINAE OLIVER, 1969
Protolamellodiscus serranelli (Euzet et Oliver, 1965) Oliver, 1969
syn. *Lamellodiscus serranelli* Euzet et Oliver, 1965

Serranus scriba (Linnaeus, 1758)

LAMELLODISCINAE OLIVER, 1969
Protolamellodiscus serranelli (Euzet et Oliver, 1965) Oliver, 1969
syn. *Lamellodiscus serranelli* Euzet et Oliver, 1965

THERAPONIDAE
Bidyanus bidyanus (Mitchell, 1838) = *Therapon bidyana* (Mitchell, 1838)

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Lepidotrema bidyanum Murray, 1931

Hephaestus carbo (Ogilby et McCulloch, 1916) = *Therapon carbo* Ogilby et McCulloch, 1916

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Lepidotrema therapon Johnston et Tiegs, 1922

Hephaestus fuliginosus (Macleay, 1883) = *Therapon fuliginosus* Macleay, 1883

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Lepidotrema fuliginosum Johnston et Tiegs, 1922
Lepidotrema simplex (Johnston et Tiegs, 1922) Price, 1937
syn. *Flabellodiscus simplex* Johnston et Tiegs, 1922

Leiopotherapon unicolor (Günther, 1859) = *Therapon unicolor* Günther, 1859

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Lepidotrema angustum (Johnston et Tiegs, 1922) Price, 1937
syn. *Empleurodiscus angustus* Johnston et Tiegs, 1922

Pelates oxyrhynchus (Temminck et Schlegel, 1842) = *Therapon oxyrhynchus* Temminck et Schlegel, 1842

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Diplectanum longipenis (Yamaguti, 1934) Yamaguti, 1963
syn. *Squamodiscus longipenis* Yamaguti, 1934

Scortum hillii (Castelnau, 1877) = *Therapon hillii* Castelnau, 1877

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Lepidotrema tenue Johnston et Tiegs, 1922

Therapon jarbua (Forsskål, 1775)

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Diplectanum jerbuae Gupta et Khanna, 1974

Diplectanum secundum (Tripathi, 1957) Yamaguti, 1963
syn. *Squamodiscus secundus* Tripathi, 1957

KUHLIIDAE
Kuhlia sandvicensis Steindachner, 1877

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Diplectanum kuhliae Yamaguti, 1968
MURRAYTREMATOIDINAE OLIVER, 1982
Murraytrematoides kuhliae Yamaguti, 1968

PRIACANTHIDAE
Priacanthus boops (Schneider, 1801)

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Cyclopleclanum priacanthi (Yamaguti, 1968) comb. nov.
syn. *Diplectanum priacanthi* Yamaguti, 1968

SILLAGINIDAE
Sillago ciliata Cuvier, 1829

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Monoplectanum australe Young, 1969

Sillaginopsis panijus (Hamilton Buchanan, 1822)

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Diplectanum puriense Tripathi, 1957

Sillago sihama (Forsskål, 1775)

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Diplectanum blairense Gupta et Khanna, 1974
Diplectanum flagritubus Nagibina, 1976
Diplectanum sillagonum Tripathi, 1957

CARANGIDAE
Parastromateus niger (Bloch, 1795)

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Heteroplectanum parastromatei Rakotofiringa, Oliver et Lambert, 1987

LEIOGNATHIDAE
Gazza minuta (Bloch, 1797)

LAMELLODISCINAE OLIVER, 1969

Telegamatrix elegans Bychowsky et Nagibina, 1976
Telegamatrix grandis Bychowsky et Nagibina, 1976
Telegamatrix ramalingami Bychowsky et Nagibina, 1976

GERREIDAE
Eucinostomus gulla (Cuvier, 1830)

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Diplectanum wenningeri (Mizelle et Blatz, 1941) comb. nov.
syn. *Neodiplectanum wenningeri* Mizelle et Blatz, 1941

Gerres cinereus (Walbaum, 1792)

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Diplectanum wenningeri (Mizelle et Blatz, 1941) comb. nov.
syn. *Neodiplectanum wenningeri* Mizelle et Blatz, 1941

LUTJANIDAE

Aphareus rutilans Cuvier, 1830

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Cyclopleclanum opakapaka (Yamaguti, 1968) comb. nov.
syn. *Diplectanum opakapaka* Yamaguti, 1968

Arnillo auricilla (Jordan, Evermann et Tanaka, 1927)

DIPLECTANINAE MONTICELLI
Cyclopleclanum curvivagina (Yamaguti, 1968) comb. nov.
syn. *Diplectanum curvivagina* Yamaguti, 1968

Lutjanus fulviflamma (Forsskål, 1775)

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Diplectanum spirale Nagibina, 1976

Lutjanus kasmira (Forsskål, 1775)

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Diplectanum fusiforme Oliver et Paperna, 1984

Lutjanus russelli (Bleeker, 1849)

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Diplectanum spirale Nagibina, 1976

Pristipomoides filamentosus (Valenciennes, 1830) = *Pristipomoides microlepis* (Bleeker, 1869)

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Cyclopleclanum opakapaka (Yamaguti, 1968) comb. nov.
syn. *Diplectanum opakapaka* Yamaguti, 1968

Pristipomoides sieboldii (Bleeker, 1869)

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Cyclopleclanum curvivagina (Yamaguti, 1968) comb. nov.
syn. *Diplectanum curvivagina* Yamaguti, 1968

SPARIDAE

Acanthopagrus australis (Günther, 1859) = *Sparus australis* Günther, 1859

LAMELLODISCINAE OLIVER, 1969
Lamellodiscus acanthopagri Roubal, 1981
Lamellodiscus butcheri Byrnes, 1987
Lamellodiscus major Murray, 1931
Lamellodiscus squamosus Roubal, 1981
Lamellodiscus typicus Johnston et Tiegs, 1922
Lamellodiscus vaginalis Byrnes, 1987
MURRAYTREMATOIDINAE OLIVER, 1982
Lobotrema spari (Yamaguti, 1958) comb. nov.
syn. *Pseudomurraytrema spari* Yamaguti, 1958
Allomurraytrema spari (Yamaguti, 1958) Yamaguti, 1963
Murraytrema robustum Byrnes, 1986 *partim, nec* (Murray, 1931)
Ancyrocephalus robustus Byrnes, 1986 *partim, nec* Murray, 1931
Allomurraytrema robustum Byrnes, 1986 *partim, nec* (Murray, 1931)
Murraytrema robustum (Murray, 1931) Price, 1937
syn. *Ancyrocephalus robustus* Murray, 1931
Allomurraytrema robustum Byrnes, 1986 *partim, nec* (Murray, 1931)
Allomurraytrema spari Byrnes, 1986 *partim, nec* (Yamaguti, 1958)
Ancyrocephalus robustus Byrnes, 1986 *partim, nec* Murray, 1931
Murraytrema robustum Byrnes, 1986 *partim, nec* (Murray, 1931)
Pseudomurraytrema spari Byrnes, 1986 *partim, nec* (Yamaguti, 1958)

Acanthopagrus berda (Forsskål, 1775)

LAMELLODISCINAE OLIVER, 1969
Lamellodiscus acanthopagri Roubal, 1981
Lamellodiscus cirruspiralis Byrnes, 1987
Lamellodiscus major Murray, 1931
Lamellodiscus squamosus Roubal, 1981
MURRAYTREMATOIDINAE OLIVER, 1982
Lobotrema spari (Yamaguti, 1958) comb. nov.
syn. *Allomurraytrema robustum* Byrnes, 1986 *partim, nec* (Murray, 1931)
Allomurraytrema spari (Yamaguti, 1958) Yamaguti, 1963
Ancyrocephalus robustus Byrnes, 1986 *partim, nec* Murray, 1931
Murraytrema robustum Byrnes, 1986 *partim, nec* (Murray, 1931)
Pseudomurraytrema spari Yamaguti, 1958

Acanthopagrus butcheri (Munro, 1949)

LAMELLODISCINAE OLIVER, 1969
Lamellodiscus butcheri Byrnes, 1987
Lamellodiscus major Murray, 1931
Lamellodiscus vaginalis Byrnes, 1987

MURRAYTREMATOIDINAE OLIVER, 1982
Lobotrema spari (Yamaguti, 1958) comb. nov.
syn. *Allomurraytrema robustum* Byrnes, 1986 *partim, nec* (Murray, 1931)
Allomurraytrema spari (Yamaguti, 1958) Yamaguti, 1963
Ancyrocephalus robustus Byrnes, 1986 *partim, nec* Murray, 1931
Murraytrema robustum Byrnes, 1986 *partim, nec* (Murray, 1931)
Pseudomurraytrema spari Yamaguti, 1958

Acanthopagrus latus (Houttuyn, 1782)

LAMELLODISCINAE OLIVER, 1969
Lamellodiscus acanthopagri Roubal, 1981
Lamellodiscus cirruspiralis Byrnes, 1987
Lamellodiscus major Murray, 1931
Lamellodiscus squamosus Roubal, 1981

MURRAYTREMATOIDINAE OLIVER, 1982
Lobotrema spari (Yamaguti, 1958) comb. nov.
syn. *Allomurraytrema robustum* Byrnes, 1986 *partim, nec* (Murray, 1931)
Allomurraytrema spari (Yamaguti, 1958) Yamaguti, 1963
Ancyrocephalus robustus Byrnes, 1986 *partim, nec* Murray, 1931
Murraytrema robustum Byrnes, 1986 *partim, nec* (Murray, 1931)
Pseudomurraytrema spari Yamaguti, 1958

Acanthopagrus schelegeli (Bleeker, 1853) = *Sparus macrocephalus* Basilevsky, 1855

LAMELLODISCINAE OLIVER, 1969
Lamellodiscus japonicus Ogawa et Egusa, 1978
Lamellodiscus spari Zhukov, 1970
Lamellodiscus takitai Ogawa et Egusa, 1978
MURRAYTREMATOIDINAE OLIVER, 1982
Lobotrema spari (Yamaguti, 1958) comb. nov.
Syn. *Pseudomurraytrema spari* Yamaguti, 1958
Allomurraytrema spari (Yamaguti, 1958) Yamaguti, 1963
Allomurraytrema robustum Byrnes, 1986 *partim, nec,* (Murray, 1931)

Acanthopagrus schlegeli czerskii (Berg, 1915) = *Sparus macrocephalus czerskii* Berg, 1915

LAMELLODISCINAE OLIVER, 1969
Lamellodiscus spari Zhukov, 1970

Chrysophris aurata (Bloch et Schneider, 1801) = *Pagrosomus auratus* Bloch et Schneider, 1801

LAMELLODISCINAE OLIVER, 1969
Lamellodiscus pagrosomi Murray, 1931

Crenidens crenidens indicus Day, 1873 = Crenidens indicus Day, 1873

LAMELLODISCINAE OLIVER, 1969
Lamellodiscus caballeroi Venkatanarsaiah et Kulkarni, 1980

Dentex macrophthalmus (Bloch, 1791)

LAMELLODISCINAE OLIVER, 1969
Lamellodiscus dentexi Aleshkina, 1984

Diplodus annularis (Linnaeus, 1758)

LAMELLODISCINAE OLIVER, 1969
Lamellodiscus elegans Bychowsky, 1957
Lamellodiscus ergensi Euzet et Oliver, 1966
syn. *Lamellodiscus pagrosomi* Ergens, 1960, *nec* Murray, 1931
Lamellodiscus fraternus Bychowsky, 1957
Lamellodiscus furcosus Euzet et Oliver, 1966
Lamellodiscus gracilis Euzet et Oliver, 1966
Lamellodiscus ignoratus Palombi, 1943
Protolamellodiscus raibauti Oliver et Radujkovic, 1987

Diplodus cervinus (Lowe, 1841)

LAMELLODISCINAE OLIVER, 1969
Lamellodiscus coronatus Euzet et Oliver, 1966

Diplodus puntazzo (Gmelin, 1789)

LAMELLODISCINAE OLIVER, 1969
Lamellodiscus bidens Euzet, 1984
Lamellodiscus ergensi Euzet et Oliver, 1966
Lamellodiscus hilii Euzet, 1984
Lamellodiscus ignoratus Palombi, 1943
syn. (?) *Diplectanum echeneis* Parona et Perugia, 1889, *nec* (Wagener, 1857)
Lamellodiscus impervius Euzet, 1984

Diplodus sargus cadenati de la Paz, Bauchot et Daget, 1973

LAMELLODISCINAE OLIVER, 1969
Lamellodiscus elegans Bychowsky, 1957
Lamellodiscus ergensi Euzet et Oliver, 1966
syn. *Lamellodiscus pagrosomi* Ergens, 1960, *nec* Murray, 1931
Lamellodiscus furcosus Euzet et Oliver, 1966
Lamellodiscus gracilis Euzet et Oliver, 1966
Lamellodiscus ignoratus Palombi, 1943
syn. (?) *Diplectanum echeneis* Parona et Perugia, 1889, *nec* (Wagener, 1857)
Lamellodiscus mirandus Euzet et Oliver, 1966

Diplodus sargus sargus (Linnaeus, 1758)

LAMELLODISCINAE OLIVER, 1969
Lamellodiscus elegans Bychowsky, 1957
Lamellodiscus ergensi Euzet et Oliver, 1966
syn. *Lamellodiscus pagrosomi* Ergens, 1960, *nec* Murray, 1931
Lamellodiscus furcosus Euzet et Oliver, 1966

Lamellodiscus gracilis Euzet et Oliver, 1966
Lamellodiscus ignoratus Palombi, 1943
syn. (?) *Diplectanum echeneis* Parona et Perugia, 1889, *nec* (Wagener, 1857)
Lamellodiscus mirandus Euzet et Oliver, 1966

Diplodus vulgaris (E. Geoffroy Saint-Hilaire, 1817)

LAMELLODISCINAE OLIVER, 1964
Lamellodiscus elegans Bychowsky, 1957
Lamellodiscus ergensi Euzet et Oliver, 1966
syn. *Lamellodiscus pagrosomi* Ergens, 1960, *nec* Murray, 1931
Lamellodiscus fraternus Bychowsky, 1957
Lamellodiscus ignoratus Palombi, 1943
syn. (?) *Diplectanum echeneis* Parona et Perugia, 1889, *nec* (Wagener, 1857)

Lithognathus mormyrus (Linnaeus, 1758)

LAMELLODISCINAE OLIVER, 1969
Lamellodiscus ignoratus Palombi, 1943
Lamellodiscus mormyri Euzet et Oliver, 1967
Lamellodiscus verberis Euzet et Oliver, 1967

Oblada melanura (Linnaeus, 1758)

LAMELLODISCINAE OLIVER, 1969
Lamellodiscus elegans Bychowsky, 1957
Lamellodiscus gracilis Euzet et Oliver, 1966

Pagellus acarne Risso, 1826

LAMELLODISCINAE OLIVER, 1969
Lamellodiscus drummondi Euzet et Oliver, 1967
Lamellodiscus virgula Euzet et Oliver, 1967

Pagellus bogaraveo (Brünnich, 1768) = *Pagellus centrodontus* Delaroche, 1809

LAMELLODISCINAE OLIVER, 1969
Lamellodiscus obeliae Oliver, 1973

Pagellus erythrinus (Linnaeus, 1758)

LAMELLODISCINAE OLIVER, 1969
Lamellodiscus erythrini Euzet et Oliver, 1967

Pagrosomus unicolor (Quoy et Gaimard, 1824)

LAMELLODISCINAE OLIVER, 1969
Lamellodiscus pagrosomi Murray, 1931

Polyamblyodon gibbosum (Pellegrin, 1914)

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Heteroplectanum nenuoides Rakotofiringa, Oliver et Lambert, 1987
Heteroplectanum serrulopenis Rakotofiringa, Oliver et Lambert, 1987
Heteroplectanum tamatavense Rakotofiringa, Oliver et Lambert, 1987

Rhabdosargus sarba (Forsskål, 1775)

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Heteroplectanum nenuoides Rakotofiringa, Oliver et Lambert, 1987
Heteroplectanum serrulopenis Rakotofiringa, Oliver et Lambert, 1987
LAMELLODISCINAE OLIVER, 1969
Lamellodiscus indicus Tripathi, 1957

Sarpa salpa (Linnaeus, 1758)

LAMELLODISCINAE OLIVER, 1969
Lamellodiscus ignoratus Palombi, 1943
syn. (?) *Diplectanum echeneis* Parona et Perugia, 1889, *nec* (Wagener, 1857)
Lamellodiscus parisi Oliver, 1969

Sparus auratus Linnaeus, 1758

LAMELLODISCINAE OLIVER, 1969
Furnestinia echeneis (Wagener, 1857) Euzet et Audoin, 1959
syn. *Dactylogyrus echeneis* Wagener, 1857
Diplectanum echeneis (Wagener, 1857) Parona et Perugia, 1895
Diplectanum echeneis (Wagener, 1857) Stossich, 1898
Lamellodiscus echeneis (Wagener, 1857) Palombi, 1943
Lamellodiscus sp. Ulmer et James, 1981

Sparus erhenbergi (Valenciennes, 1830) = *Pagrus erhenbergi* Valenciennes, 1830

LAMELLODISCINAE OLIVER, 1969
? *Lamellodiscus ignoratus* Palombi, 1943
syn.(?) *Diplectanum echeneis* Parona et Perugia, 1889, *nec* (Wagener, 1857)

Sparus pagrus Linnaeus, 1758 = *Pagrus pagrus* (Linnaeus, 1758)

LAMELLODISCINAE OLIVER, 1969
Lamellodiscus baeri Oliver, 1974

Spondyliosoma cantharus (Linnaeus, 1758)

LAMELLODISCINAE OLIVER, 1969
Lamellodiscus elegans Bychowsky, 1957
Lamellodiscus gracilis Euzet et Oliver, 1966
Lamellodiscus knoepffleri Oliver, 1969

CENTRACANTHIDAE
Spicara maena flexuosa Rafinesque, 1810

LAMELLODISCINAE OLIVER, 1969
Lamellodiscus knoepffleri Oliver, 1969

Spicara maena maena (Linnaeus, 1758)

LAMELLODISCINAE OLIVER, 1969
Lamellodiscus knoepffleri Oliver, 1969

Spicara smaris (Linnaeus, 1758)

LAMELLODISCINAE OLIVER, 1969
Lamellodiscus knoepffleri Oliver, 1969

LETHRINIDAE

Lethrinus sp.

LAMELLODISCINAE OLIVER, 1969
Calydiscoides difficilis (Yamaguti, 1953) Young, 1969
syn. *Lamellodiscus difficilis* Yamaguti, 1953

Lethrinus sp.

LAMELLODISCINAE OLIVER, 1969
Calydiscoides duplicostatus (Yamaguti, 1953) Young, 1969
syn. *Lamellodiscus duplicostatus* Yamaguti, 1953

Lethrinus chrysostomus Richardson, 1848

LAMELLODISCINAE OLIVER, 1969
Calydiscoides australis Young, 1969
Calydiscoides difficilis (Yamaguti, 1953) Young, 1969

syn. *Lamellodiscus difficilis* Yamaguti, 1953
Calydiscoides gussevi Oliver, 1984
Calydiscoides rhodei Oliver, 1984

Lethrinus nebulosus (Forsskål, 1775)

LAMELLODISCINAE OLIVER, 1969
Calydiscoides difficilis (Yamaguti, 1953) Young, 1969
syn. *Lamellodiscus difficilis* Yamaguti, 1953

Monotaxis sp.

LAMELLODISCINAE OLIVER, 1969
Lamellodiscus espilon Yamaguti, 1968

NEMIPTERIDAE

Nemipterus hexodon (Quoy et Gaimard, 1824) = *Synagris taeniopterus* (Valenciennes, 1830)

LAMELLODISCINAE OLIVER, 1969
Calydiscoides flexuosus (Yamaguti, 1953) Young, 1969
syn. *Lamellodiscus flexuosus* Yamaguti, 1953
Protolamellodiscus convolutus (Yamaguti, 1953) comb. nov.
syn. *Lamellodiscus convolutus* Yamaguti, 1953

Nemipterus japonicus (Bloch, 1791)

LAMELLODISCINAE OLIVER, 1969
Calydiscoides indianus (Karyakarte et Das, 1978) comb. nov.
syn. *Lamellospina indiana* Karyakarte et Das, 1978
Calydiscoides indicus Venkatarnarsaiah et Kulkarni, 1980

SCIAENIDAE

Argyrosomus indicus (Tang, 1937)

MURRAYTREMATOIDINAE OLIVER, 1982
Lobotrema argyrosomi (Bychowsky et Nagibina, 1977) comb. nov.
syn. *Allomurraytrema argyrosomi* Bychowsky et Nagibina, 1977

Argyrosomus regius (Asso, 1801)

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Diplectanum bocqueti Oliver, 1980
Diplectanum dollfusi Oliver, 1980
Diplectanum sciaenae Van Beneden et Hesse, 1863
Diplectanum simile Bychowsky, 1957

Cynoscion nebulosus (Cuvier, 1830)

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Diplectanum bilobatum Hargis, 1955

Johnieops vogleri (Bleeker, 1853) = Sciaena vogleri (Günther)

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Diplectanum orissai (Gupta et Krishna, 1979) comb. nov.
syn. *Pseudolamellodiscoides orissai* Gupta et Krishna, 1979

Johnius belangerii (Cuvier, 1830) = *Sciaena belengeri* Day, 1876

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Diplectanum belengeri (Chauhan, 1954) Chauhan, 1954
syn. *Lamellodiscus belengeri* Chauhan, 1954

Johnius carutta Bloch, 1793 = *Sciaena carutta* Day, 1876

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Diplectanum belengeri (Chauhan, 1945) Chauhan, 1954
syn. *Lamellodiscus belengeri* Chauhan, 1945

Johnius coitor (Hamilton Buchanam, 1822) = *Sciaena coitor* Day, 1876

MURRAYTREMATOIDINAE OLIVER, 1982
Lobotrema kumari nom. nov.
syn. *Lobotrema sciaenae* Kumar et Agarwal, 1980

Johnius dussumieri (Valenciennes, 1833) = *Umbrina dussumieri* Valenciennes, 1833 = *Sciaena dussumieri* (Valenciennes, 1833)

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Diplectanum umbrinum Tripathi, 1957
MURRAYTREMATOIDINAE OLIVER, 1982
Lobotrema sciaenae (Bychowsky et Nagibina, 1977) comb. nov.
syn. *Allomurraytrema sciaenae* Bychowsky et Nagibina, 1977

Nibea albiflora (Richardson, 1846)

MURRAYTREMATOIDINAE OLIVER, 1982
Murraytrema bychowskyi nom. nov.
syn. *Murraytrema pricei* Bychowsky et Nagibina, 1976

Nibea maculata (Schneider, 1801) = *Sciaena maculata* Fowler, 1933

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Diplectanum minutum Tripathi, 1957

Otolithes ruber (Bloch et Schneider, 1801)

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Diplectanum maculatum Tripathi, 1957

Plagioscion auratus (Castelnau, 1855)

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1901
Diplectanum cayennense Euzet et Durette-Desset, 1974

Plagioscion sp.

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Diplectanum hilum Kritsky et Thatcher, 1984
Diplectanum pescadae Kritsky et Thatcher, 1984

Plagioscion squamosissimus (Heckel, 1840)

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Diplectanum decorum Kritsky et Thatcher, 1984
Diplectanum gymnopeus Kristsky et Thatcher, 1984
Diplectanum pescadae Kritsky et Thatcher, 1984
Diplectanum piscinarius Kritsky et Thatcher, 1984

Pterotolithus maculatus (Cuvier, 1830) = *Otolithus maculatum* Day, 1876

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Diplectanum maculatum Tripathi, 1957

Sciaena glauca (Day, 1876)

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Diplectanum minutum Tripathi, 1957

Sciaena umbra Linnaeus, 1758 = *Corvina nigra* Cuvier, 1830

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Diplectanum aculeatum Parona et Perugia, 1889
Diplectanum simile Bychowsky, 1957

Umbrina canariensis Valenciennes, 1843

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Diplectanum banyulense Oliver, 1968
Diplectanum labourgi Oliver, 1974

Umbrina cirrosa (Linnaeus, 1758)

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Diplectanum aculeatum Parona et Perugia, 1889
Diplectanum chabaudi Oliver, 1980
Diplectanum grassei Oliver, 1974
Diplectanum melvillei Oliver et Paperna, 1984
Diplectanum nagibinae Oliver et Paperna, 1984

TOXOTIDAE

Toxotes jaculator (Pallas, 1766)

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Diplectanum jaculator Mizelle et Kritsky, 1969
Diplectanum toxotes Mizelles et Kritsky, 1969

KYPHOSIDAE

Girella tricuspidata (Quoy et Gaimard, 1824)

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Diplectanum girellae (Johnston et Tiegs, 1922) Price, 1937
syn. *Acleotrema girellae* Johnston et Tiegs, 1922
(?) *Acleotrema gibsoni* Young, 1972, *nec* Johnston et Tiegs, 1922 *nomen nudum*

Kyphosus cinerascens (Forsskål, 1775)

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Heteroplectanum diplobulbus (Yamaguti, 1968) Rakotofiringa, Oliver et Lambert, 1987
syn. *Diplectanum diplobulbus* Yamaguti, 1968
Heteroplectanum kyphosi (Yamaguti, 1968) comb. nov.
syn. *Acleotrema kyphosi* Yamaguti, 1968
Acleotrema heronense Young, 1972, *nomen nudum*
Diplectanum kyphosi (Yamaguti, 1968) Oliver, 1983
Heteroplectanum nenue (Yamaguti, 1968) Rakotofiringa, Oliver et Lambert, 1987
syn. *Diplectanum nenue* Yamaguti, 1968
Heteroplectanum spiculare (Yamaguti, 1968) comb. nov.
syn. *Diplectanum spiculare* Yamaguti, 1968
Heteroplectanum yamagutii (Oliver, 1983) comb. nov.
syn. *Diplectanum yamagutii* Oliver, 1983

CHAETODONTIDAE

Chaetodon hoefleri Steindachner, 1882

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Cycloplectanum magnisquamodiscum Aleshkina, 1984

Centropyge bispinosa (Günther, 1860)

LAMELLODISCINAE OLIVER, 1969
Lamellodiscus corallinus Paperna, 1965

EMBIOTOCIDAE

Ditrema temmincki Bleeker, 1853

MURRAYTREMATOIDINAE OLIVER, 1982
Murraytrematoides ditrematis Yamaguti, 1958

POMACENTRIDAE

Dascyllus marginatus Rüppel, 1828

LAMELLODISCINAE OLIVER, 1969
Lamellodiscus corallinus Paperna, 1965

Sphyraenoidei
SPHYRAENIDAE

Sphyraena sp.

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Pseudolamellodiscus sphyraenae Yamaguti, 1953

Sphyraena barracuda (Walbaum, 1792) = *Sphyraena commersonii* Cuvier, 1829

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Pseudolamellodiscus nossibei Euzet et Razarihelisoa, 1959
Pseudolamellodiscus sphyraenae Yamaguti, 1953

Sphyraena flavicauda (Rüppel, 1835)

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Diplectanum bauchotae Oliver et Paperna, 1984
Diplectanum cazauxi Oliver et Paperna, 1984

Sphyraena forsteri Cuvier, 1829

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Pseudolamellodiscus forsterii Rakotofiringa et Maillard, 1979

Sphyraena jello Cuvier, 1829

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Pseudolamellodiscus jelloi Rakotofiringa et Maillard, 1979

Sphyraena obtusata Cuvier, 1829

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Latericaecum pearsoni Young, 1969

Polynemoidei
POLYNEMIDAE

Eleutheronema tetradactylum (Shaw, 1804)

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Diplectanum polynemus Tripathi, 1957

Galeoides decadactylus (Bloch, 1795)

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Diplectanum megacirrus (Maillard et Vala, 1980) comb. nov.
Syn. : *Pseudodiplectanum megacirrus* Maillard et Vala, 1980
Diplectanum spinosum (Maillard et Vala, 1980) comb. nov.
Syn. : *Pseudodiplectaum spinosum* Maillard et Vala, 1908

Polynemus indicus Shaw, 1804 = *Polydactylus indicus* (Shaw, 1804)

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Diplectanum polynemus Tripathi, 1957

Polynemus plebejus Broussonnet, 1782

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Diplectanum veropolynemi Nagibina, 1976
MURRAYTREMATOIDINAE OLIVER, 1982
Murraytrematoides bychowskii (Nagibina, 1976) comb. nov.
syn. *Diplectanum bychowskii* Nagibina, 1976

Polynemus sextarius Bloch et Schneider, 1801

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Diplectanum lichtenfelsi Oliver et Paperna, 1984
Diplectanum veropolynemi Nagibina, 1976
MURRAYTREMATOIDINAE OLIVER, 1982
Murraytrematoides bychowskii (Nagibina, 1976) comb. nov.
syn. *Diplectanum bychowskii* Nagibina, 1986

PLEURONECTIFORMES
Pleuronectoidei

BOTHIDAE
Pseudorhombus triocellatus (Schneider, 1801)

MURRAYTREMATOIDINAE OLIVER, 1982
Lobotrema youngi Gupta et Sharma, 1984

Soleoidei
SOLEIDAE

Euryglossa orientalis (Bloch et Schneider, 1801) = *Brachirus orientalis* (Bloch et Schneider, 1801)

MURRAYTREMATOIDINAE OLIVER, 1982
Lobotrema madrasi Tripathi, 1959
syn. *Allomurraytrema madrasi* (Tripathi, 1959) Bychowsky et Nagibina, 1977

Microchirus variegatus (Donovan, 1808)

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Pseudodiplectanum gibsoni nom. nov.
syn. *Pseudodiplectanum kearni* Oliver, 1980

Solea vulgaris Quensel, 1806

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Pseudodiplectanum kearni Vala, Lopez-Roman et Aboudaoud, 1980

CYNOGLOSSIDAE

Cynoglossus arel (Schneider, 1801) = *Cynoglossus macrolepidotus* (Bleeker, 1801)

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Pseudodiplectanum cynoglossum Tripathi, 1957
syn. *Diplectanum cynoglossum* (Tripathi, 1957) Yamaguti, 1963

MURRAYTREMATOIDINAE OLIVER, 1982
Lobotrema caballeroi Gupta et Sharma, 1984

Cynoglossus bilineatus (Lacépède, 1802)

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Pseudodiplectanum cynoglossum Tripathi, 1957
syn. *Diplectanum cynoglossum* (Triphathi, 1957) Yamaguti, 1963
Pseudodiplectanum bychowskii Nagibina, 1977

Symphurus orientalis (Bleeker, 1879)

DIPLECTANINAE MONTICELLI, 1903
Pseudodiplectanum caballeroi Nagibina, 1977§

ANNEXE 2

REPARTITION DES *DIPLECTANIDAE* SUR LES BRANCHIES DES HOTES

Pour chaque espèces étudiée nous avons localisé, à l'aide de la gille représentée sur la figure 16, chaque individu en fonction de l'arc branchial, de l'hémibranchie, du secteur et de la zone que nous avons définis plus haut. Les résultats obtenus ont été reportés sur des tableaux (tab. 1-19) par arcs (A: I à IV), par secteurs (S: là 5), par zones (Z: b, m, d). Dans chaque case nous avons porté le nombre d'individus correspondant et le pourcentage par rapport au nombre total d'individus prélevés.

L'étude de chaque espèce a été figurée par trois graphiques (A: répartition par arcs; B: répartition par zones; C: réparition par secteurs) sur lesquels nous avons porté les valeurs correspondantes en pourcentage (nombres en caractères italiques) et en valeur absolue (nombres en caractères romains). Sur les graphiques A nous avons représenté graphiquement pour chaque arc le pourcentage correspondant à chaque secteur (1 à 5); sur les graphiques B et C nous avons représenté graphiquement, respectivement pour chaque zone et pour chaque secteur, le pourcentage correspondant à chaque arc (I à IV).

1- INFESTATIONS MONOSPECIFIQUES

Parmi les espèces-hôtes disséquées, certaines sont parasitées par une seule espèce de *Diplectanidae*; les échantillons correspondants sont constitués par tous les individus récoltés. Pour *Diplectanum aequans* nous avons pu distinguer aisément trois stades de développement: adultes, subadultes et juvéniles dont nous avons relevé les localisations respectives.

1.1.- Répartition branchiale de *Furnestinia echeneis* chez *Sparus auratus* (fig. 1, tab. 1)

Sur les branchies de 113 *Sparus auratus* de la classe 0^+ de l'étang de Salses-Leucate nous avons récolté 586 *Furnestinia echeneis* (intensité= 1-4,4-28).

La différence entre le pourcentage d'individus fixés sur les branchies droites (45,9%) et sur les branchies gauches (54,1%) est statistiquement significative pour p= 0,05, mais elle ne l'est plus pour p= 0,01. Le pourcentage des parasites sur les hémibranchies antérieures (54,4%) et sur les hémibranchies postérieures (45,6%) est significativement différent (p= 0,01). Cette différence est la plus marquée pour le secteur le plus occupé (S4).

Le test du χ^2 confirme que les répartitions par arcs, par zones et par secteurs présentent une différence significative avec une répartition théorique dans laquelle l'infrapopulation se répartirait équitablement entre les quatre arcs branchiaux ($p< 0,001$).

La répartition par arcs (fig. 1-A) présente un gradient antéropostérieur décroissant de l'arc I à l'arc IV (40,7%; 26,2%; 18,7%; 14,4%). La répartition par zone (fig.1-B) présente un gradient latéral croissant de la zone basale (9,3%) à la zone distale (48,7%); cependant les pourcentages d'individus des zones distale et médiane (41,9%) ne sont pas statistiquement différents. La répartition par secteurs présente un maximum dans le secteur 4 (27,4%) et un minimum dans le secteur 5 (12%); les secteurs 1 à 3 hébergent respectivement 20,3%, 18,1% et 22,3% des individus.

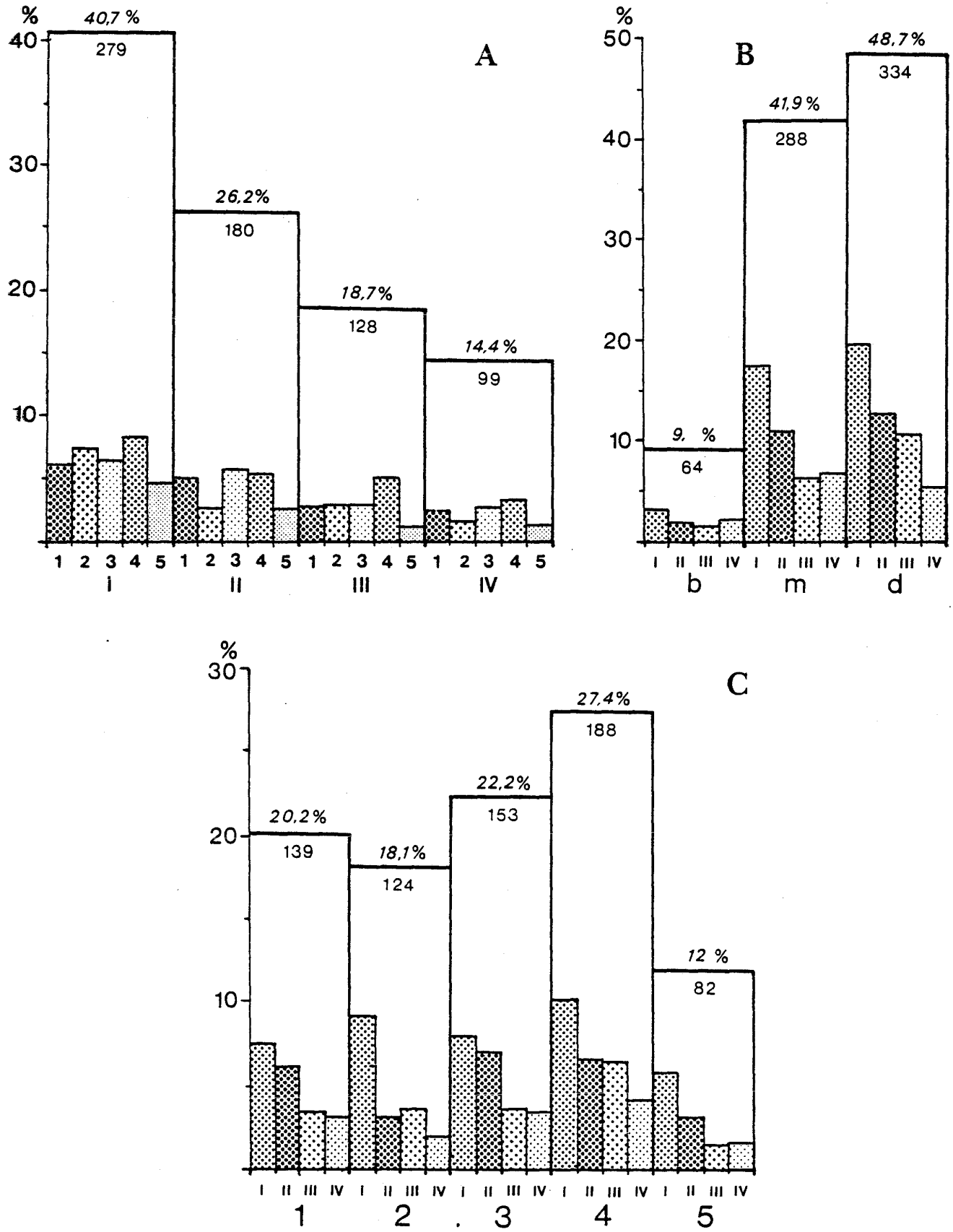


Fig. 1 - Répartition branchiale de *Furnestinia echeneis* (Wagener, 1857) chez *Sparus auratus*, Linnaeus 1758 dans l'étang de Salses-Leucate (Aude/Pyrénées-Orientales). - A : Répartition par arcs : B : Répartition par zones ; C : Répartition par secteurs.

Tab. 1 - Répartition branchiale de *Furnestinia echeneis* (Wagener, 1857) chez *Sparus auratus* Linnaeus, 1758 dans l'étang de Salses-Leucate (Aude/Pyrénées-Orientales). - A : Répartition par arcs ; S : Répartition par secteurs ; Z : Répartition par zones. I-IV : arcs I à IV ; 1-5 : secteurs 1 à 5 ; a : hémibranchies antérieures ; b : zone basale ; D : branchies droites ; d : zone dorsale ; G : branchies gauches ; m : zone médiane ; p : hémibranchies postérieures ; T : totaux.

A	G			D			T		
	a	p	t	a	p	t	a	p	t
I	91 13,3 %	63 9,2 %	154 22,5 %	71 10,4 %	54 7,9 %	125 18,2 %	162 23,6 %	117 17,1 %	279 40,7 %
II	55 8 %	47 6,9 %	102 14,9 %	39 5,7 %	39 5,7 %	78 11,4 %	94 13,7 %	86 12,5 %	180 26,2 %
III	29 4,2 %	33 4,8 %	62 9 %	38 5,5 %	28 4,1 %	66 9,6 %	67 9,8 %	61 8,9 %	128 18,7 %
IV	27 3,9 %	26 3,8 %	53 7,7 %	23 3,4 %	23 3,4 %	46 6,8 %	50 7,3 %	49 7,1 %	99 14,4 %

S	G			D			T		
	a	p	t	a	p	t	a	p	t
1	38 5,5 %	34 4,9 %	72 10,5 %	26 3,8 %	41 6, [illegible]	67 9,8 %	64 9,3 %	75 10,9 %	139 20,2 %
2	33 4,8 %	25 3,7 %	58 8,4 %	33 4,8 %	33 4,8 %	66 9,6 %	66 9,6 %	58 8,5 %	124 18,1 %
3	42 6,1 %	45 6,6 %	87 12,7 %	38 5,5 %	28 4,1 %	66 9,6 %	80 11,6 %	73 10,6 %	153 22,2 %
4	65 9,5 %	45 6,6 %	110 16,1 %	51 7,4 %	27 3,9 %	78 11,3 %	116 16,9 %	72 10,5 %	188 27,4 %
5	24 3,5 %	20 2,9 %	44 6,4 %	23 3,4 %	15 2,2 %	38 5,6 %	47 6,9 %	35 5,1 %	82 12 %

Z	G			D			T		
	a	p	t	a	p	t	a	p	t
b	19 2,8 %	17 2,5 %	36 5,3 %	17 2,5 %	11 1,6 %	28 4,1 %	36 5,3 %	28 4,1 %	64 9,4 %
m	93 13,5 %	76 11,1 %	169 24,7 %	64 9,3 %	55 8 %	119 17,3 %	157 22,8 %	131 19,1 %	288 41,9 %
d	90 13,1 %	76 11,1 %	166 24,2 %	90 13,1 %	78 11,4 %	168 24,5 %	180 26,2 %	154 22,5 %	334 48,7 %

T	202 29,4 %	169 24,7 %	371 54,2 %	171 24,9 %	144 21 %	315 45,9 %	373 54,3 %	313 45,7 %	686

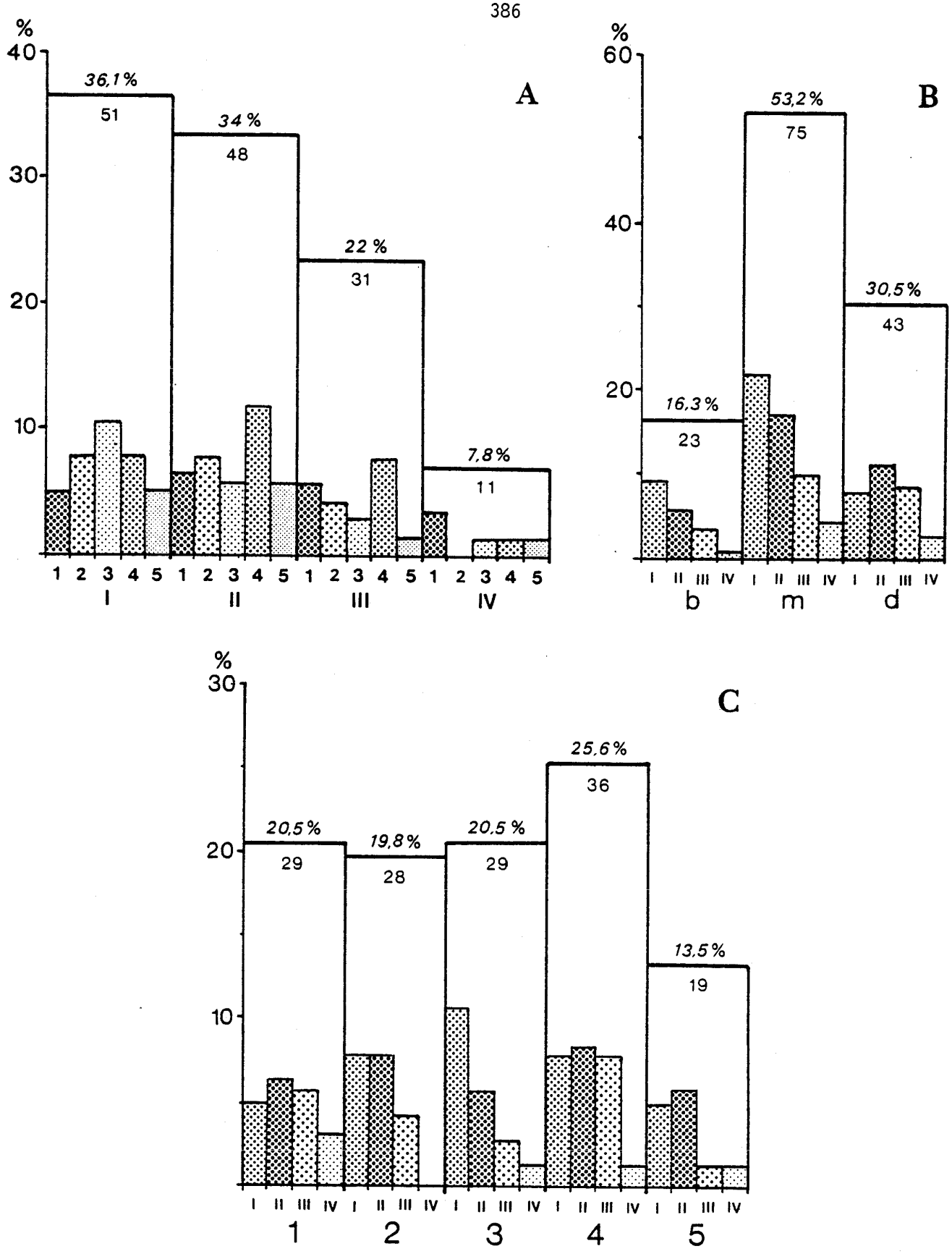


Fig. 2 - Répartition branchiale de *Protolamellodiscus serranelli* (Euzet et Oliver, 1965) chez *Serranus cabrilla* (Linnaeus, 1758) dans la Réserve Naturelle Marine de Cerbère-Banyuls (Pyrénées-Orientales). - A : Répartition par arcs ; B : Répartition par zones ; C : Répartition par secteurs.

Tab. 2 - Répartition branchiale de *Protolamellodiscus serranelli* (Euzet et Oliver, 1965) chez *Serranus cabrilla* (Linnaeus, 1758) dans la Réserve Naturelle Marine de Cerbère-Banyuls (Pyrénées-Orientales). - A : Répartition par arcs ; S : Répartition par secteurs ; Z : Répartition par zones. I-IV : arcs I à IV ; 1-5 : secteurs 1 à 5 ; a : hémibranchies antérieures ; b : zone basale ; D : branchies droites ; d : zone dorsale ; G : branchies gauches ; m : zone médiane ; p : hémibranchies postérieures ; T : totaux.

A	G			D			T		
	a	p	t	a	p	t	a	p	t
I	12 8,5 %	13 9,2 %	25 17,7 %	13 9,2 %	13 9,2 %	26 18,4 %	25 17,7 %	26 18,4 %	51 36,1 %
II	14 9,9 %	15 10,6 %	29 20,5 %	11 7,8 %	8 5,7 %	19 13,5 %	25 17,7 %	23 16,3 %	48 34 %
III	7 5 %	4 2,8 %	11 7,8 %	12 8,5 %	8 5,7 %	20 14,2 %	19 13,5 %	12 8,5 %	31 22 %
IV	5 3,6 %	1 0,7 %	6 4,3 %	3 2,1 %	2 1,4 %	5 3,6 %	8 5,7 %	3 2,1 %	11 7,8 %

S	G			D			T		
	a	p	t	a	p	t	a	p	t
1	8 5,7 %	7 4,9 %	15 10,6 %	8 5,7 %	6 4,3 %	14 10 %	16 11,3 %	13 9,2 %	29 20,5 %
2	5 3,6 %	3 2,1 %	8 5,7 %	8 5,7 %	12 8,5 %	20 14,2 %	13 9,2 %	15 10,6 %	28 19,8 %
3	6 4,3 %	9 6,4 %	15 10,7 %	8 5,7 %	6 4,3 %	14 10 %	14 9,9 %	15 10,6 %	29 20,5 %
4	14 9,9 %	9 6,4 %	23 16,3 %	9 6,4 %	4 2,8 %	13 9,2 %	23 16,3 %	13 9,2 %	36 25,5 %
5	5 3,6 %	5 3,6 %	10 7,2 %	6 4,3 %	3 2,1 %	9 6,4 %	11 7,8 %	8 5,7 %	19 13,5 %

Z	G			D			T		
	a	p	t	a	p	t	a	p	t
b	3 2,1 %	7 4,9 %	10 7,1 %	7 4,9 %	6 4,3 %	13 9,2 %	10 7,1 %	13 9,2 %	23 16,3 %
m	22 15,6 %	19 13,5 %	41 29,1 %	19 13,5 %	15 10,6 %	34 24,1 %	41 29,1 %	34 24,1 %	75 53,2 %
d	13 9,2 %	7 4,9 %	20 14,2 %	13 9,2 %	10 7,1 %	23 16,3 %	26 18,4 %	17 12,1 %	43 30,5 %

T	38 26,9 %	33 23,3 %	71 50,2 %	39 27,7 %	31 22 %	70 49,7 %	77 54,6 %	64 45,4 %	141

L'étude de la répartition par zones et par secteurs révèle un gradient antéro-postérieur décroissant déjà observé dans la répartition par arcs.

1.2.– Répartition branchiale de *Protolamellodiscus serranelli* chez *Serranus cabrilla* (fig. 2, tab. 2)

Sur les branchies de *Serranus cabrilla* dans la Réserve Naturelle Marine de Cerbère-Banyuls nous avons récolté 141 *Protolamellodiscus serranelli.*

Les différences notées entre le pourcentage d'individus fixés sur les branchies droites (49,7%) et sur les branchies gauches (50,2%) d'une part, sur les hémibranchies antérieures (54,6%) et sur les hémibranchies postérieures (45,4%) ne s'avèrent pas statistiquement significatives (p= 0,01).

Les répartitions par arcs et par zones présentent une différence statistiquement significative par rapport à une répartition théorique (p< 0,001). La différence n'est pas statistiquement significative pour la répartition par secteurs (p= 0,05).

La répartition par arcs (fig. 2-A) présente un gradient antéro-postérieur décroissant de l'arc I à l'arc IV (36,2%, 34%, 22% et 7,8% respectivement). La répartition par zones (fig. 2-B) présente un maximum dans la zone médiane où l'on rencontre plus de la moitié des individus (53,5%), la zone basale (16,3%) est moins parasitée que la zone distale (30,5%). La répartition par secteurs (fig. 2-C) présente un maximum dans le secteur 4 (25,6%) et un minimum dans le secteur 5 (13,5%), les secteurs 1 à 3 contiennent autant d'individus (20,5%, 19,9%, et 20,5% respectivement).

Le gradient antéro-postérieur décroissant noté dans la répartition par arcs, se retrouve dans les zone basale et médiane et dans les secteurs 2 et 3; dans la zone dorsale et dans les secteurs 1, 4 et 5 le maximum est situé sur l'arc II. La répartition par secteurs se retrouve sur les arcs II et III seulement, tandis que sur l'arc I la répartition par secteurs est répartie symétriquement par rapport au secteur 3 où se trouve le maximum.

1.3.– Répartition branchiale de *Lamellodiscus knoepffleri* chez *Spicara smaris* (fig. 3, tab. 3)

Sur les branchies de *Spicara smaris* de la région de Banyuls nous avons récolté 69 *Lamellodiscus knoepffleri.*

Les différences notées entre le poucentage d'individus fixés sur les branchies droites (42%) et sur les branchies gauches (58%) d'une part, sur les hémibranchies antérieures (60,9%) et sur les hémibranchies postérieures (39,1%) d'autre part, ne sont pas statistiquement significatives (p= 0,01).

Le test du χ^2 confirme que les répartitions par arcs et par zones présentent une différence statistiquement significative (p< 0,001). Cette différence n'est pas statistiquement significative pour la répartition par secteurs (p= 0,05).

La répartition par arcs (fig. 3-A) présente un gradient antéro-postérieur décroissant de l'arc I à l'arc IV. L'arc I (45 %) est le plus parasité, les arcs II à IV (21,7 %, 20,3% et 13% respectivement) ne présentent pas entre eux de différence statistiquement significative avec une répartition théorique. La répartition par zones (fig. 3-B) présente un maximum dans la zone médiane où l'on rencontre près des deux tiers des individus (62,3%); la zone distale (20,3%) héberge un peu plus d'individus que la zone basale (17,4%) mais la différence n'est pas statistiquement significative (p= 0,05). La répartition par secteurs (fig. 3-C) présente une distribution symétrique par rapport au secteur 3 (34,8%), les secteurs 2 (21,7%) et 4 (26,1%) hébergent sensiblement le même pourcentage d'individus (différence statistiquement non significative) ainsi que les secteurs 1 et 4 (8,7%).

Le gradient antéro-postérieur décroissant noté dans la répartition par arcs se retrouve dans les zones basale et distale et dans le secteur 4; il est moins net dans la zone médiane et les autres secteurs. La répartition par secteurs se retrouve sur les arcs I à III.

1.4.– Répartition branchiale de *Diplectanum aequans* chez *Dicentrarchus labrax* (fig. 4-12, tab. 4-14)

Il a été possible d'étudier trois échantillons prélevés sur *Dicentrarchus labrax* dans le Golfe de Gascogne (156 individus adultes sur 29 poissons; i= 1-5,4-22), dans les Réservoirs à Poissons du Bassin d'Arcachon (325 individus sur 10 poissons: i= 1-32,5-59; dont 147 adultes, 89 subadultes et 89 juvéniles) et dans l'étang de Canet (695 individus sur 9 poissons: i= 12-72,2-205; dont 167 adultes, 292 subadultes et 236 juvéniles) afin de comparer la répartition branchiale de cette espèce chez le même hôte dans des stations différentes.

Chez *Diplectanum aequans* on peut facilement distinguer les adultes, les subadultes et les juvéniles. Nous considérons comme adultes, les individus ayant atteint la taille maxima sur l'hôte qui les héberge: les vitellogènes, bien développés, donnent au corps dilaté une couleur jaunâtre caractéristique. Les subadultes sont des individus capables de pondre: la taille n'est pas encore définitive et les vitellogènes n'ont pas encore acquis la coloration jaunâtre caractéristique des adultes. Les juvéniles sont les individus dont les vitellogènes ne sont pas encore développés.

1.4.1.– Répartition branchiale de *Diplectanum aequans* chez *Dicentrarchus labrax* dans le Golfe de Gascogne (fig. 4, tab. 4)

La différence notée entre le pourcentage d'individus fixés sur les branchies droites (47,4%) et sur les branchies gauches (52,6%) n'est pas statistiquement significative (p= 0,01). La différence notée entre le pourcentage d'individus fixés sur les hémibranchies antérieures et sur les hémibranchies postérieures peut être considérée comme statistiquement significative pour p= 0,05, mais ne l'est pas pour p= 0,01.

Le test du χ^2 confirme que la répartition par arcs, par zones et par secteurs présente une différence statistiquement significative avec une répartition théorique ($p< 0,01$).

La répartition par arcs (fig. 4-A) présente un gradient antéro-postérieur décroissant de l'arc I à l'arc IV (52,6%, 25,6%, 12,2% et 9,6% respectivement).

La répartition par zones (fig. 4-B) montre que presque tous les individus (94,9%) se trouvent dans la zone distale.

Pour la réparti par secteurs (fig. 4-C) le maximum se trouve dans les secteurs 2 (35,3%) et 3 (31,4%) entre lesquels la différence n'est pas significative et qui regroupent 66,7% des individus, le minimum se trouve dans le secteur 5 (5,1%).

Dans la répartition par zones et par secteurs on retrouve le gradient antéro-postérieur décroissant observé sur les arcs.

1.4.2.– Répartition branchiale de *Diplectanum aequans* chez *Dicentrarchus labrax* dans les Réservoirs à Poissons du Bassin d'Arcachon (fig. 5-8, tab. 5-8)

Sur les branchies de *Dicentrarchus labrax* dans les Résevoirs à Poissons du Bassin d'Arcachon nous avons récolté, tous stades confondus, 325 *Diplectanum aequans*.

Les différences entre le pourcentage d'individus fixés sur les branchies droites (55,4%) et sur les branchies gauches (44,6%) d'une part, sur les hémibranchies antérieures (55,1%) et sur les hémibranchies postérieures (44,9%) ne sont pas statistiquement significatives (p= 0,05 et 0,01).

Le test du χ^2 confirme que la répartition par arcs ne présente pas de différence statistiquement significative avec une répartition théorique (p= 0,05); cette différence est statistiquement significative pour les répartitions par zones et par secteurs ($p< 0,001$).

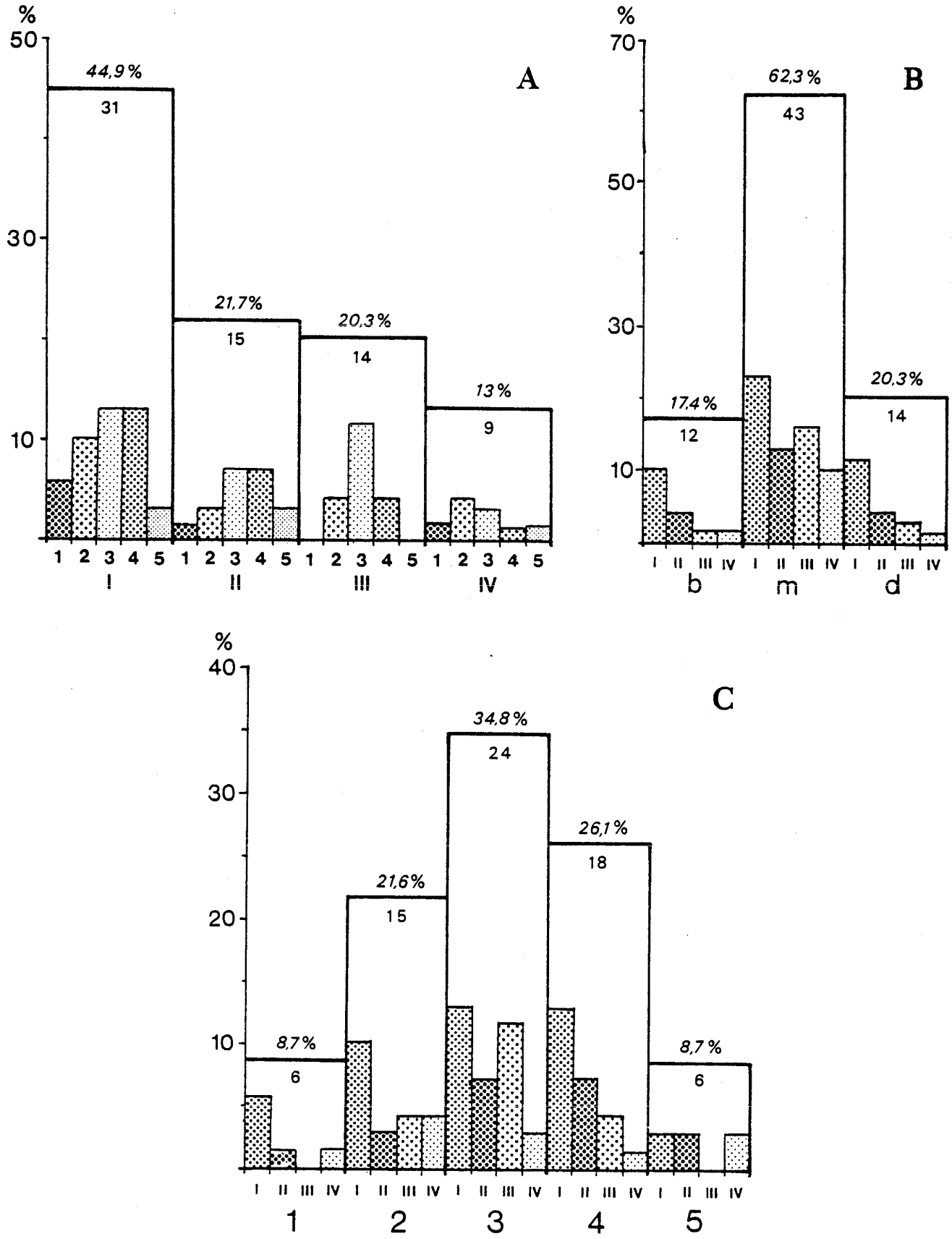


Fig. 3 - Répartition branchiale de *Lamellodiscus knoepffleri* Oliver, 1969 chez *Spicara smaris* (Linnaeus, 1758) sur la côte du Roussillon. - A : Répartition par arcs ; B : Répartition par zones ; C : Répartition par secteurs.

Tab. 3 - Répartition branchiale de *Lamellodiscus knoepffleri* Oliver, 1969 chez *Spicara smaris* (Linnaeus, 1758) sur la côte du Roussillon. - A : Répartition par arcs ; S : Répartition par secteurs ; Z : Répartition par zones. I-IV : arcs I à IV ; 1-5 : secteurs 1 à 5 ; a : hémibranchies antérieures ; b : zone basale ; D : branchies droites ; d : zone dorsale ; G : branchies gauches ; m : zone médiane ; p : hémibranchies postérieures ; T : totaux.

A	G			D			T		
	a	p	t	a	p	t	a	p	t
I	13 18,8 %	2 2,9 %	15 21,7 %	5 7,2 %	11 15,9 %	16 23,2 %	18 26,1 %	13 18,8 %	31 44,9 %
II	3 4,3 %	1 1,4 %	4 5,8 %	7 10,1 %	4 5,8 %	11 15,9 %	10 14,5 %	5 7,2 %	15 21,7 %
III	2 2,9 %	1 1,4 %	3 4,3 %	7 10,1 %	4 5,8 %	11 15,9 %	9 13,1 %	5 7,2 %	14 20,3 %
IV	3 4,3 %	4 5,8 %	7 10,1 %	2 2,9 %	0 -	2 2,9 %	5 7,2 %	4 5,8 %	9 13 %

S	G			D			T		
	a	p	t	a	p	t	a	p	t
1	3 4,3 %	0 -	3 4,3 %	1 1,4 %	2 2,9 %	3 4,3 %	4 5,8 %	2 2,9 %	6 8,7 %
2	5 7,2 %	0 -	5 7,2 %	5 7,2 %	5 7,2 %	10 14,4 %	10 14,4 %	5 7,2 %	15 21,6 %
3	6 8,7 %	2 2,9 %	8 11,6 %	8 11,6 %	8 11,6 %	16 23,2 %	14 20,3 %	10 14,5 %	24 34,8 %
4	5 7,2 %	4 5,8 %	9 13 %	5 7,2 %	4 5,8 %	9 13 %	10 14,5 %	8 11,6 %	18 26,1 %
5	2 2,9 %	2 2,9 %	4 5,8 %	2 2,9 %	0 -	2 2,9 %	4 5,8 %	2 2,9 %	6 8,7 %

Z	G			D			T		
	a	p	t	a	p	t	a	p	t
b	4 5,8 %	2 2,9 %	6 8,7 %	4 5,8 %	2 2,9 %	6 8,7 %	8 11,6 %	4 5,8 %	12 17,4 %
m	13 18,8 %	6 8,7 %	19 27,5 %	13 18,8 %	11 15,9 %	24 34,8 %	26 37,7 %	17 24,6 %	43 62,3 %
d	4 5,8 %	0 -	4 5,8 %	4 5,8 %	6 8,7 %	10 14,5 %	8 11,6 %	6 8,7 %	14 20,3 %

T	21 30,4 %	8 11,6 %	29 42 %	21 30,4 %	19 27,5 %	40 57,9 %	42 60,9 %	27 39,1 %	69

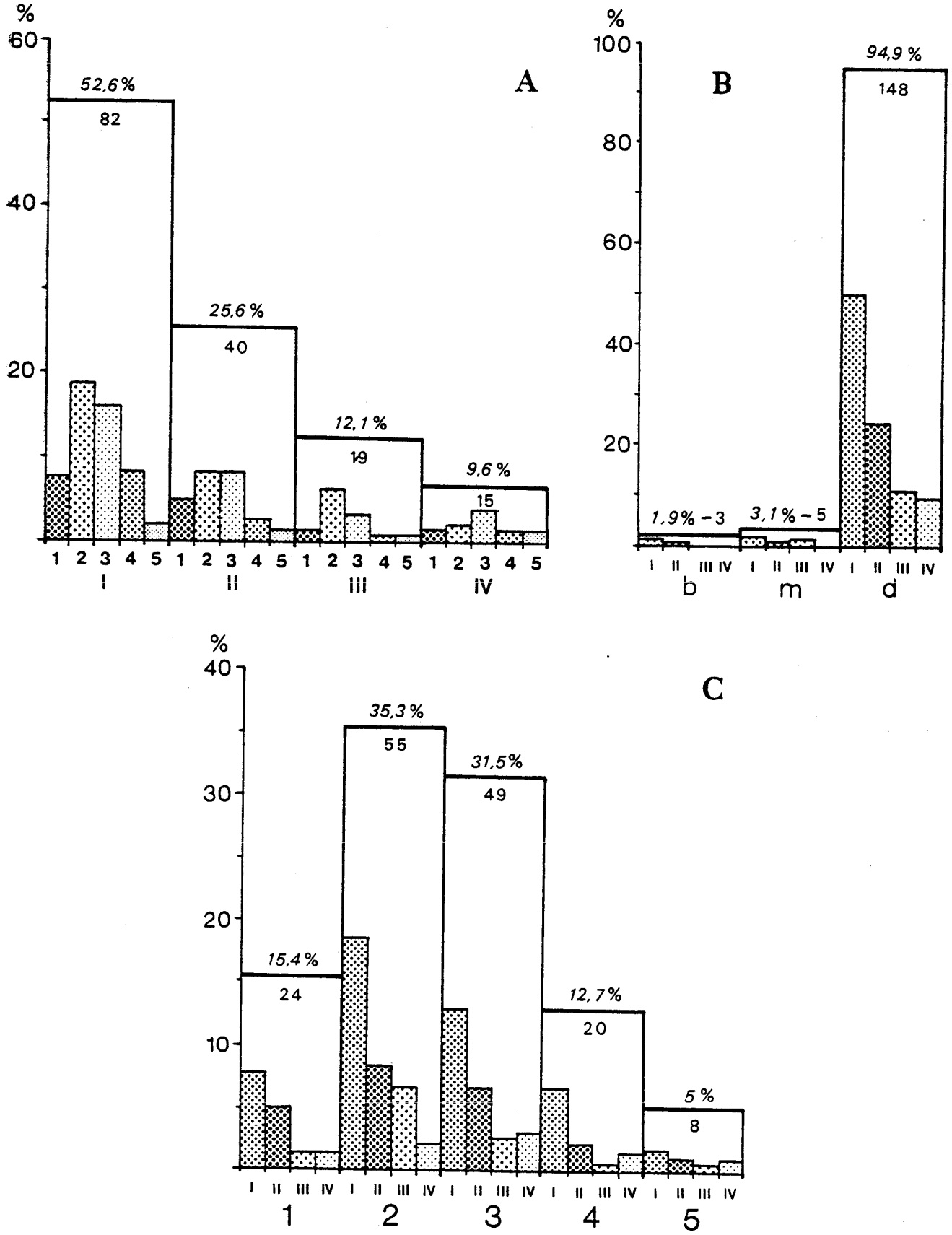


Fig. 4 - Répartition branchiale de *Diplectanum aequans* (Wagener, 1857) (adultes) chez *Dicentrarchus labrax* (Linnaeus, 1758) dans le Golfe de Gascogne. - A : Répartition par arcs ; B : Répartition par zones ; C : Répartition par secteurs.

Tab. 4 - Répartition branchiale de *Diplectanum aequans* (Wagener, 1857) (adultes) chez *Dicentrarchus* (Linnaeus, 1758) dans le Golfe de Gascogne. - A : Répartition par arcs ; S : Répartition par secteurs ; Z : Répartition par zones. I-IV : arcs I à IV ; 1-5 : secteurs 1 à 5 ; a : hémibranchies antérieures ; b : zone basale ; D : branchies droites ; d : zone dorsale ; G : branchies gauches ; m : zone médiane ; p : hémibranchies postérieures ; T : totaux.

A	G			D			T		
	a	p	t	a	p	t	a	p	t
I	33 21,1 %	12 7,7 %	45 28,8 %	28 17,9 %	9 5,8 %	37 23,7 %	61 39,1 %	21 14,5 %	82 52,6 %
II	10 6,4 %	8 5,1 %	18 11,5 %	10 6,4 %	12 7,7 %	22 14,1 %	20 12,8 %	20 12,8 %	40 25,6 %
III	4 2,5 %	11 7,1 %	15 9,6 %	1 0,6 %	3 1,9 %	4 2,5 %	5 3,2 %	14 8,9 %	19 12,1 %
IV	0 -	4 2,5 %	4 2,5 %	5 3,2 %	6 3,8 %	11 7,1 %	5 3,2 %	10 6,4 %	15 9,6 %

S	G			D			T		
	a	p	t	a	p	t	a	p	t
1	3 1,9 %	10 6,4 %	13 8,3 %	6 3,8 %	5 3,2 %	11 7,1 %	9 5,8 %	15 9,6 %	24 15,4 %
2	19 12,2 %	13 8,3 %	32 20,5 %	12 7,7 %	11 7,1 %	23 14,7 %	31 19,9 %	24 15,4 %	55 35,3 %
3	15 9,6 %	9 5,8 %	24 15,4 %	18 11,5 %	7 4,5 %	25 16 %	33 21,2 %	16 10,3 %	49 31,5 %
4	9 5,8 %	3 1,9 %	12 7,7 %	5 3,2 %	3 1,9 %	8 5,1 %	14 8,9 %	6 3,8 %	20 12,7 %
5	1 0,6 %	0 -	1 0,6 %	3 1,9 %	4 2,5 %	7 4,4 %	4 2,5 %	4 2,5 %	8 5 %

Z	G			D			T		
	a	p	t	a	p	t	a	p	t
b	0 -	2 1,2 %	2 1,2 %	0 -	1 0,6 %	1 0,6 %	0 -	3 1,9 %	3 1,9 %
m	1 0,6 %	0 -	1 0,6 %	2 1,2 %	2 1,2 %	4 2,5 %	3 1,9 %	2 1,2 %	5 3,1 %
d	46 29,5 %	33 21,1 %	79 50,6 %	42 26,9 %	27 17,3 %	69 44,1 %	88 56,4 %	60 38,5 %	148 94,9 %

T	47 30,1 %	35 22,4 %	82 52,5 %	44 28,2 %	30 19,2 %	74 47,4 %	91 58,3 %	65 41,7 %	156

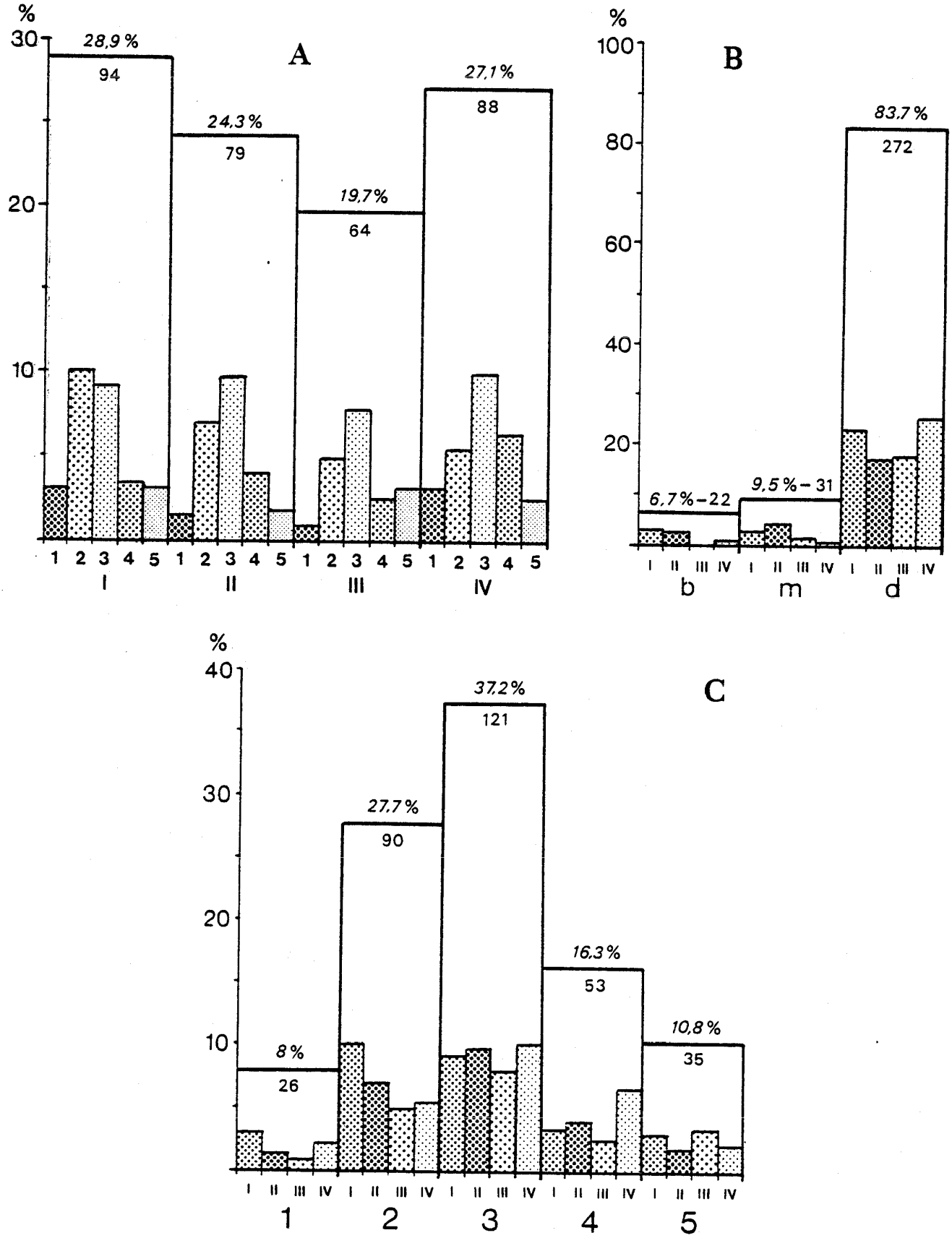


Fig. 5 - Répartition branchiale de *Diplectanum aequans* (Wagener, 1857) chez *Dicentrarchus labrax* (Linnaeus, 1758) dans les Réservoirs à Poissons du Bassin d'Arcachon. A : Répartition par arcs ; B : Répartition par zones ; C : Répartition par secteurs.

Tab. 5 - Répartition branchiale de *Diplectanum aequans* (Wagener, 1857) chez *Dicentrarchus labrax* (Linnaeus, 1758) dans les Réservoirs à Poissons d'Arcachon. - A : Répartition par arcs ; S : Répartition par secteurs ; Z : Répartition par zones. I-IV : arcs I à IV ; 1-5 : secteurs 1 à 5 ; a : hémibranchies antérieures ; b : zone basale ; D : branchies droites ; d : zone dorsale ; G : branchies gauches ; m : zone médiane ; p : hémibranchies postérieures ; T : totaux.

A	G			D			T		
	a	p	t	a	p	t	a	p	t
I	32 9,8 %	13 3,9 %	45 13,7 %	38 11,7 %	11 3,4 %	49 15,1 %	70 21,5 %	24 7,4 %	94 28,9 %
II	29 8,9 %	10 3,1 %	39 12 %	28 8,6 %	12 3,7 %	40 12,3 %	58 17,5 %	22 6,8 %	79 24,3 %
III	18 5,5 %	9 2,8 %	27 8,3 %	16 4,9 %	21 6,5 %	37 11,4 %	34 10,5 %	30 9,2 %	64 19,7 %
IV	11 3,4 %	23 7,1 %	34 10,5 %	7 2,1 %	47 14,5 %	54 16,6 %	18 5,5 %	70 21,5 %	88 27,1 %

S	G			D			T		
	a	p	t	a	p	t	a	p	t
1	11 3,4 %	5 1,5 %	16 4,9 %	4 1,2 %	6 1,8 %	10 3 %	15 4,6 %	11 3,4 %	26 8 %
2	31 9,5 %	14 4,3 %	45 13,8 %	25 7,7 %	20 6,2 %	45 13,9 %	56 17,2 %	34 10,5 %	90 27,7 %
3	35 10,8 %	16 4,9 %	51 15,7 %	36 11,1 %	34 10,5 %	70 21,5 %	71 21,8 %	50 15,4 %	121 37,2 %
4	8 2,4 %	10 3,1 %	18 5,5 %	14 4,3 %	21 6,5 %	35 10,8 %	22 6,8 %	31 9,5 %	53 16,3 %
5	5 1,5 %	10 3,1 %	15 4,6 %	10 3,1 %	10 3,1 %	20 6,2 %	15 4,6 %	20 6,2 %	35 10,8 %

Z	G			D			T		
	a	p	t	a	p	t	a	p	t
b	10 3,1 %	5 1,5 %	15 4,6 %	5 1,5 %	2 0,6 %	7 2,1 %	15 4,6 %	7 2,1 %	22 6,7 %
m	12 3,8 %	7 2,1 %	19 5,9 %	7 2,1 %	5 1,5 %	12 3,6 %	19 5,8 %	12 3,6 %	31 9,5 %
d	68 20,9 %	43 13,2 %	111 34,1 %	77 23,7 %	84 25,8 %	161 49,5 %	145 44,6 %	127 39,1 %	272 83,7 %

T	90 27,7 %	55 16,9 %	145 44,6 %	89 27,4 %	91 27,9 %	180 55,3 %	179 55,1 %	146 44,9 %	325

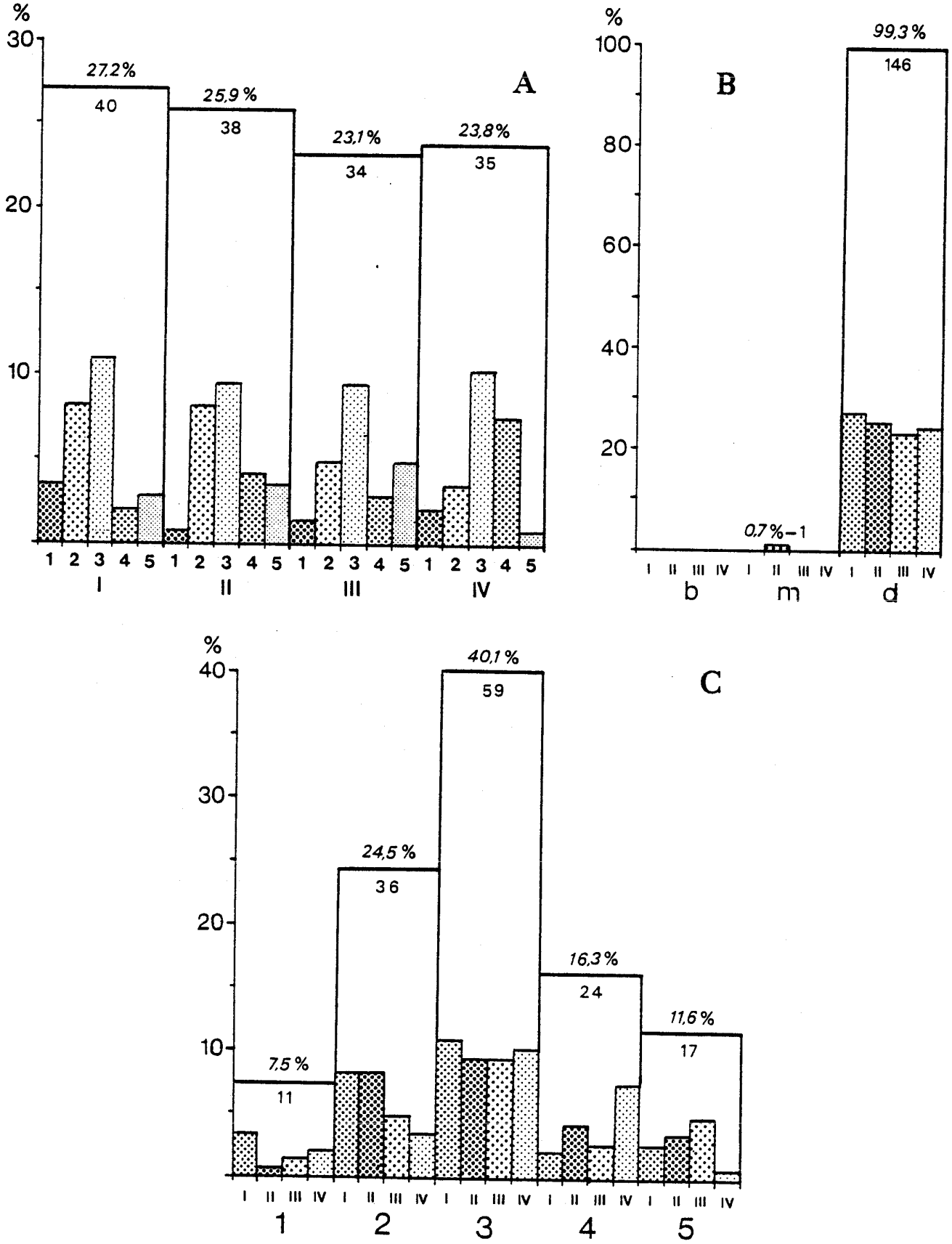


Fig. 6 - Répartition branchiale de *Diplectanum aequans* (Wagener, 1857) (adultes) chez *Dicentrarchus labrax* (Linnaeus, 1758) dans les Réservoirs à Poissons du Bassin d'Arcachon. - A : Répartition par arcs ; B : Répartition par zones ; C : Répartition par secteurs.

Tab. 6 - Répartition branchiale de *Diplectanum aequans* (Wagener, 1857) (adultes) chez *Dicentrarchus labrax* (Linnaeus, 1758) dans les Réservoirs à Poissons du Bassin d'Arcachon. - A : Répartition par arcs ; S : Répartition par secteurs ; Z : Répartition par zones. I-IV : arcs I à IV ; 1-5 : secteurs 1 à 5 ; a : hémibranchies antérieures ; b : zone basale ; D : branchies droites ; d : zone dorsale ; G : branchies gauches ; m : zone médiane ; p : hémibranchies postérieures ; T : totaux.

A	G			D			T		
	a	p	t	a	p	t	a	p	t
I	13 8,8 %	3 2,1 %	16 10,9 %	17 11,6 %	7 4,7 %	24 16,3 %	30 20,4 %	10 6,8 %	40 27,2 %
II	13 8,8 %	6 4,1 %	19 12,9 %	15 10,2 %	4 2,7 %	19 12,9 %	28 19,1 %	10 6,8 %	38 25,9 %
III	8 5,4 %	2 1,4 %	10 6,8 %	11 7,5 %	13 8,8 %	24 16,3 %	19 12,9 %	15 10,2 %	34 23,1 %
IV	8 5,4 %	6 4,1 %	14 9,5 %	5 3,4 %	16 10,9 %	21 14,3 %	13 8,8 %	22 14,9 %	35 23,8 %

S	G			D			T		
	a	p	t	a	p	t	a	p	t
1	6 4,1 %	0 -	6 4,1 %	2 1,3 %	3 2,1 %	5 3,4 %	8 5,4 %	3 2,1 %	11 7,5 %
2	12 8,2 %	4 2,7 %	16 10,9 %	13 8,8 %	7 4,8 %	20 13,6 %	25 17 %	11 7,5 %	36 24,5 %
3	19 12,9 %	4 2,7 %	23 15,6 %	22 14,9 %	14 9,6 %	36 24,5 %	41 27,9 %	18 12,2 %	59 40,1 %
4	4 2,7 %	6 4,1 %	10 6,8 %	5 3,4 %	9 6,1 %	14 9,5 %	9 6,1 %	15 10,2 %	24 16,3 %
5	1 0,7 %	3 2 %	4 2,7 %	6 4,1 %	7 4,8 %	13 8,9 %	7 4,8 %	10 6,8 %	17 11,6 %

Z	G			D			T		
	a	p	t	a	p	t	a	p	t
b	0 -	0 -	0 -	0 -	0 -	0 -	0 -	0 -	0 -
m	1 0,7 %	0 -	1 0,7 %	0 -	0 -	0 -	1 0,7 %	0 -	1 0,7 %
d	41 27,9 %	17 11,6 %	58 39,5 %	48 32,6 %	40 27,2 %	88 59,8 %	89 60,5 %	57 38,8 %	146 99,3 %

T	42 28,6 %	17 11,6 %	59 40,2 %	48 32,6 %	40 27,2 %	88 59,8 %	90 61,2 %	57 38,8 %	147

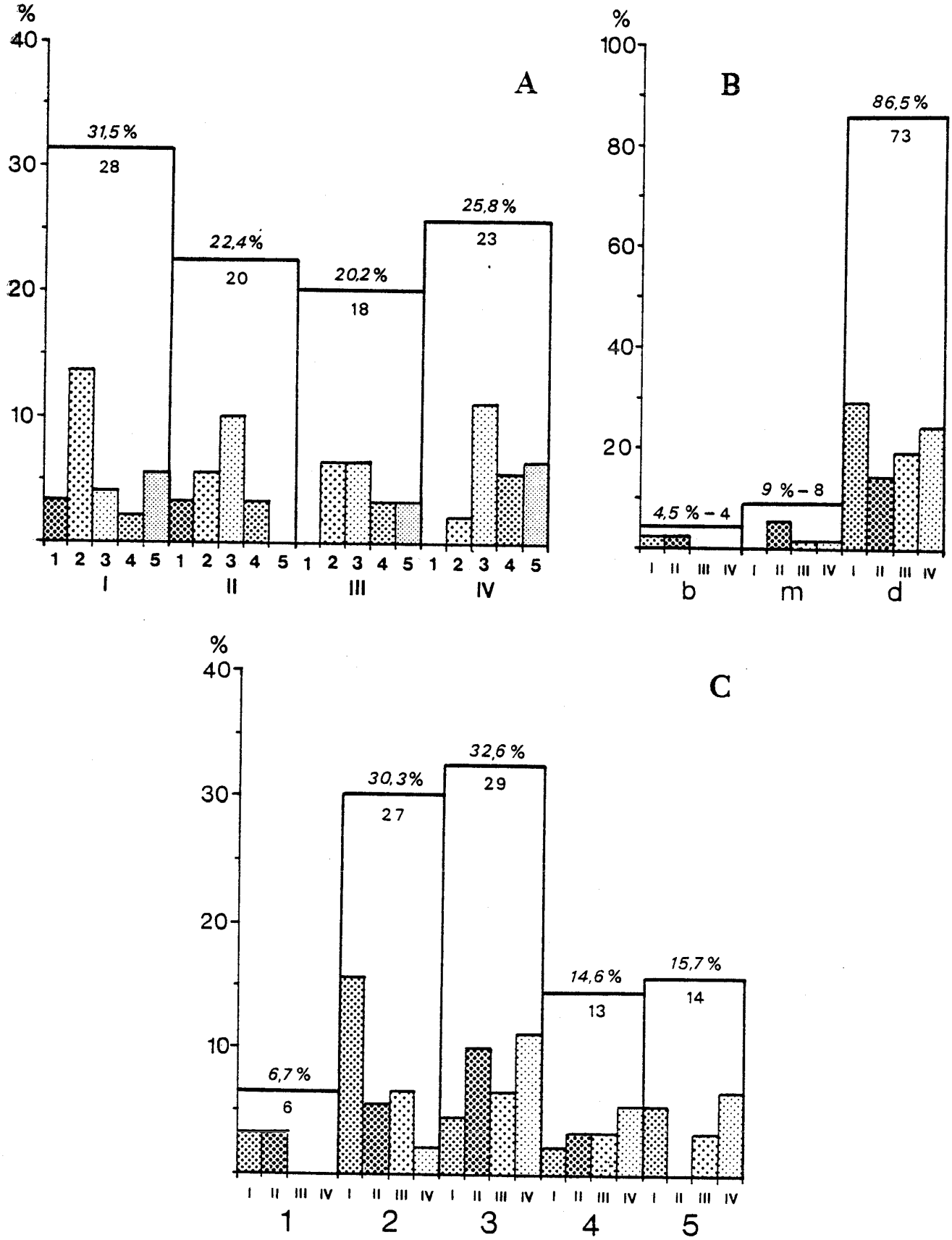


Fig. 7 - Répartition branchiale de *Diplectanum aequans* (Wagener, 1857) (subadultes) chez *Dicentrarchus labrax* (Linnaeus, 1758) dans les Réservoirs à Poissons du Bassin d'Arcachon. - A : Répartition par arcs ; B : Répartition par zones ; C : répartition par secteurs.

Tab. 7 - Répartition branchiale de *Diplectanum aequans* (Wagener, 1857) (subadultes) chez *Dicentrarchus labrax* (Linnaeus, 1758) dans les Réservoirs à Poissons du Bassin d'Arcachon. - A : Répartition par arcs ; S : Répartition par secteurs : Z : Répartition par zones. I-IV : arcs I à IV ; 1-5 : secteurs 1 à 5 ; a : hémibranchies antérieures ; b : zone basale ; D : branchies droites ; d : zone dorsale ; G : branchies gauches ; m : zone médiane ; p : hémibranchies postérieures ; T : totaux.

A	G			D			T		
	a	p	t	a	p	t	a	p	t
I	7 7,9 %	5 5,6 %	12 13,5 %	14 15,7 %	2 2,2 %	16 17,9 %	21 23,6 %	7 7,9 %	28 31,5 %
II	6 6,7 %	2 2,3 %	8 9 %	8 9 %	4 4,5 %	12 13,5 %	14 15,7 %	6 6,7 %	20 22,4 %
III	8 9 %	3 3,3 %	11 12,3 %	4 4,5 %	3 3,3 %	7 7,9 %	12 13,5 %	6 6,7 %	18 20,2 %
IV	0 -	6 6,7 %	6 6,7 %	1 1,1 %	16 17,9 %	17 19 %	1 1,1 %	22 24,7 %	23 25,8 %

S	G			D			T		
	a	p	t	a	p	t	a	p	t
1	1 1,1 %	2 2,2 %	3 3,3 %	2 2,2 %	1 1,1 %	3 3,3 %	3 3,3 %	3 3,3 %	6 6,7 %
2	8 9 %	6 6,7 %	14 15,7 %	8 9 %	5 5,6 %	13 14,6 %	16 17,9 %	11 12,4 %	27 30,3 %
3	7 7,9 %	2 2,2 %	9 10,1 %	8 9 %	12 13,5 %	20 22,5 %	15 16,8 %	14 15,7 %	29 32,6 %
4	1 1,1 %	2 2,2 %	3 3,3 %	5 5,6 %	5 5,6 %	10 11,2 %	6 6,7 %	7 7,8 %	13 14,6 %
5	4 4,5 %	4 4,5 %	8 9 %	4 4,5 %	2 2,2 %	6 6,7 %	8 9 %	6 6,7 %	14 15,7 %

Z	G			D			T		
	a	p	t	a	p	t	a	p	t
b	2 2,2 %	0 -	2 2,2 %	2 2,2 %	0 -	2 2,2 %	4 4,5 %	0 -	4 4,5 %
m	2 2,2 %	2 2,2 %	4 4,5 %	2 2,2 %	2 2,2 %	4 4,5 %	4 4,5 %	4 4,5 %	8 9 %
d	17 19,1 %	14 15,7 %	31 34,8 %	23 25,8 %	23 25,8 %	46 51,6 %	40 44,9 %	37 41,6 %	77 86,5 %

T	21 23,6 %	16 17,9 %	37 41,5 %	27 30,3 %	25 28,1 %	52 58,4 %	48 53,9 %	41 46,1 %	89

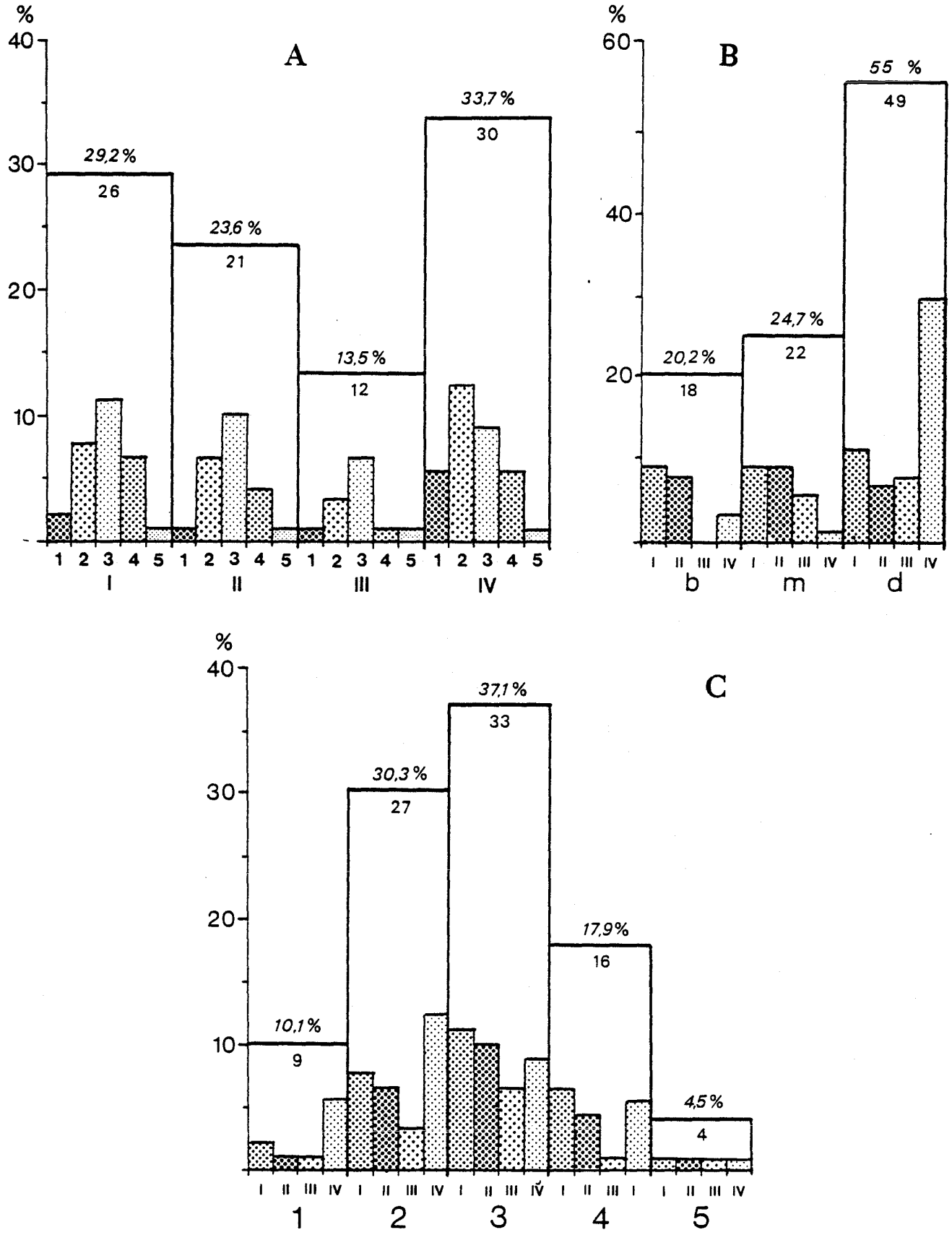


Fig. 8 - Répartition branchiale de *Diplectanum aequans* (Wagener, 1857) (juvéniles) chez *Dicentrarchus labrax* (Linnaeus, 1758) dans les réservoirs à Poissons du Bassin d'Arcachon. - A : Répartition par arcs ; B : Répartition par zones ; C : Répartition par secteurs.

Tab. 8 - Répartition branchiale de *Diplectanum aequans* (Wagener, 1857) (juvéniles) chez *Dicentrarchus labrax* (Linnaeus, 1758) dans les Réservoirs à Poissons du Bassin d'Arcachon. - Répartition par arcs ; S : Répartition par secteurs ; Z : Répartition par zones. I-IV : arcs I à IV ; 1-5 : secteurs 1 à 5 ; a : hémibranchies antérieures ; b : zone basale ; D : branchies droites ; d : zone dorsale ; G : branchies gauches ; m : zone médiane ; p : hémibranchies postérieures ; T : totaux.

A	G			D			T		
	a	p	t	a	p	t	a	p	t
I	12 13,5 %	5 5,6 %	17 19,1 %	7 7,9 %	2 2,2 %	9 10,1 %	19 21,3 %	7 7,9 %	26 29,2 %
II	10 11,2 %	2 2,2 %	12 13,5 %	5 5,6 %	4 4,5 %	9 10,1 %	15 16,8 %	6 6,7 %	21 23,6 %
III	2 2,2 %	4 4,5 %	6 6,7 %	1 1,1 %	5 5,6 %	6 6,7 %	3 3,4 %	9 10,1 %	12 13,5 %
IV	3 3,4 %	11 12,3 %	14 15,7 %	1 1,1 %	15 16,8 %	16 17,9 %	4 4,5 %	26 29,1 %	30 33,7 %

S	G			D			T		
	a	p	t	a	p	t	a	p	t
1	4 4,5 %	3 3,4 %	7 7,9 %	0 -	2 2,2 %	2 2,2 %	4 4,5 %	5 5,6 %	9 10,1 %
2	11 12,4 %	4 4,5 %	15 16,8 %	4 4,5 %	8 9 %	12 13,5 %	15 16,8 %	12 13,5 %	27 30,3 %
3	9 10,1 %	10 12,2 %	19 21,3 %	6 6,7 %	8 9 %	14 15,7 %	15 16,8 %	18 20,3 %	33 37,1 %
4	3 3,4 %	2 2,2 %	5 5,6 %	4 4,5 %	7 7,8 %	11 12,3 %	7 7,8 %	9 10,1 %	16 17,9 %
5	0 -	3 3,4 %	3 3,4 %	0 -	1 1,1 %	1 1,1 %	0 -	4 4,5 %	4 4,5 %

Z	G			D			T		
	a	p	t	a	p	t	a	p	t
b	8 9 %	5 5,6 %	13 14,6 %	3 3,4 %	2 2,2 %	5 5,6 %	11 12,4 %	7 7,8 %	18 20,2 %
m	9 10,1 %	5 5,6 %	14 15,7 %	5 5,6 %	3 3,4 %	8 9 %	14 15,7 %	8 9 %	22 24,7 %
d	10 11,2 %	12 13,5 %	22 24,7 %	6 6,7 %	21 23,6 %	27 30,3 %	16 17,9 %	33 37,1 %	49 55 %

T	27 30,3 %	22 24,7 %	49 55 %	14 15,7 %	26 29,3 %	40 44,9 %	41 46,1 %	48 53,9 %	89

La répartition par arcs (fig. 5-A) présente un gradient antéro-postérieur décroissant de l'arc I à l'arc III (28,9%, 24,3% et 19,7% respectivement) et une importante augmentation sur l'arc IV (27,1%) dont le pourcentage d'individus n'est pas statistiquement différent du pourcentage de l'arc I (p= 0,01).

La répartition par zones (fig. 5-B) montre que la majorité des individus sont localisés dans la zone distale (83,7%); les zones médiane (9,5%) et basale (6,8%) en hébergent un pourcentage notablement plus faible.

L'analyse de la répartition par secteurs (fig. 5-C) montre que le pourcentage maximum de parasites se rencontre dans le secteur 3 (37,2%), viennent ensuite par ordre décroissant les secteurs 2 (27,7%), 4 (16,3%), 5 (10,8%) et 1 (8%).

La répartition par arcs se retrouve dans la zone dorsale, tandis que la répartition par secteurs se retrouve sur les arcs II à IV.

La répartition branchiale des trois stades de développement a été étudiée sur la population de *Diplectanum aequans* des Réservoirs à Poissons d'Arcachon (fig. 6-8, tab. 6-8).

Les différences entre le pourcentage d'individus fixés sur les branchies droites et sur les branchies gauches d'une part, sur les hémibranchies antérieures et sur les hémibranchies postérieures sont statistiquement significatives pour les adultes (p= 0,01) mais ne le sont pas pour les subadultes et les juvéniles (p= 0,05).

Le test du χ^2 confirme que la répartition par arcs ne présente pas de différence statistiquement significative avec une répartition théorique pour les adultes et pour les subadultes (p= 0,05) mais qu'elle présente une différence statistiquement significative pour les juvéniles ($0,05<p<0,02$). La répartition par zones présente une différence statistiquement significative avec une répartition théorique pour les adultes, pour les subadultes ($p<0,01$) et pour les juvéniles ($0,02<p<0,01$). La répartition par secteurs présente une différence statistiquement significative avec une répartition théorique pour les subadultes et pour les juvéniles ($p<0,001$).

Pour chacun des trois stades, la répartition par arcs (fig. 6-A, 7-A, 8-A) présente un gradient antéro-postérieur décroissant de l'arc I à l'arc III (27,2%, 25,9% et 23,1% pour les adultes; 31,5%, 22,5%, 20,2% pour les subadultes; 29,2%, 23,6% et 13,5% pour les juvéniles).

Pour les adultes et les subadultes l'augmentation observée entre les arcs III (23,8% et 25,8% respectivement) n'est pas significative; les juvéniles sont significativement (p= 0,01) plus nombreux sur l'arc IV (33,7%) que sur l'arc III (13,5%) mais il n'y a pas de différence statistiquement significative entre les arcs I et IV.

Les répartitions par zones sont du même type pour les trois stades (fig. 6-B, 7-B et 8-B):
– tous les adultes, sauf un, se trouvent dans la zone distale (99,3%)
– la majorité des subadultes est localisée dans la zone distale et les autres individus sont également répartis dans les zones médiane (24,7%) et basale (20,2%).

Les répartitions par secteurs se ressemblent pour les trois stades (fig. 6-C, 7-C et 8-C). Le maximum se trouve toujours dans le secteur 3 (40,1%, 32,6% et 37,1% respectivement), suivi du secteur 2 (24,5%, 30,4% et 30,3% respectivement).

1.4.3.– Répartition branchiale de *Diplectanum aequans* chez *Dicentrarchus labrax* dans l'étang de Canet (fig. 9-12, Tab. 9-12)

Sur les branchies de *Dicentrarchus labrax* de l'étang de Canet nous avons récolté, tous stades confondus, 695 *Diplectanum aequans*.

La différence entre le pourcentage d'individus fixés sur les branchies droites (43,1%) et sur les branchies gauches (56,9%) n'est pas significative. Par contre la différence entre le pourcentage d'individus fixés sur les hémibranchies antérieures (53,8%) et sur les hémibranchies postérieures (46,2%) est statistiquement significative (p= 0,01).

Le test du χ^2 confirme que la répartition par arcs ($0,02<p<0,01$), par zones et par secteurs ($p<0,001$) présente une différence significative avec une répartition théorique.

La répartition par zones (fig. 9-B) montre que le maximum d'individus (57,6%) se trouve dans la zone médiane, la zone distale en héberge près du tiers (31,9%) et la zone basale est la moins occupée (10,5%).

La répartition par secteurs (fig. 9-C) présente un maximum dans le secteur 4 (25,9%) et un minimum dans le secteur 1 (12,8%). La répartition dans les secteur 2 (19,4%), 3 (21%) et 5 (20,9%) ne présente pas de différences significatives.

La répartition par secteurs se retrouve sur les arcs III et IV et la répartition par arcs se retrouve dans les zones basale et médiane.

L'échantillon de 695 individus examiné comprenait 167 adultes, 292 subadultes et 236 juvéniles. L'analyse de la répartition branchiale par stades, fait apparaître quelques différences.

La différence entre le pourcentage d'individus fixés sur les branchies droites et sur les branchies gauches n'est pas statistiquement significative pour les adultes et les subadultes ($p= 0,05$), mais elle est statistiquement significative pour les juvéniles ($p= 0,01$).

La différence entre le pourcentage d'individus fixés sur les hémibranchies antérieures et postérieures n'est pas significative pour les subadultes et les juvéniles ($p= 0,05$), elle est significative pour les adultes pour $p= 0,05$, mais elle ne l'est plus pour $p= 0,01$.

Le test du χ^2 confirme que la répartition par arcs présente une différence statistiquement significative avec une répartition théorique pour chacun des trois stades ($p<0,001$). Au stade juvénile la répartition des parasites présente un maximum sur l'arc III (34,3%), viennent ensuite les arcs IV (27,5%), II (23,3%) et I (14,8%). Chez les subadultes cette répartition présente un taux croissant de l'arc I à l'arc IV (13,7%, 25%, 29,8% et 31,2% respectivement).

La répartition par zones des adultes (fig. 10-B) se différencie de celle des deux autres stades: la majorité des individus (80,2%) se trouve dans la zone distale, le reste (19,2%) occupant la zone médiane (un seul individu (0,6%) était fixé dans la zone basale). Pour les deux autres stades (fig. 11-B et 12-B) le maximum se trouve dans la zone médiane (72,6% pour les subadultes; 65,7% pour les juvéniles); si la zone distale (17,1%) est plus occupée que la zone basale (9,9%) par les subadultes, c'est l'inverse pour les juvéniles (16,1% et 18,2% respectivement).

La répartition par secteurs (fig. 10-C, 11-C, 12-C) est différente pour les trois stades: maximum dans le secteur 5 (34,1%) pour les adultes, dans le secteur 4 (32,9%) pour les subadultes et dans le secteur 2 (25,8%) pour les juvéniles.

1.4.4.– Comparaison entre la répartition branchiale des stades adultes, subadultes et juvéniles de *Diplectanum aequans* chez *Dicentrarchus labrax* daans les Réservoirs à Poissons du Bassin d'Arcachon et dans l'étang de Canet

Si on compare la répartition branchiale des trois stades de *Diplectanum aequans* chez *Dicentrarchus labrax* dans les Réservoirs à Poissons du Bassin d'Arcachon et dans l'étang de Canet, on constate qu'il existe une différence entre les deux sites avec une répartition théorique dans laquelle l'infrapopulation se répartirait équitablement. Le test du χ^2 confirme que cette différence est statistiquement significative (tab. 13 et 14):

— au niveau des arcs
  - pour les arcs II ($0,05<p<0,02$) et III ($0,01<p<0,001$) sur lesquels on trouve plus d'adultes dans les Réservoirs à Poissons du Bassin d'Arcachon
  - pour les arcs I, préférentiellement occupés par les adultes, pour les arcs III, préférentiellement occupés par les juvéniles, et pour les arcs IV, préférentiellement occupés par les subadultes, dans l'étang de Canet ($p<0,001$); à noter que les arcs III et IV sont équitablement occupés par les subadultes dans l'étang de Canet.
  - les adultes sont toujours les plus nombreux sur les arcs antérieurs (I et II)

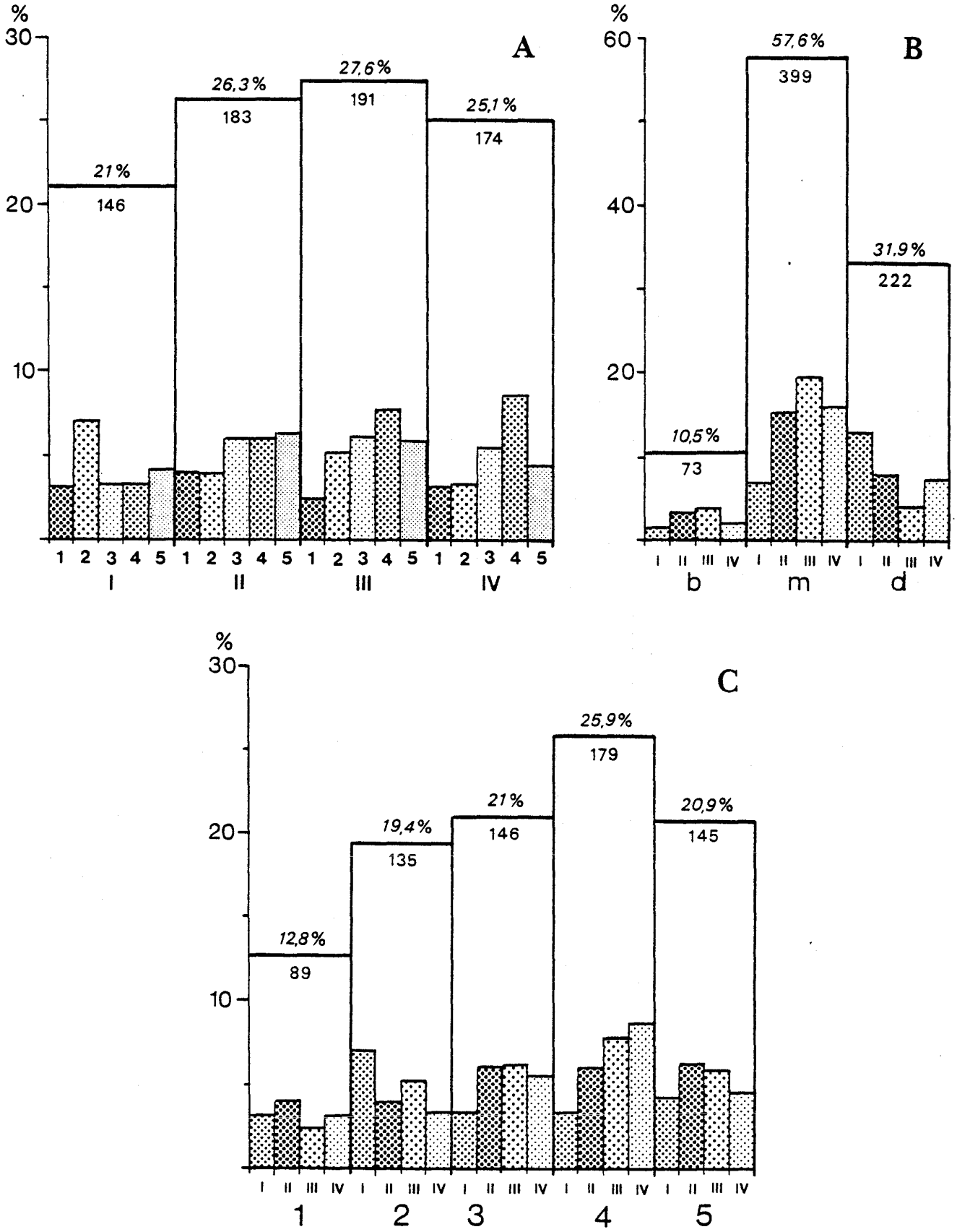


Fig. 9 - Répartition branchiale de *Diplectanum aequans* (Wagener, 1857) chez *Dicentrarchus labrax* (Linnaeus, 1758) dans l'étang de Canet (Pyrénées-Orientales). - A : Répartition par arcs ; B : Répartition par zones ; C : Répartition par secteurs.

Tab. 9 - Répartition branchiale de *Diplectanum aequans* (Wagener, 1857) chez *Dicentrarchus labrax* (Linnaeus, 1758) dans l'étang de Canet (Pyrénées-Orientales). - A : Répartition par arcs ; S : Répartition par secteurs ; Z : Répartition par zones. I-IV : arcs I à IV ; 1-5 : secteurs 1 à 5 ; a : hémibranchies antérieures ; b : zone basale ; D : branchies droites ; d : zone dorsale ; G : branchies gauches ; m : zone médiane ; p : hémibranchies postérieures ; T : totaux.

A	G			D			T		
	a	p	t	a	p	t	a	p	t
I	71 10,2 %	18 2,6 %	89 12,8 %	40 5,8 %	17 2,4 %	57 8,2 %	111 15,9 %	35 5,1 %	146 21 %
II	43 6,2 %	54 7,7 %	97 13,9 %	47 6,8 %	39 5,6 %	86 12,4 %	90 12,9 %	93 13,4 %	183 26,3 %
III	60 8,6 %	37 5,3 %	97 13,9 %	59 8,5 %	36 5,2 %	95 13,7 %	119 17,1 %	73 10,5 %	192 27,6 %
IV	34 4,9 %	79 11,4 %	113 16,3 %	20 2,9 %	41 5,9 %	61 8,8 %	54 7,8 %	120 17,3 %	174 25,1 %

S	G			D			T		
	a	p	t	a	p	t	a	p	t
1	22 3,2 %	33 4,7 %	55 7,9 %	22 3,2 %	12 1,7 %	34 4,9 %	44 6,3 %	45 6,5 %	89 12,8 %
2	54 7,8 %	33 4,7 %	87 12,5 %	27 3,9 %	21 3 %	48 6,9 %	81 11,6 %	54 7,8 %	135 19,4 %
3	44 6,3 %	37 5,3 %	81 11,6 %	28 4 %	37 5,3 %	65 9,3 %	72 10,4 %	74 10,6 %	146 21 %
4	43 6,2 %	51 7,3 %	94 13,5 %	43 6,2 %	43 6,2 %	86 12,4 %	86 12,4 %	94 13,5 %	180 25,9 %
5	45 6,5 %	34 4,9 %	79 11,4 %	46 6,6 %	20 2,9 %	66 9,5 %	91 13,1 %	54 7,8 %	145 20,9 %

Z	G			D			T		
	a	p	t	a	p	t	a	p	t
b	26 3,7 %	22 3,2 %	48 6,9 %	16 2,3 %	9 1,3 %	25 3,6 %	42 6 %	31 4,5 %	73 10,5 %
m	104 14,9 %	115 16,6 %	219 31,5 %	98 14,1 %	83 11,9 %	181 26 %	202 29,1 %	198 28,5 %	400 57,6 %
d	78 11,2 %	51 7,3 %	129 18,5 %	52 7,5 %	41 5,9 %	93 13,4 %	130 18,7 %	92 13,2 %	222 31,9 %

T	208 29,9 %	188 27 %	396 56,9 %	166 23,9 %	133 19,1 %	299 43,1 %	374 53,8 %	321 46,2 %	695

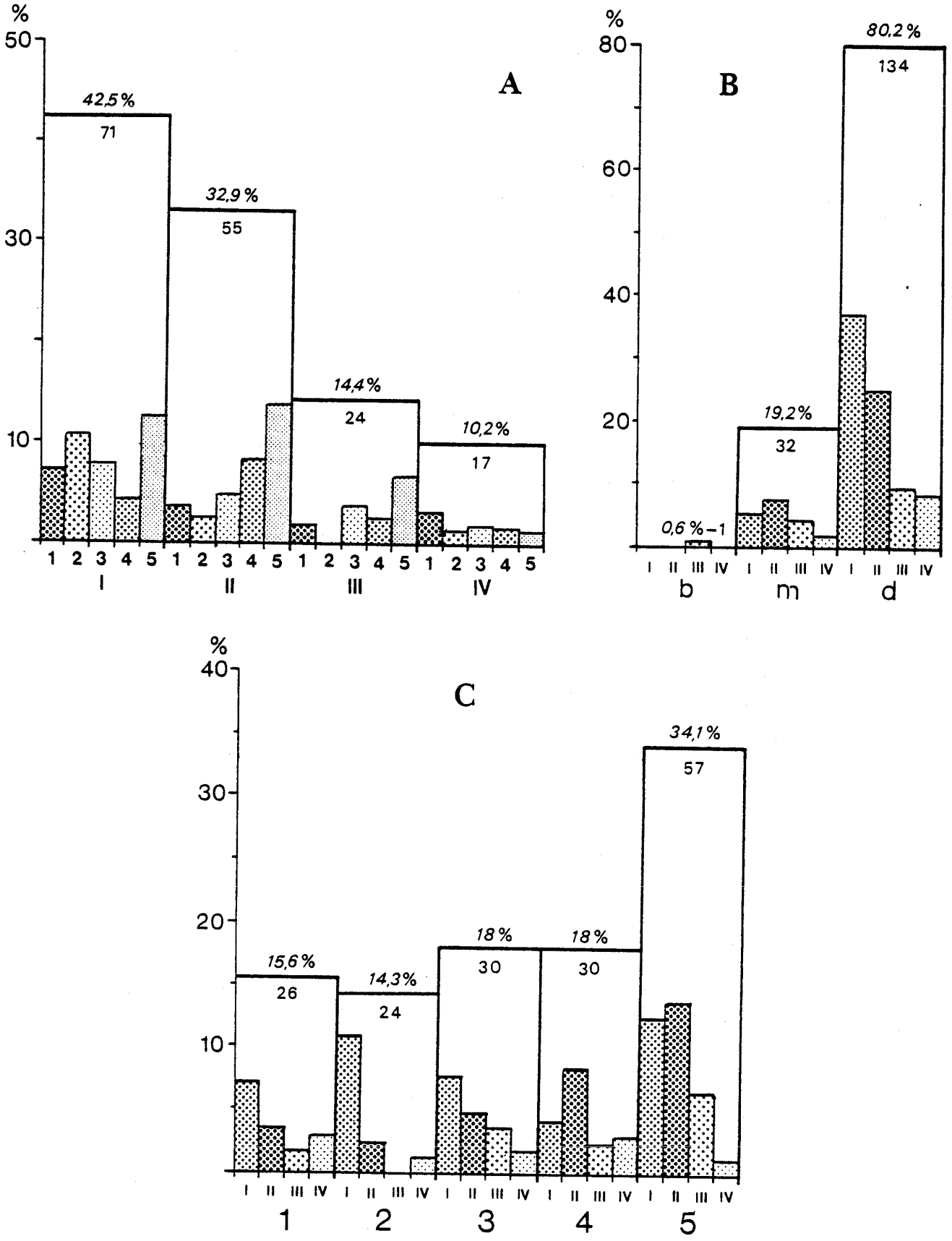


Fig. 10 - Répartition branchiale de *Diplectanum aequans* (Wagener, 1857) (adultes) chez *Dicentrarchus labrax* (Linnaeus, 1758) dans l'étang de Canet (Pyrénées-Orientales). A : Répartition par arcs ; B : Répartition par zones ; C : Répartition par secteurs.

Tab. 10 - Répartition branchiale de *Diplectanum aequans* (Wagener, 1957) (adultes) chez *Dicentrarchus labrax* (Linnaeus, 1758) dans l'étang de Canet (Pyrénées-Orientales). A : Répartition par arcs ; S : Répartition par secteurs ; Z : Répartition par zones. I-IV : arcs I à IV ; 1-5 : secteurs 1 à 5 ; a : hémibranchies antérieures ; b : zone basale ; D : branchies droites ; d : zone dorsale ; G : branchies gauches ; m : zone médiane ; p : hémibranchies postérieures ; T : totaux.

A	G			D			T		
	a	p	t	a	p	t	a	p	t
I	36 21,6 %	6 3,6 %	42 25,2 %	23 13,8 %	6 3,6 %	29 17,4 %	59 35,3 %	12 7,2 %	71 42,5 %
II	10 7 %	23 13,8 %	33 19,8 %	12 7,2 %	10 7 %	22 13,2 %	22 13,2 %	33 19,7 %	55 32,9 %
III	9 5,4 %	2 1,2 %	11 6,6 %	7 4,2 %	6 3,6 %	13 7,8 %	16 9,6 %	8 4,8 %	24 14,4 %
IV	1 0,6 %	7 4,2 %	8 4,8 %	1 0,6 %	8 4,8 %	9 5,4 %	2 1,2 %	15 9 %	17 10,2 %

S	G			D			T		
	a	p	t	a	p	t	a	p	t
1	8 4,8 %	6 3,6 %	14 8,4 %	11 6,6 %	1 0,6 %	12 7,2 %	19 11,4 %	7 4,2 %	26 15,6 %
2	18 10,8 %	2 1,2 %	20 11,9 %	2 1,2 %	2 1,2 %	2 2,4 %	20 11,9 %	4 2,4 %	24 14,3 %
3	8 4,8 %	6 3,6 %	14 8,4 %	10 6 %	6 3,6 %	16 9,6 %	18 10,8 %	12 7,2 %	30 18 %
4	8 4,8 %	8 4,8 %	16 9,6 %	7 4,2 %	7 4,2 %	14 8,4 %	15 9 %	15 9 %	30 18 %
5	14 8,4 %	16 9,6 %	30 18 %	13 7,8 %	14 8,4 %	27 16,2 %	27 16,2 %	30 17,9 %	57 34,1 %

Z	G			D			T		
	a	p	t	a	p	t	a	p	t
b	1 0,6 %	0 -	1 0,6 %	0 -	0 -	0 -	1 0,6 %	0 -	1 0,6 %
m	7 4,2 %	9 5,4 %	16 9,6 %	8 4,8 %	8 4,8 %	16 9,6 %	15 9 %	17 10,2 %	32 19,2 %
d	48 28,7 %	29 17,4 %	77 46,1 %	35 20,9 %	22 13,2 %	57 34,1 %	83 49,7 %	51 30,5 %	134 80,2 %

T	56 33,5 %	38 22,8 %	94 56,3 %	43 25,8 %	30 17,9 %	73 43,7 %	99 59,3 %	68 40,7 %	167

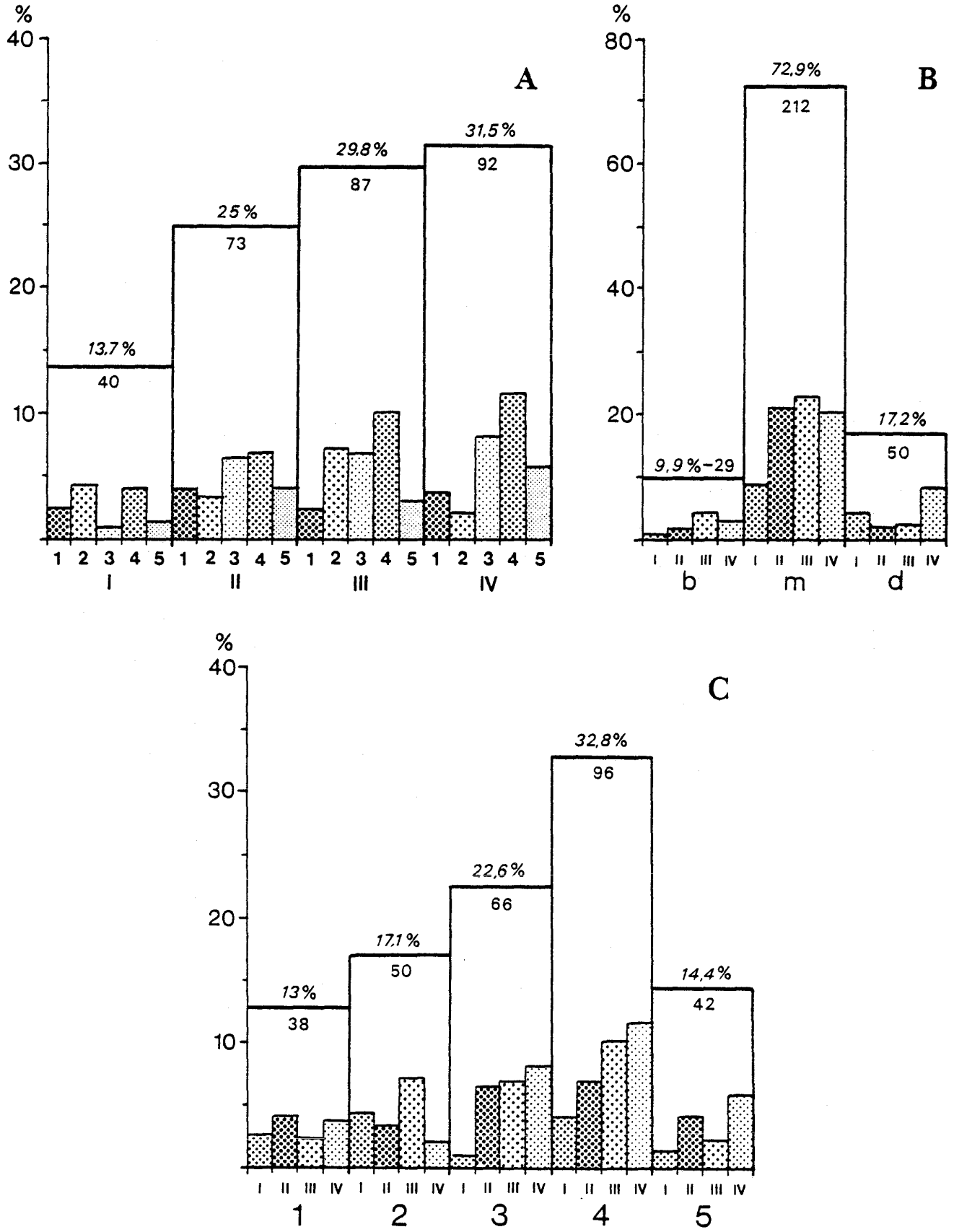


Fig. 11 - Répartition branchiale de *Diplectanum aequans* (Wagener, 1857) (subadultes) chez *Dicentrarchus labrax* (Linnaeus, 1758) dans l'étang de Canet (Pyrénées-Orientales). - A : Répartition par arcs ; B : Répartition par zones ; C : Répartition par secteurs.

Tab. 11 - Répartition branchiale de *Diplectanum aequans* (Wagener, 1857) (subadultes) chez *Dicentrarchus labrax* (Linnaeus, 1758) dans l'étang de Canet (Pyrénées-Orientales). A : Répartition par arcs ; S : Répartition par secteurs ; Z : Répartition par zones. I-IV : arcs I à IV ; 1-5 : secteurs 1 à 5 ; a : hémibranchies antérieures ; b : zone basale ; D : branchies droites ; d : zone dorsale ; G : branchies gauches ; m : zone médiane ; p : hémibranchies postérieures ; T : totaux.

A	G			D			T		
	a	p	t	a	p	t	a	p	t
I	18 6,2 %	8 2,7 %	26 8,9 %	7 2,4 %	7 2,4 %	14 4,8 %	25 8,6 %	15 5,1 %	40 13,7 %
II	18 6,2 %	11 3,7 %	29 9,9 %	22 7,5 %	22 7,5 %	44 15,1 %	40 13,7 %	33 11,3 %	73 25 %
III	17 5,8 %	18 6,2 %	35 12 %	27 9,3 %	25 8,6 %	52 17,9 %	44 15,1 %	43 14,7 %	87 29,8 %
IV	22 7,5 %	31 10,6 %	53 18,1 %	13 4,5 %	26 8,9 %	39 13,4 %	35 12 %	57 19,5 %	92 31,5 %

S	G			D			T		
	a	p	t	a	p	t	a	p	t
1	8 2,7 %	14 4,8 %	22 7,5 %	7 2,4 %	9 3,1 %	16 5,5 %	15 5,1 %	23 7,9 %	38 13 %
2	13 4,5 %	11 3,7 %	24 8,2 %	11 3,8 %	15 5,1 %	26 8,9 %	24 8,2 %	26 8,9 %	50 17,1 %
3	14 4,8 %	14 4,8 %	28 9,6 %	14 4,8 %	24 8,2 %	38 13 %	28 9,5 %	38 13,1 %	66 22,6 %
4	23 7,8 %	20 6,8 %	43 14,7 %	25 8,6 %	28 9,5 %	53 18,1 %	48 16,4 %	48 16,4 %	96 32,8 %
5	17 5,8 %	9 3,1 %	26 8,9 %	12 4,1 %	4 1,4 %	16 5,5 %	29 9,9 %	13 4,5 %	42 14,4 %

Z	G			D			T		
	a	p	t	a	p	t	a	p	t
b	9 3,1 %	9 3,1 %	18 6,2 %	6 2,1 %	5 1,7 %	11 3,8 %	15 5,1 %	14 4,8 %	29 9,9 %
m	48 16,4 %	50 17,1 %	98 33,5 %	56 19,2 %	59 20,2 %	115 39,4 %	104 35,6 %	109 37,3 %	213 72,9 %
d	18 6,2 %	9 3,1 %	27 9,3 %	7 2,4 %	16 5,5 %	23 7,9 %	25 8,6 %	25 8,6 %	50 17,2 %

T	75 25,7 %	68 23,3 %	143 49 %	69 23,7 %	80 27,4 %	149 51,1 %	144 49,3 %	148 50,7 %	292

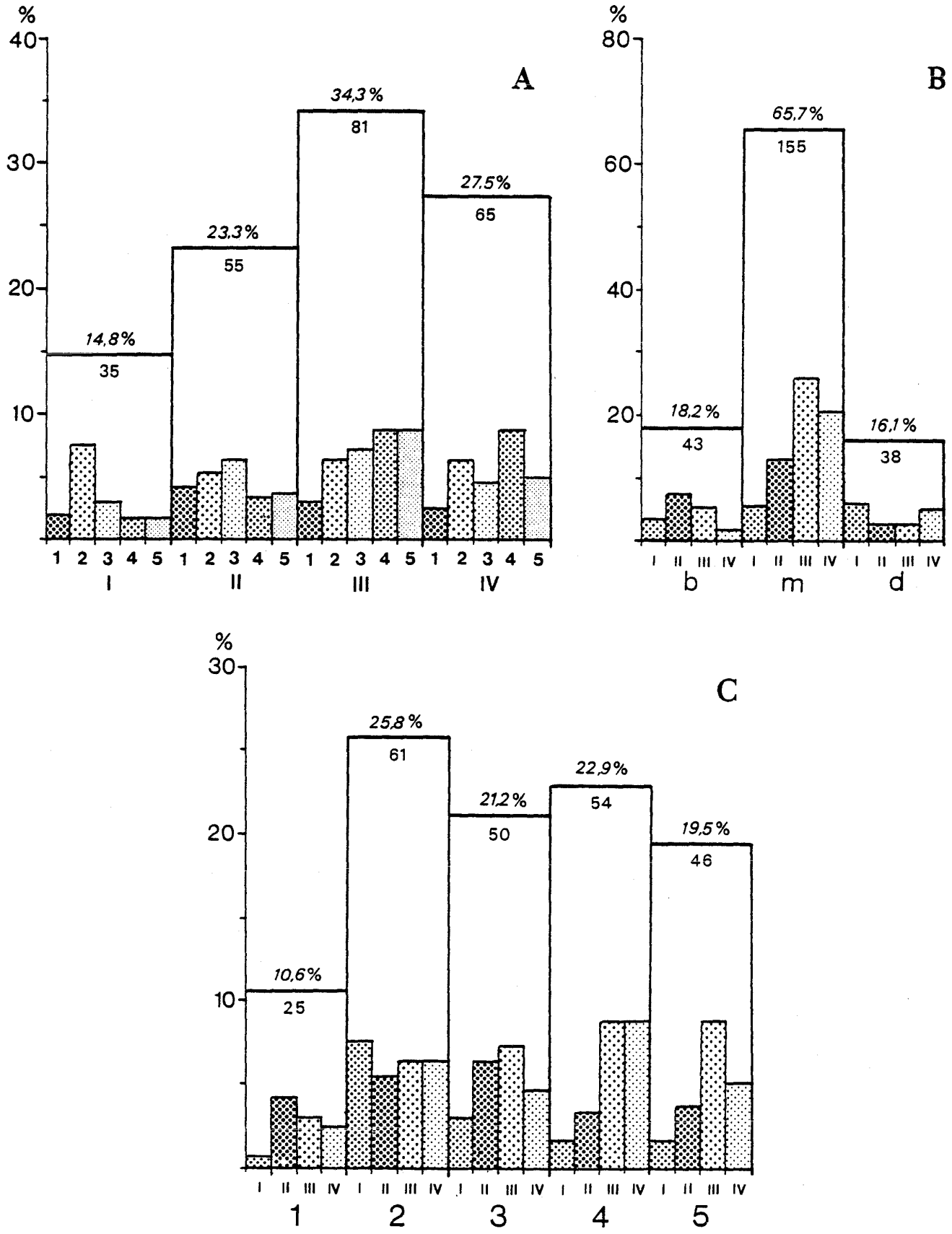


Fig. 12 - Répartition branchiale de *Diplectanum aequans* (Wagener, 1857) (juvéniles) chez *Dicentrarchus labrax* (Linnaeus, 1758) dans l'étang de Canet (Pyrénées-Orientales) A : Répartition par arcs ; B : Répartition par zones ; C : Répartition par secteurs.

Tab. 12 - Répartition branchiale de *Diplectanum aequans* (Wagener, 1857) (juvéniles) chez *Dicentrarchus labrax* (Linnaeus, 1758) dans l'étang de Canet (Pyrénées-Orientales). A : Répartition par arcs ; S : Répartition par secteurs ; Z : Répartition par zones. I-IV : arcs I à IV ; 1-5 : secteurs 1 à 5 ; a : hémibranchies antérieures ; b : zone basale ; D : branchies droites ; d : zone dorsale ; G : branchies gauches ; m : zone médiane ; p : hémibranchies postérieures ; T : totaux.

A	G			D			T		
	a	p	t	a	p	t	a	p	t
I	17 7,2 %	4 1,7 %	21 8,9 %	10 4,2 %	4 1,7 %	14 5,9 %	27 11,4 %	8 3,4 %	35 14,8 %
II	15 6,3 %	20 8,5 %	35 14,8 %	13 5,5 %	7 2,9 %	20 8,4 %	28 11,9 %	27 11,4 %	55 23,3 %
III	34 14,4 %	17 7,2 %	51 21,6 %	25 10,6 %	5 2,1 %	30 12,7 %	59 25 %	22 9,3 %	81 34,3 %
IV	11 4,7 %	41 17,4 %	52 22,1 %	6 2,5 %	7 2,9 %	13 5,5 %	17 7,2 %	48 20,3 %	65 27,5 %

S	G			D			T		
	a	p	t	a	p	t	a	p	t
1	6 2,5 %	13 5,5 %	19 8 %	4 1,7 %	2 0,8 %	6 2,5 %	10 4,2 %	15 6,4 %	25 10,6 %
2	23 9,7 %	20 8,5 %	43 18,2 %	14 5,9 %	4 1,7 %	18 7,6 %	37 15,7 %	24 10,1 %	61 25,8 %
3	22 9,3 %	17 7,2 %	39 16,5 %	4 1,7 %	7 2,9 %	11 4,6 %	26 11 %	24 10,2 %	50 21,2 %
4	12 5,1 %	23 9,7 %	35 14,8 %	11 4,7 %	8 3,4 %	19 8,1 %	23 9,7 %	31 13,2 %	54 22,9 %
5	14 5,9 %	9 3,8 %	23 9,7 %	21 8,9 %	2 0,8 %	23 9,7 %	35 14,8 %	11 4,7 %	46 19,5 %

Z	G			D			T		
	a	p	t	a	p	t	a	p	t
b	16 6,8 %	13 5,5 %	29 12,3 %	10 4,2 %	4 1,7 %	14 5,9 %	26 11 %	17 7,2 %	43 18,2 %
m	49 20,8 %	56 23,7 %	105 44,5 %	34 14,4 %	16 6,8 %	50 21,2 %	83 35,2 %	72 30,5 %	153 65,7 %
d	12 5,1 %	13 5,5 %	25 10,6 %	10 4,2 %	3 1,3 %	13 5,5 %	22 9,3 %	16 6,8 %	38 16,1 %

T	77 32,7 %	82 34,7 %	159 67,4 %	54 22,8 %	23 9,8 %	77 32,6 %	131 55,5 %	105 44,5 %	236

Tab. 13 - Répartition branchiale des adultes, subadultes et juvéniles de *Diplectanum aequans* (Wagener, 1857) chez *Dicentrarchus labrax* (Linnaeus, 1758) dans les Réservoirs à Poissons du Bassin d'Arcachon. - A : Répartition par arcs ; S : Répartition par secteurs ; Z : Répartition par zones. I-IV : arcs I à IV ; 1-5 : secteur 1 à 5 ; b : zone basale ; d : zone dorsale ; m : zone médiane ; T : totaux.

A	I	II	III	IV	T
ADULTES	40 27,2 %	38 25,9 %	34 23,1 %	35 23,8 %	147
SUBADULTES	28 31,5 %	20 22,5 %	18 20,2 %	23 25,8 %	89
JUVENILES	26 29,2 %	21 23,6 %	12 13,5 %	30 33,7 %	89
TOTAL	94 28,9 %	79 24,3 %	64 19,7 %	88 27,1 %	325

S	1	2	3	4	5	T
ADULTES	11 7,5 %	36 24,5 %	59 40,1 %	24 16,3 %	17 11,6 %	147
SUBADULTES	6 6,7 %	27 30,4 %	29 32,6 %	13 14,6 %	14 15,7 %	89
JUVENILES	9 10,1 %	27 30,3 %	33 37,1 %	16 18 %	4 4,5 %	89
TOTAL	26 8 %	90 27,7 %	121 37,2 %	53 16,3 %	35 10,8 %	325

Z	b	m	d	T
ADULTES	0 -	1 0,7 %	146 99,3 %	147
SUBADULTES	4 4,5 %	8 9 %	77 86,5 %	89
JUVENILES	18 20,2 %	22 24,7 %	49 55,1 %	89
TOTAL	22 6,7 %	31 9,5 %	272 83,7 %	325

Tab. 14 - Répartition branchiale des adultes, subadultes et juvéniles de *Diplectanum aequans* (Wagener, 1857) chez *Dicentrarchus labrax* (Linnaeus, 1758) dans l'étang de Canet. A : Répartition par arcs ; S : Répartition par secteurs ; Z : Répartition par zones.I-IV : arcs I à IV ; 1-5 : secteurs 1 à 5 ; b : zone basale ; d : zone dorsale ; m : zone médiane ; T : totaux.

A	I	II	III	IV	T
ADULTES	71 42,5 %	55 32,9 %	24 14,4 %	17 10,2 %	167
SUBADULTES	40 13,7 %	73 25 %	87 29,8 %	92 31,2 %	292
JUVENILES	35 14,8 %	55 23,3 %	81 34,3 %	65 27,5 %	236
TOTAL	146 21 %	183 26,3 %	192 27,6 %	174 25,1 %	695

S	1	2	3	4	5	T
ADULTES	26 15,6 %	24 14,3 %	30 18 %	30 18 %	57 34,1 %	167
SUBADULTES	38 13 %	50 17,1 %	66 22,6 %	96 32,8 %	42 14,4 %	292
JUVENILES	25 10,6 %	61 25,8 %	50 21,2 %	54 22,9 %	46 19,5 %	236
TOTAL	89 12,8 %	135 19,4 %	146 21 %	180 25,9 %	145 20,9 %	695

Z	b	m	d	T
ADULTES	1 0,6 %	32 19,2 %	134 80,2 %	167
SUBADULTES	29 9,9 %	213 72,9 %	50 17,2 %	292
JUVENILES	43 18,2 %	155 65,7 %	38 16,1 %	236
TOTAL	73 10,5 %	400 57,6 %	222 31,9 %	695

- dans l'étang de Canet les subadultes et les juvéniles sont les plus nombreux sur les arcs postérieurs (III et IV).

Les résultats que nous avons obtenus concordent avec ceux que donne SILAN (1984):
— pour le gradient basal-distal
— pour le gradient arc, mais seulement pour les *Diplectanum aequans* adultes sur les *Dicentrarchus labrax* de grande taille du Golfe de Gascogne (intensité moyenne: 5,2; intensité maximale: 49) par rapport aux Bars adultes dans les cas de demi-intensités faibles.

Les autres résultats ne sont pas concordants; la différence des méthodes de travail employées ne permet pas une comparaison fiable. Les recensements que nous avons effectués permettent de faire les constatations suivantes:
— au niveau des secteurs:
  - les secteurs 3 ($0,01<p<0,001$) sont préférentiellement occupés par les adultes, et les secteur 5 ($0,02<p<0,01$) sont préférentiellement occupés par les juvéniles, dans les Réservoirs à Poissons du Bassin d'Arcachon.
  - les secteurs 3 ($0,01<p<0,001$) et 4 ($p<0,001$) sont préférentiellement occupés par les juvéniles dans l'étang de Canet.
— au niveau des zones:
  - la zone distale est toujours la plus occupée dans les Réservoirs à Poissons du Bassin d'Arcachon; nous y avons trouvé pratiquement tous les adultes qui sont plus nombreux que les subadultes, eux-mêmes plus nombreux que les juvéniles ($p<0,001$). Dans l'étang de Canet la zone distale est surtout occupée par les adultes.
  - dans l'étang de Canet la zone médiane est globalement la plus occupée mais les subadultes y sont plus nombreux que les juvéniles, eux-mêmes plus nombreux que les adultes.
  - dans la zone basale, les juvéniles sont plus nombreux que les autres stades mais la taille des échantillons n'a pas permis d'effectuer les calculs statistiques.
  - Dans les réservoirs à Poissons du Bassin d'Arcachon, les trois stades sont toujours les plus nombreux dans la zone distale où les adultes sont dominants. Dans l'étang de Canet on constate une stratification des juvéniles, des subadultes et des adultes de la base au sommet des filaments branchiaux: les adultes dominent dans la zone distale, les subadultes dominent dans la zone médiane et les juvéniles dominent dans la zone basale.

Tab. 15 - Répartition branchiale par arcs de *Lamellodiscus verberis* Euzet et Oliver, 1967 (à gauche) et de *Lamellodiscus mormyri* Euzet et Oliver, 1967 (à droite) chez *Lithognathus mormyrus* (Linnaeus, 1758) dans le Golfe de Gascogne. I-IV : arcs I à IV ; 1-5 : secteurs 1 à 5 ; b : zone basale ; d : zone dorsale ; m : zone médiane ; T : totaux.

A	G	D	T
I	84 11,3 %	63 8,5 %	147 19,8 %
II	74 9,9 %	115 15,5 %	189 25,4 %
III	130 17,5 %	156 20,9 %	286 38,4 %
IV	71 9,5 %	51 6,9 %	122 16,4 %
T	359 48,2 %	385 51,8 %	744

A	G	D	T
I	23 20,5 %	12 10,7 %	35 31,2 %
II	23 20,5 %	17 15,2 %	40 35,7 %
III	14 12,5 %	12 10,7 %	26 23,2 %
IV	3 2,7 %	8 7,2 %	11 9,9 %
T	63 56,2 %	49 43,8 %	112

2– INFESTATIONS PLURISPECIFIQUES

Les poissons-hôtes hébergent souvent deux ou plusieurs espèces de *Diplectanidae;* il est alors intéressant d'étudier la distribution relative de chaque espèce pour essayer de déterminer la répartition de l'espace entre elles. Les échantillons utilisés sont constitués par tous les individus récoltés, tous stades confondus.

2.1.– Répartition branchiale de deux espèces de *Lamellodiscus* parasites de *Lithognathus mormyrus* dans le Golfe de Gascogne (fig. 13, tab. 15)

Dans le Golfe de Gascogne nous avons récolté 744 *Lamellodiscus verberis* et 112 *Lamellodiscus mormyri* sur les branchies de *Lithognathus mormyrus*.

Les différences observées entre le pourcentage d'individus fixés sur les branchies droites et sur les branchies gauches ne sont pas statistiquement significatives pour *Lamellodiscus verberis* (48,25% et 51,75% respectivement), ni pour *Lamellodiscus mormyri* (56,25% et 43,75% respectivement).

Le test du χ^2 confirme que la répartition par arcs présente une différence statistiquement significative avec une répartition théorique ($p<0,001$) pour les deux espèces.

Pour *Lamellodiscus verberis* le maximum d'individus se trouve sur l'arc III (33,4%); on trouve ensuite par ordre décroissant l'arc II (25,4%) l'arc I (19,8%) et l'arc IV (16,4%).

Pour *Lamellodiscus mormyri* le maximum d'individus se trouve sur l'arc II (35,7%); on trouve ensuite par ordre décroissant l'arc I (31,3%), l'arc III (23,2%) et l'arc IV (9,8%).

2.2.– Répartition branchiale des deux espèces de *Lamellodiscus* parasites de *Pagellus erythrinus* (fig. 14-16, tab. 16-17)

2.2.1.– Dans le Golfe de Gascogne (fig. 14, tab. 16)

Dans le Golfe de Gascogne nous avons récolté 1102 *Lamellodiscus drummondi* et 226 *Lamellodiscus virgula* sur les branchies de *Pagellus acarne*.

La différence observée entre le pourcentage d'individus fixés sur les branchies droites et sur les branchies gauches est statistiquement significative ($p= 0,01$) pour *Lamellodiscus drummondi* (59,6% et 40,4% respectivement) mais ne l'est pas pour *Lamellodiscus virgula* (54,4% et 45,6% respectivement).

Le test χ^2 confirme que la répartition par arcs présente, pour les deux espèces, une différence statistiquement significative avec une répartition théorique ($p<0,001$). Pour *Lamellodiscus drummondi,* la répartition par arcs (fig. 15) présente un gradient antéro-postérieur décroissant de l'arc I à l'arc IV (35,5%, 33,9%, 18,2% et 12,4% respectivement). Pour *Lamellodiscus virgula,* la répartition par arcs (fig. 16) présente un maximum sur l'arc II (40,7%) suivi de l'arc I (29,2%), de l'arc III (21,2%) et de l'arc IV (8,9%).

2.2.2.– Dans le Golfe du Lion (fig. 15-16, tab. 17)

Dans la région de Banyuls-sur-Mer, nous avons récolté 361 *Lamellodiscus drummondi* et 79 *Lamellodiscus virgula* sur les branchies de *Pagellus acarne*.

Les différences observées entre le pourcentage d'individus de chaque espèce fixés sur les branchies droites et sur les branchies gauches ne sont pas statistiquement significatives ($p= 0,05$).

Le test du χ^2 confirme que la répartition par arcs présente une différence statistiquement significative avec une répartition théorique pour les deux espèces ($p<0,001$). La plupart des *Lamellodiscus drummondi* (97,1%) occupent les zones médiane (42,6%) et dorsale (54,5%), cette dernière étant

légèrement plus peuplée; près de trois-quarts (73,8%) des *Lamellodiscus virgula* occupent la zone médiane, tandis que les pourcentages d'individus dans les zones basale et dorsale sont identiques.

2.3.– Répartition branchiale des deux espèces de *Diplectanum* parasites d'*Umbrina canariensis* dans le Golfe de Gascogne (fig. 17-18, tab. 18-19)

Umbrina canariensis héberge simultanément *Diplectanum banyulense* et *Diplectanum labourgi*. Selon l'hôte examiné chacune de ces espèces peut être dominante ou dominée. Les calculs statistiques n'indiquent aucune différence significative entre la répartition branchiale de ces deux espèces lorsqu'elles sont dominantes et lorsqu'elles sont dominées, sauf pour le secteur 2 (qui reste majoritaire dans tous les cas et où on rencontre un plus grand nombre de *Diplectanum labourgi* lorsque cette espèce est dominante). Nous avons donc regroupé l'ensemble des relevés pour chaque espèce.

2.3.1.– Répartition branchiale de *Diplectanum banyulense* (fig. 17, tab. 18)

Dans le Golfe de Gascogne nous avons récolté 212 *Diplectanum banyulense* sur les branchies d'*Umbrina canariensis*.

La différence observée entre le pourcentage d'individus fixés sur les branchies droites (46,2%) et sur les branchies gauches (53,8%) n'est pas statistiquement significative ($p= 0,05$). La différence observée entre le nombre d'individus fixés sur les hémibranchies antérieures (66,5%) et sur les hémibranchies postérieures (33,5%) est statistiquement significative ($p= 0,01$).

Le test du χ^2 confirme que la répartition par arcs, par zones et par secteurs présente une différence statistiquement significative avec une répartition théorique ($p<0,001$).

La répartition par arcs (fig. 17-A) présente un gradient antéro-postérieur décroissant de l'arc I à l'arc IV (41%, 25,5%, 20,9% et 13,2% respectivement). La répartition par zones (fig. 17-B) montre que près des deux tiers des individus (64,2%) sont localisés dans la zone médiane; la zone basale (23,1%) héberge plus d'individus que la zone distale (12,7%) et cette différence est statistiquement significative ($0,02<p<0,01$). La répartition par secteurs montre une augmentation du secteur 1 (21,2%) au secteur 2 qui contient le maximum (34,9%), il y a ensuite une diminution jusqu'au secteur 5 (21,7%, 15,1% et 7,1% respectivement).

Dans les trois zones et dans les secteurs 1 et 2 on retrouve le gradient antéro-postérieur décroissant observé sur les arcs. La répartition par secteurs se retrouve sur les arcs I et II.

2.3.2.– Répartition branchiale de *Diplectanum labourgi* (fig. 18, tab. 19)

Sur les branchies d'*Umbrina canariensis* dans le Golfe de Gascogne, nous avons récolté 469 *Diplectanum labourgi*.

Les différences observées entre le pourcentage d'individus fixés sur les branchies droites (42%) et sur les branchies gauches (58%) d'une part, sur les hémibranchies antérieures (61,4%) et sur les hémibranchies postérieures (38,6%) sont statistiquement significative ($p= 0,01$).

Le test du χ^2 confirme que la répartition par arcs présente une différence statistiquement significative avec une répartition théorique ($0,01<p<0,001$); il en est de même pour les répartitions par zones et par secteurs ($p<0,001$).

La répartition par arcs (fig. 18-A) montre que les arcs II et III hébergent le maximum d'individus (28,8% et 29% respectivement), l'arc I en héberge près du quart (24,3%) et le minimum se trouve sur l'arc IV (17,9%). La répartition par zones (fig. 18-B) montre que plus de la moitié des individus (53,5%) sont localisés dans la zone distale; dans la zone médiane on en trouve un peu moins (40,3%); le minimum est localisé dans la zone basale (6,2%). La répartition par secteurs (fig. 18-C) présente une importante augmentation du secteur 1 (14,9%) au secteur 2 qui contient le maximum (36,3%), puis une diminution jusqu'au secteur 5 (23,9%, 19,4% et 5,5% respectivement).

La répartition par secteurs se retrouve sur les arcs I et II et dans les zones basale et médiane.

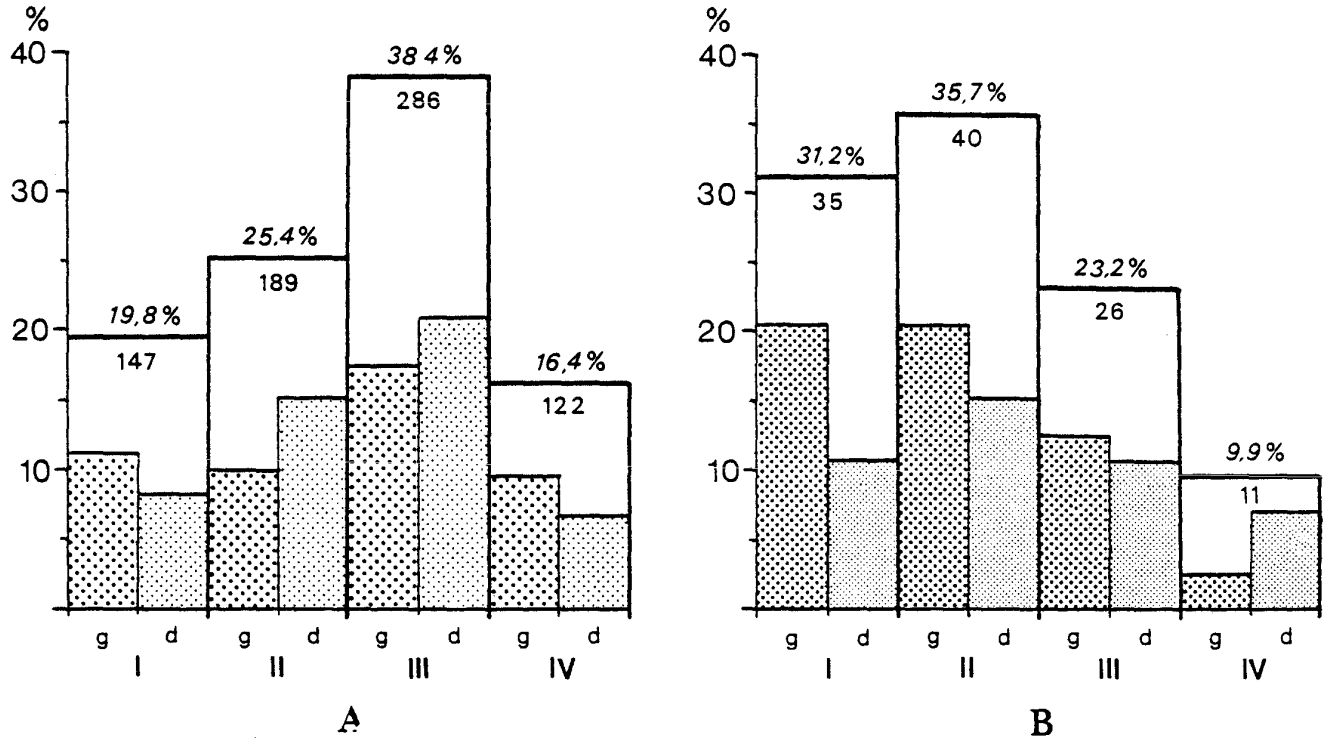


Fig. 13 - Répartition branchiale (par arcs et par hémibranchies) de *Lamellodiscus verberis* Euzet et Oliver, 1967 (A) et de *Lamellodiscus mormyri* (Euzet et Oliver, 1967) (B) chez *Lithognathus mormyrus* (Linnaeus, 1758) dans le Golfe de Gascogne.

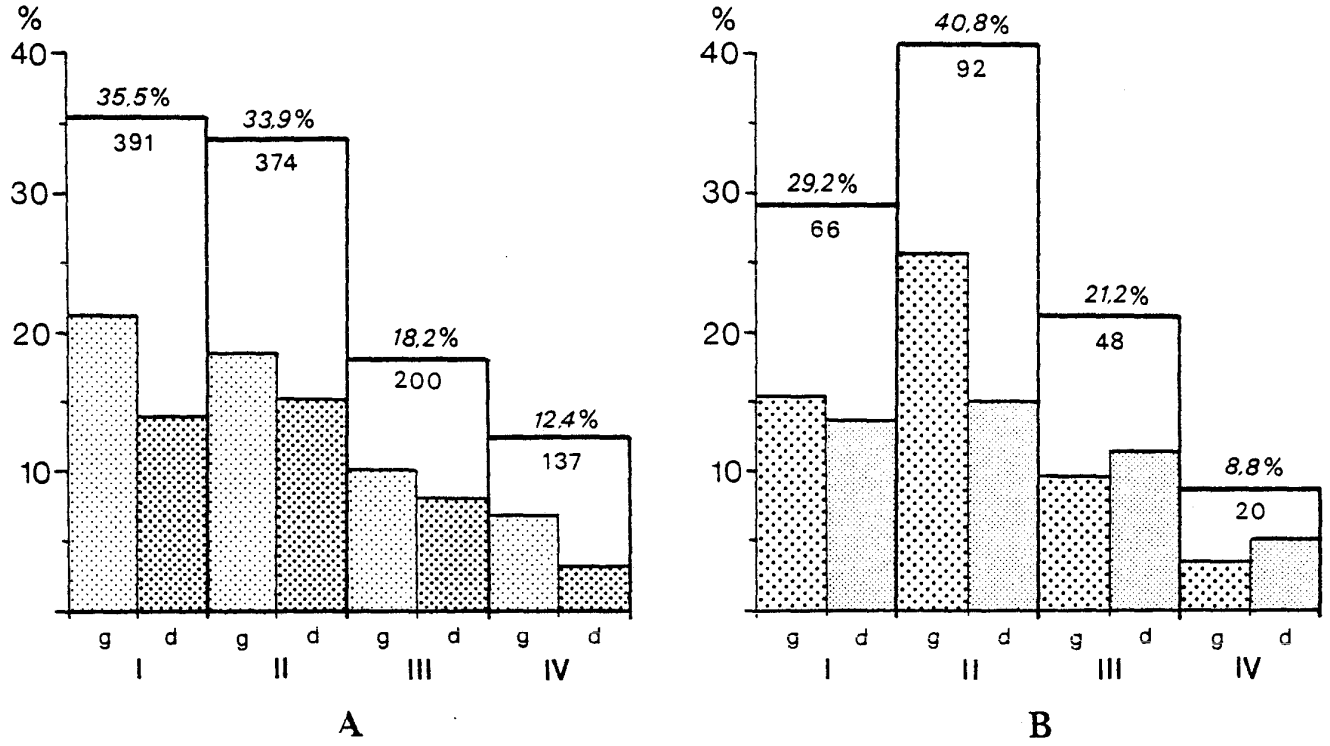


Fig. 14 - Répartition branchiale (par arcs et par hémibranchies) de *Lamellodiscus drummondi* Euzet et Oliver, 1967 (A) et de *Lamellodiscus virgula* Euzet et Oliver, 1967 (B) chez *Pagellus acarne* (Risso, 1826) dans le Golfe de Gascogne.

Tab. 16 - Répartition branchiale par arcs de *Lamellodiscus drummondi* Euzet et Oliver, 1967 (à gauche) et de *Lamellodiscus virgula* Euzet et Oliver, 1967 (à droite) chez *Pagellus acarne* (Risso, 1826) dans le Golfe de Gascogne.I-IV : arcs I à IV ; 1-5 : secteurs 1 à 5 ; b : zone basale ; d : zone dorsale ; m : zone médiane ; T : totaux.

A	G	D	T
I	236 21,4 %	155 14,1 %	391 35,5 %
II	206 18,7 %	168 15,2 %	374 33,9 %
III	112 10,2 %	88 8 %	200 18,2 %
IV	103 9,3 %	34 3,1 %	137 12,4 %
T	657 59,6 %	445 40,4 %	1102

A	G	D	T
I	35 15,5 %	31 13,7 %	66 29,2 %
II	58 25,7 %	34 15,1 %	92 40,8 %
III	22 9,7 %	26 11,5 %	48 21,2 %
IV	8 3,5 %	12 5,3 %	20 8,8 %
T	123 54,4 %	103 45,6 %	226

Tab. 17 - Répartition branchiale par arcs de *Lamellodiscus drummondi* Euzet et Oliver, 1967 (à gauche) et de *Lamellodiscus virgula* Euzet et Oliver, 1967 (à droite) chez *Pagellus acarne* (Risso, 1826) dans le Golfe du Lion (région de Banyuls-sur-Mer).I-IV : arcs I à IV ; 1-5 : secteurs 1 à 5 ; b : zone basale ; d : zone dorsale ; m : zone médiane ; T : totaux.

A	G	D	T
I	42 11,6 %	67 18,6 %	109 30,2 %
II	54 14,9 %	40 11,1 %	94 26 %
III	34 9,4 %	43 11,9 %	77 21,3 %
IV	37 10,3 %	44 12,2 %	81 22,4 %
T	167 46,2 %	194 53,8 %	361

A	G	D	T
I	15 19 %	13 16,4 %	28 35,4 %
II	17 21,5 %	13 16,5 %	30 38 %
III	10 12,6 %	4 5,1 %	14 17,7 %
IV	4 5,1 %	3 3,8 %	7 8,9 %
T	46 58,2 %	33 41,8 %	79

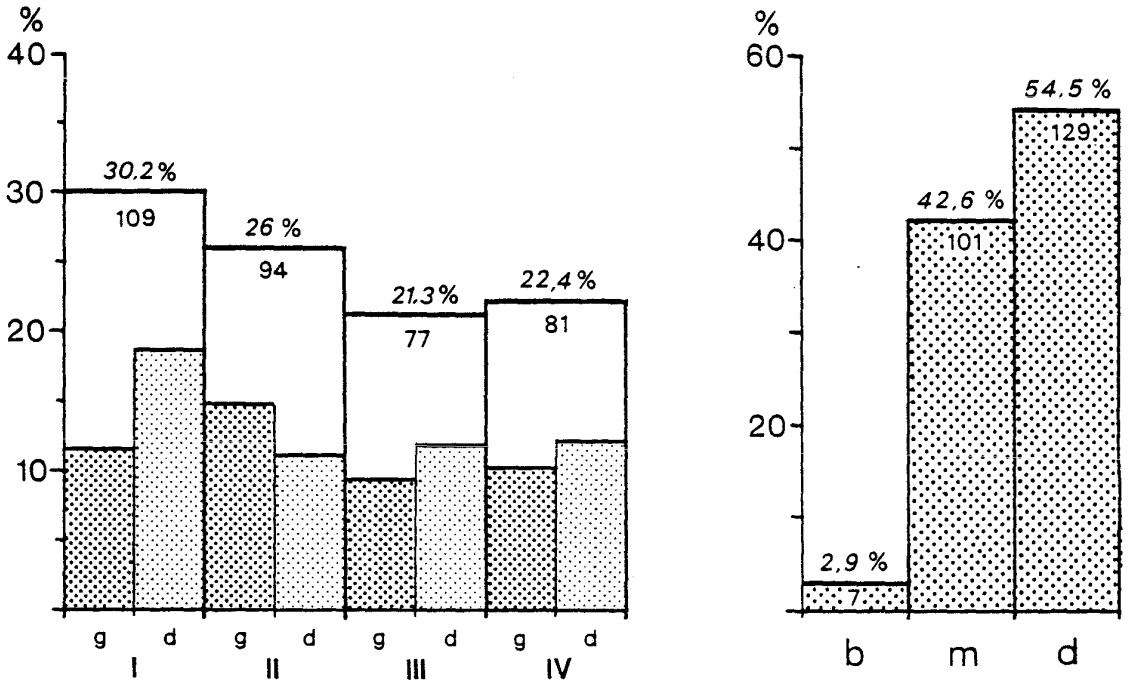


Fig. 15 - Répartition branchiale (A : par arcs et par hémibranchies ; B : par zones) de *Lamellodiscus drummondi* Euzet et Oliver, 1967 chez *Pagellus acarne* (Risso, 1826) dans le Golfe du Lion (Banyuls-sur-Mer ; Pyrénées-Orientales).

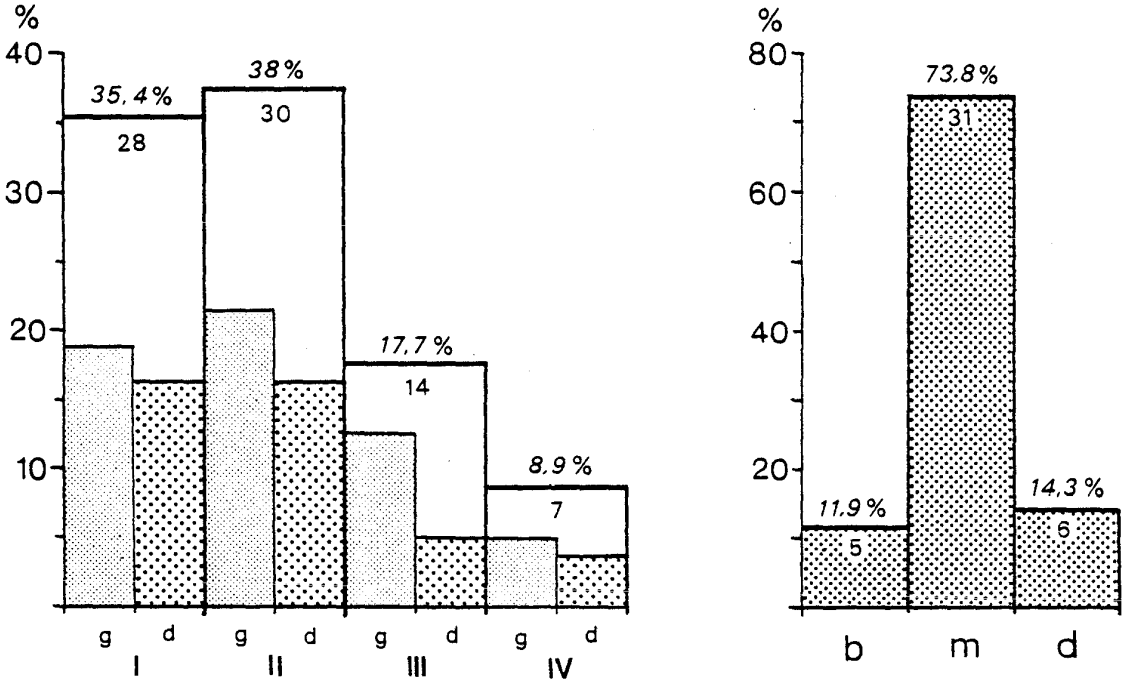


Fig. 16 - Répartition branchiale (A : par arcs et par hémibranchies ; B : par zones) de *Lamellodiscus virgula* Euzet et Oliver, 1967 chez *Pagellus acarne* (Risso, 1826) dans le Golfe du Lion (Banyuls-sur-Mer ; Pyrénées-Orientales).

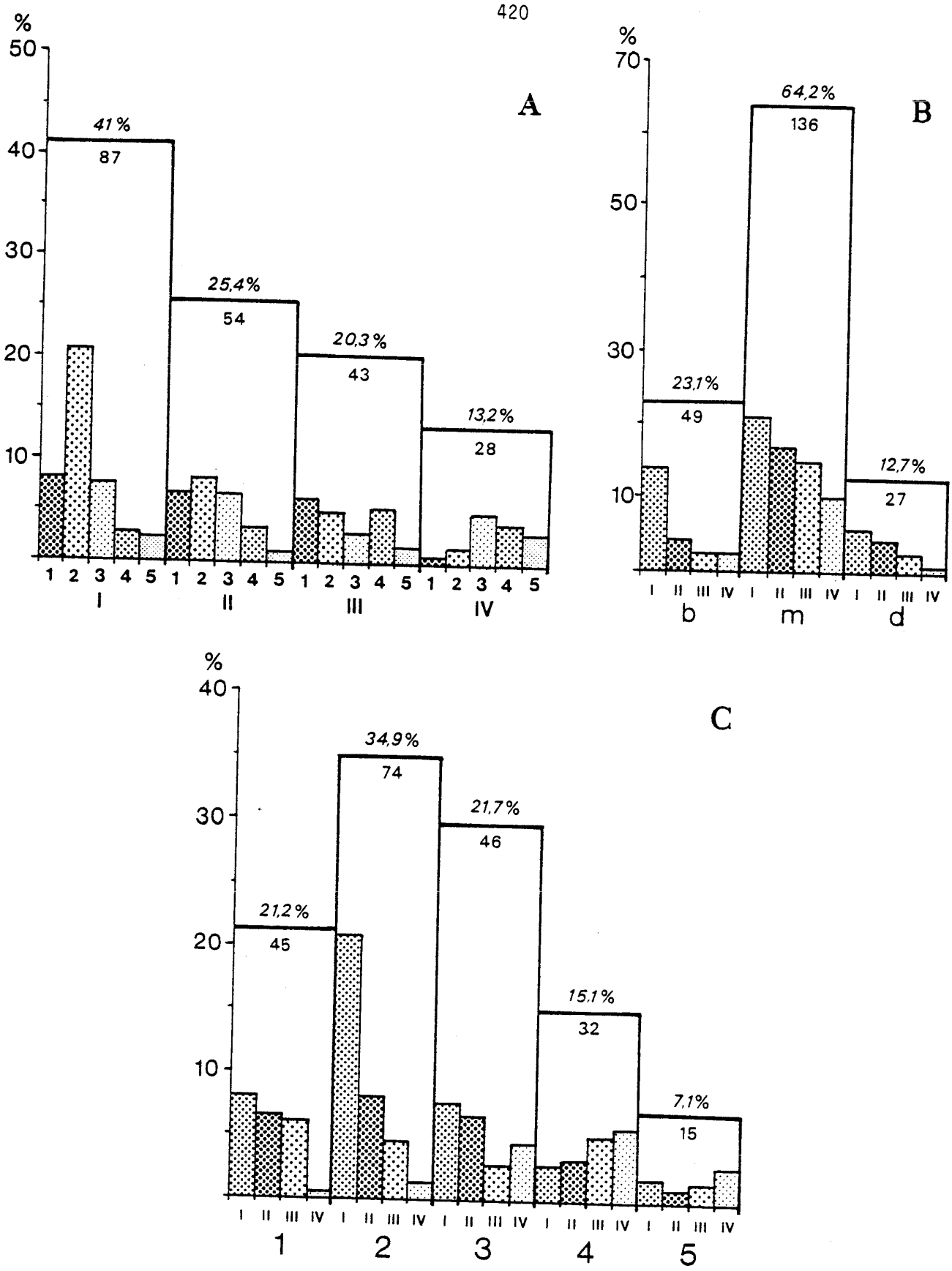


Fig. 17 - Répartition branchiale de *Diplectanum banyulense* Oliver, 1968 chez *Umbrina canariensis* Valenciennes, 1843 dans le Golfe de Gascogne. - A : Répartition par arcs ; B : Répartition par zones ; C : Répartition par secteurs.

Tab. 18 - Répartition branchiale de *Diplectanum banyulense* Oliver, 1968 chez *Umbrina canariensis* Valenciennes, 1843 dans le Golfe de Gascogne. - A : Répartition par arcs ; S : Répartion par secteurs ; Z : Répartition par zones.I-IV : arcs I à IV ; 1-5 : secteurs 1 à 5 ; a : hémibranchies antérieures ; b : zone basale ; D : branchies droites ; d : zone dorsale ; G : branchies gauches ; m : zone médiane ; p : hémibranchies postérieures ; T : totaux.

A	G			D			T		
	a	p	t	a	p	t	a	p	t
I	38 17,9 %	17 8 %	55 25,9 %	28 13,2 %	4 1,9 %	32 15,1 %	66 31,1 %	21 9,9 %	87 41 %
II	16 7,6 %	10 4,7 %	26 12,3 %	19 8,9 %	9 4,3 %	28 13,2 %	35 16,5 %	19 8,9 %	54 25,4 %
III	10 4,7 %	10 4,7 %	20 9,4 %	17 8 %	6 2,8 %	23 10,8 %	27 12,7 %	16 7,6 %	43 20,3 %
IV	7 3,3 %	6 2,8 %	13 6,1 %	6 2,8 %	9 4,3 %	15 7,1 %	13 6,1 %	15 7,1 %	28 13,2 %

S	G			D			T		
	a	p	t	a	p	t	a	p	t
1	16 7,6 %	9 4,2 %	25 11,8 %	14 6,6 %	6 2,8 %	20 9,4 %	30 14,1 %	15 7,1 %	45 21,2 %
2	32 15,1 %	9 4,2 %	41 19,3 %	27 12,8 %	6 2,8 %	33 15,6 %	59 27,8 %	15 7,1 %	74 34,9 %
3	13 6,1 %	7 3,3 %	20 9,4 %	19 8,9 %	7 3,3 %	26 12,2 %	32 15,1 %	14 6,6 %	46 21,7 %
4	7 3,3 %	12 5,7 %	19 8,9 %	9 4,2 %	4 1,9 %	13 6,1 %	16 7,8 %	16 7,5 %	32 15,1 %
5	3 1,4 %	6 2,8 %	9 4,2 %	1 0,5 %	5 2,4 %	6 2,9 %	4 1,9 %	11 5,2 %	15 7,1 %

Z	G			D			T		
	a	p	t	a	p	t	a	p	t
b	30 14,1	5 2,4 %	35 16,5 %	10 4,7 %	4 1,9 %	14 6,6 %	40 18,8 %	9 4,2 %	49 23,1 %
m	37 17,4 %	29 13,7 %	66 31,1 %	49 23,1 %	21 9,9 %	70 33 %	86 40,6 %	50 23,6 %	136 64,2 %
d	4 1,9 %	9 4,2 %	13 6,1 %	11 5,2 %	3 1,4 %	14 6,6 %	15 7,1 %	12 5,6 %	27 12,7 %

T	71 33,5 %	43 20,3 %	114 53,8 %	70 33 %	28 13,2 %	98 46,2 %	141 66,6 %	71 33,4 %	212

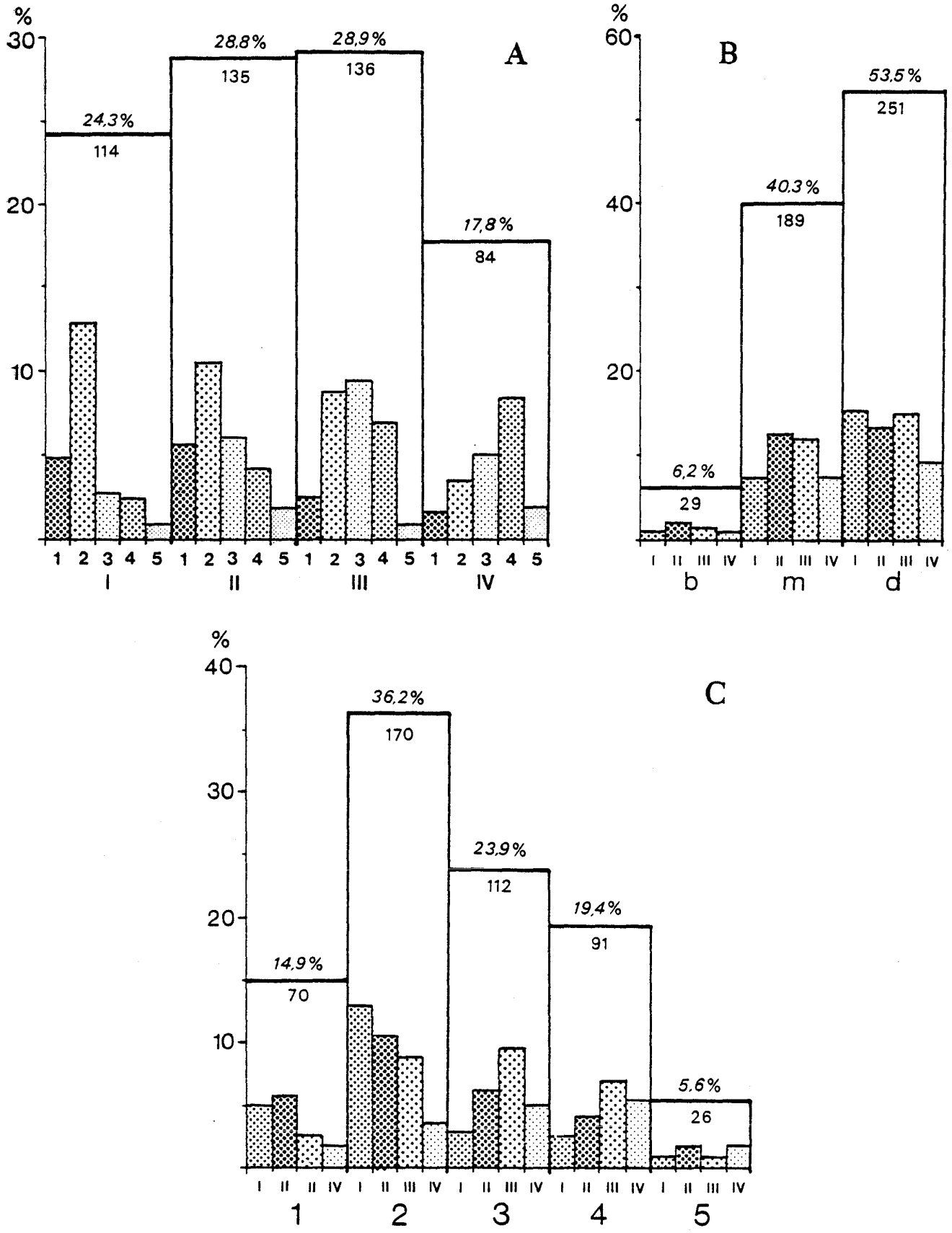


Fig. 18 - Répartition branchiale de *Diplectanum labourgi* Oliver, 1974 chez *Umbrina canariensis* Valenciennes, 1843 dans le Golfe de Gascogne. - A : Répartition par arcs ; B : Répartition par zones ; C : Répartition par secteurs.

Tab. 19 - Répartition branchiale de *Diplectanum labourgi* Oliver, 1974 chez *Umbrina canariensis* Valenciennes, 1843 dans le Golfe de Gascogne. - A : Répartition par arcs ; S : Répartition par secteurs ; Z : Répartition par zones.I-IV : arcs I à IV ; 1-5 : secteurs 1 à 5 ; a : hémibranchies antérieures ; b : zone basale ; D : branchies droites ; d : zone dorsale ; G : branchies gauches ; m : zone médiane ; p : hémibranchies postérieures ; T : totaux.

A	G			D			T		
	a	p	t	a	p	t	a	p	t
I	48 10,2 %	25 5,3 %	73 15,5 %	29 6,2 %	12 2,5 %	41 8,7 %	77 16,4 %	37 7,9 %	114 24,3 %
II	36 7,7 %	32 6,8 %	68 14,5 %	37 7,9 %	30 6,4 %	67 14,3 %	73 15,6 %	62 13,2 %	135 28,8 %
III	47 10 %	34 7,3 %	81 17,3 %	35 7,5 %	20 4,2 %	55 11,7 %	82 17,5 %	54 11,5 %	136 28,9 %
IV	32 6,8 %	18 3,8 %	50 10,6 %	24 5,1 %	10 2,1 %	34 7,2 %	56 11,9 %	28 5,9 %	84 17,8 %

S	G			D			T		
	a	p	t	a	p	t	a	p	t
1	29 6,2 %	19 4,0 %	48 10,2 %	11 2,3 %	11 2,3 %	22 4,6 %	40 8,5 %	30 6,4 %	70 14,9 %
2	70 14,9 %	37 7,9 %	107 22,8 %	43 9,2 %	20 4,2 %	63 13,4 %	113 24,1 %	57 12,1 %	170 36,2 %
3	35 7,5 %	22 4,7 %	57 12,2 %	39 8,3 %	16 3,4 %	55 11,7 %	74 15,8 %	38 8,1 %	112 23,9 %
4	23 4,9 %	23 4,9 %	46 9,8 %	26 5,5 %	19 4,1 %	45 9,6 %	49 10,5 %	42 8,9 %	91 19,4 %
5	6 1,3 %	8 1,7 %	14 3,9 %	6 1,3 %	6 1,3 %	12 2,6 %	12 2,6 %	14 3 %	26 5,6 %

Z	G			D			T		
	a	p	t	a	p	t	a	p	t
b	12 2,6 %	5 1,1 %	17 3,6 %	5 1,1 %	7 1,5 %	12 2,6 %	17 3,6 %	12 2,6 %	29 6,2 %
m	63 13,4 %	40 8,5 %	103 21,9 %	50 10,6 %	36 7,7 %	86 18,3 %	113 24,1 %	76 16,2 %	189 40,3 %
d	88 18,7 %	64 13,6 %	152 32,4 %	70 14,9 %	29 6,2 %	99 21,1 %	158 33,7 %	93 19,8 %	251 53,5 %

T	163 34,7 %	109 23,2 %	272 57,9 %	125 26,6 %	72 15,4 %	197 42 %	288 61,4 %	181 38,6 %	469

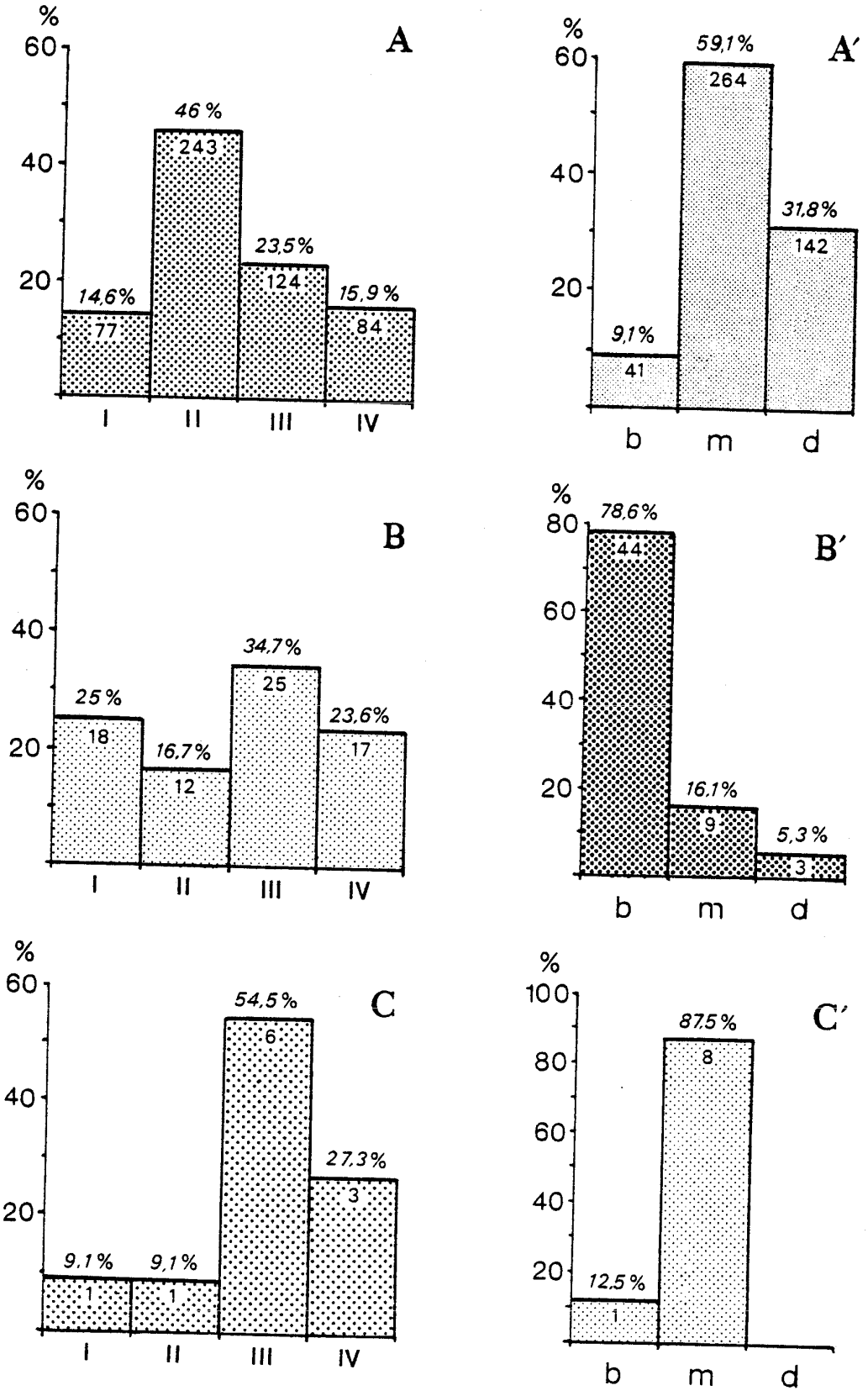


Fig. 19 - Répartition branchiale (A-B-C : par arcs : A' - B' - C' : par zones) de *Diplectanum sciaenae* Van Beneden et Hesse, 1863. (A-A'), *Diplectanum dollfusi* Oliver, 1980 (B-B') et *Diplectanum bocqueti* Oliver, 1980 (C-C') chez *Umbrina cirrosa* (Linnaeus, 1758) dans le Golfe de Gascogne.

2.4.– Répartition branchiale des trois espèces de *Diplectanum* parasites d'*Argyrosomus regius* dans le Golfe de Gascogne (fig. 19)

Dans le Golfe de Gascogne nous avons récolté 528 *Diplectanum sciaenae*, 72 *Diplectanum dollfusi* et 11 *Diplectanum bocqueti* sur les branchies d'*Argyrosomus regius*. Le nombre de *Diplectanum bocqueti* est trop faible pour permettre de déterminer la répartition branchiale de cette espèce.

Le test du $\chi 2$ confirme que la répartition par arcs de *Diplectanum sciaenae* présente une différence statistiquement significative avec une répartition théorique ($p<0,001$); cette différence n'est pas statistiquement significative pour *Diplectanum dollfusi*. Le test du $\chi 2$ confirme également que la répartition par zones des deux espèces présente une différence statistiquement significative avec une répartition théorique ($p<0,001$).

La répartition par arcs de *Diplectanum sciaenae* (fig. 19-A) montre que le maximum d'individus se trouve sur l'arc II (46%), puis sur l'arc III (23,5%) et sur l'arc IV (15,4%), le minimum se trouve sur l'arc I (14,6%). Pour *Diplectanum dollfusi* le maximum se trouve sur l'arc III (34,7%) (fig. 19-B).

La répartition par zones (fig. 19 A' et B') permet de constater que le maximum d'individus se trouve dans la zone médiane pour *Diplectanum sciaenae* (59,1%) et dans la zone basale pour *Diplectanum dollfusi* (78,6%); le minimum se trouve dans la zone basale pour *Diplectanum sciaenae* (9,1%) et dans la zone distale pour *Diplectanum dollfusi* (5,3%).

3– COMPARAISON ENTRE LA REPARTITION BRANCHIALE DE QUELQUES DOUBLETS CONGENERIQUES SIMULTANES

3.1.– Cas des *Lamellodiscus* parasites de *Lithognathus mormyrus* (fig. 13-14, tab. 15).

Le maximum d'individus se trouve sur l'arc III pour *Lamellodiscus verberis* et sur l'arc II pour *Lamellodiscus mormyri*. Le test d'homogénéité indique que la différence entre le pourcentage d'individus de chaque espèce est statistiquement significative pour chaque arc, sauf pour l'arc IV. En outre la différence entre le pourcentage d'individus de chaque espèce sur l'ensemble des deux premiers arcs est statistiquement significative ($p= 0,01$) ainsi que la différence entre le pourcentage d'individus de chaque espèce sur l'ensemble des deux derniers arcs ($p= 0,01$): *Lamellodiscus mormyri* est plus abondant sur les deux premiers arcs tandis que *Lamellodiscus verberis* est plus abondant sur les deux derniers arcs.

3.2.– Cas des *Lamellodiscus* parasites de *Pagellus acarne* (fig. 15-18, tab. 16-17)

Le test d'homogénéité indique que la différence entre les pourcentages d'individus de chaque espèce sur chaque arc n'est pas statistiquement significative ($p= 0,05$) dans le Golfe de Gascogne. Dans le Golfe du Lion cette différence est statistiquement significative pour l'arc II ($p= 0,05$) où *Lamellodiscus virgula* (37,9%) est plus abondant que *Lamellodiscus drummondi* (26,1%) et pour l'arc IV ($p= 0,01$) où *Lamellodiscus drummondi* (27,4%) est plus abondant que *Lamellodiscus virgula* (8,9%).

Le test d'homogénéité indique également que la différence entre le pourcentage d'individus de chaque espèce est statistiquement significative ($p= 0,01$) pour la zone dorsale où *Lamellodiscus drummondi* (54,5%) est plus abondant que *Lamellodiscus virgula* (14,3%) et pour la zone médiane où c'est l'inverse (*Lamellodiscus virgula:* 73,8%; *Lamellodiscus drummondi:* 42,6%).

3.3.– Cas des *Diplectanum* parasites d'*Umbrina canariensis* (fig. 17-18, tab. 18-19)

Le test d'homogénéité indique que la différence entre les pourcentages de *Diplectanum banyulense* et *Diplectanum labourgi* est statistiquement significative pour l'arc I ($p= 0,01$) où *Diplectanum banyulense* est plus abondant (41% contre 24,3%) et pour l'arc III ($p= 0,05$) où *Diplectanum labourgi* est plus abondant (29% contre 20,9%).

Pour la répartition par zones, le test d'homogénéité indique que la différence entre les pourcentages de chaque espèce sur chaque zone est statistiquement significative (p= 0,01): *Diplectanum labourgi* est plus abondant dans la zone distale, tandis que *Diplectanum banyulense* est plus abondant dans la zone médiane ainsi que dans la zone basale.

Pour la répartition par secteurs il n'y a pas de différence statistiquement significative entre les pourcentages des deux espèces, sauf pour le secteur 1 où *Diplectanum banyulense* (21,2%) est un peu plus abondant que *Diplectanum labourgi* (14,9%).

RESUME

L'étude de la famille des *Diplectanidae* Bychowsky, 1957 *(Monogenea, Monopisthocotylea),* réalisée sur les parasites des poissons des côtes de France, a été complétée par des espèces provenant de l'ichthyofaune de Méditerranée orientale, de la Mer Rouge, de l'Océan Indien et de l'Océan Pacifique. Les données de la littérature ont également été intégrées.

1.- CADRE GEOGRAPHIQUE, MATERIEL ET TECHNIQUES

Cette partie présente une esquisse géographique et les caractéristiques hydrographiques des sites prospectés sur les côtes françaises, ainsi que les méthodes de prélèvement et d'études employées.

2.- SYSTEMATIQUE DE LA FAMILLE DES *DIPLECTANIDAE*

La position systématique de la famille des *Diplectanidae* au sein de l'ordre des *Dactylogyridea* conduit à prendre en considération deux nouveaux critères: position de l'ovaire et morphologie de l'intestin. Leur utilisation permet de proposer de nouveaux taxa et d'élaborer une nouvelle systématique de l'ordre: sous-ordre des *Dactylogyrinea* (ovaire inter-caecal) et sous-ordre des *Diplectaninea* (ovaire entourant le caecum digestif droit), ce dernier comprenant les super-familles des *Diplectanoidea* (intestin formé de deux caecums séparés) et des *Heterotesioidea* (intestin en anneau).

La diagnose de la famille des *Diplectanidae* et celle des sous-familles et des genres qui la constituent sont reprises. Une révision systématique de la famille permet de la subdiviser en quatre sous-familles, d'aprés l'absence ou la présence et la morphologie des organes adhésifs accessoires:

- *Diplectaninae* Monticelli, 1903 (8 genres; 102 espèces)
- *Lamellodiscinae* Oliver, 1969 (5 genres; 51 espèces)
- *Rhabdosynochinae* nov. sub-fam. (1 genre; 1 espèce)
- *Murraytrematoidinae* Oliver, 1982 (3 genres; 14 espèces)

Les genres *Neodiplectanum* Mizelle et Blatz, 1941 et *Pseudorhabdosynochus* Yamaguti, 1958 sont placés en synonymie avec le genre *Diplectanum* Diesing, 1858. La distinction entre les genres *Cycloplectanum* Oliver, 1968 et *Diplectanum* Diesing, 1858 est précisée. Le genre *Lamellospina* Karyakarte et Das, 1978 est considéré comme synonyme du genre *Calydiscoides* Young, 1969.

Les genres *Archidiplectanum* Mizelle et Kritsky, 1969 et *Nasobranchitrema* Yamaguti, 1965, décrits dans la famille des *Diplectanidae,* sont exclus de ce taxon ainsi que le genre *Diplectanocotyla* Yamaguti, 1953 (devenu le genre-type de la nouvelle famille des *Diplectanocotylidae* Rakotofiringa et Oliver, 1987) et le genre *Rhamnocercus* Monaco, Wood et Mizelle, 1954, transféré dans la super-famille des *Heterotesioidea* Euzet et Dossou, 1979.

3.- STRUCTURES SUPERFICIELLES, REPRODUCTION ET DEVELOPPEMENT DES *DIPLECTANIDAE*

3.1.- Structures superficielles des *Diplectanidae*

L'observation au microscope électronique à balayage confirme la différence d'organisation des squamodisques des genres *Diplectanum* et *Cycloplectanum.* Elle met en évidence une variété de

structures superficielles auxquelles on peut attribuer une signification taxinomique: la disposition des écailles tégumentaires "recouvrantes" chez le genre *Diplectanum* et "implantées" chez le genre *Cycloplectanum;* la surface du tégument lisse chez le genre *Cycloplectanum* ou couverte de fins replis chez *Diplectanum aculeatum* et *Diplectanum sciaenae.*

3.2.– Aspects de la reproduction des *Diplectanidae*

La protandrie est la règle chez les *Diplectanidae.*

Les pseudospermatophores (dépourvus de spermatozoïdes), et peut-être des spermatophores vrais, sont seulement connus dans la sous-famille des *Diplectaninae.* La reproduction par spermatophore est considérée comme un mode de reproduction primitif. La présence de pseudospermatophores chez les *Diplectaninae* pourrait indiquer qu'après l'acquisition de la fécondation interne, la production des spermatophores ou pseudospermatophores, aurait subsisté tel un vestige primitif ayant perdu son rôle fonctionnel.

La rétention accidentelle des œufs dans l'utérus des *Diplectanidae* est très rare et peut aboutir au développement de l'oncomiracidium *in utero.*

3.3.– Morpho-anatomie de l'oncomiracidium des *Diplectanidae*

Les oncomiracidiums de *Furnestinia echeneis* et *Diplectanum aequans* différent essentiellement par le système osmorégulateur: primitif à 4 paires de protonéphridies chez *Furnestinia echeneis,* évolué à 5 paires de protonéphridies et une anse sur le collecteur antérieur chez *Diplectanum aequans;* ce dernier se rapproche, par ce caractère, des *Dactylogyridae,* des *Ancyrocephalidae* et des *Calceostomatidae.*

Le microscope électronique à balayage a permis d'identifier certaines formations argyrophiles et d'observer la surface des cellules ciliées après la chute de la ciliature.

3.4.– Infestation de l'hôte et développement post-larvaire des *Diplectanidae*

L'oncomiracidium de *Diplectanum aequans* prend contact avec l'hôte, *Dicentrarchus labrax,* au niveau de la peau et gagne ensuite les branchies où s'effectue le développement post-larvaire. La fixation sur les branchies intervient après une période de non-réceptivité de l'hôte.

Le développement post-larvaire est caractérisé par la transformation du "hapteur cutané" larvaire en "hapteur branchial" (apparititon successive des hamuli dorsaux, des hamuli ventraux, de la barre médiane, des barres latérales puis des organes adhésifs accessoires). La complication du système osmorégulateur par multiplication des protonéphridies a été suivie chez *Diplectanum aequans* jusqu'au stade à 20 paires de protonéphridies.

A la suite d'aberrations, le développement post-larvaire aboutit parfois à des tératologies, très rares chez les oncomiracidiums et peu fréquentes chez les adultes chez qui elles affectent surtout l'appareil copulateur et l'armature du hapteur.

3.5.– Fixation des *Diplectanidae* adultes sur les branchies de l'hôte

Les structures glandulaires antérieures et postérieures de fixation interviennent temporairement ou accessoirement. La fixation est essentiellement assurée par le hapteur: hamuli et organes adhésifs accessoires dont les rôles sont complétés par celui des crochetons latéraux et des écailles tégumentaires.

L'absence d'ancrage de *Furnestinia echeneis* sur l'épithélium branchial traduit le rôle prépondérant du lamellodisque fonctionnant comme une ventouse. Après avoir subi la transformation du "parasite larvaire cutané" en "parasite branchial", cette espèce est secondairement retournée au "type cutané".

4.– ASPECTS DE L'ECOLOGIE DES *DIPLECTANIDAE*

4.1.– Action de quelques facteurs du milieu sur les *Diplectanidae*

L'action de la lumière sur l'éclosion des oncomiracidiums a été testée sur *Furnestinia echeneis* et *Diplectanum aequans*. Les premières éclosions sont déclenchées par le lever du soleil et le maximum parait lié aux périodes (repos et regroupement) où les hôtes sont plus facilement atteints.

4.2.– Occupation des branchies des hôtes par les *Diplectanidae*

La répartition des *Diplectanidae* sur les branchies de l'hôte varie selon les espèces ou leurs stades de développement. Leur localisation pourrait être soumise aux effets du courant d'eau respiratoire et de son taux d'oxygénation.

Chez *Umbrina canariensis* l'installation et le développement des populations de *Diplectanum banyulense* et de *Diplectanum labourgi* se succèdent dans le temps chez des poissons de taille croissante. L'exclusion de la première par la seconde n'a pu être formellement démontrée.

Le parasitisme congénérique chez les *Diplectanidae* pourrait résulter d'une restriction de la dimension spatiale de leur niche écologique.

4.3.- Spécificité parasitaire des *Diplectanidae*

La spécificité parasitaire de la famille des *Diplectanidae* est conforme à celle de la Classe des Monogènes: 76,6% d'espèces oioxènes, 14,1% d'espèces sténoxènes et 9,3% d'espèces euryxènes. Cette famille parasite surtout les Poissons Perciformes dont les familles préférentielles sont les *Sparidae* (24,5%), les *Sciaenidae* (17,5%), les *Serranidae* (10,5%). Les *Diplectaninae* se trouvent de préférence chez les *Sciaenidae* (22,5%) et les *Serranidae* (16,7%). Les *Lamellodiscinae* sont principalement parasites de *Sparidae* (70,6%).

La comparaison du parasitisme des *Diplectanidae* chez les *Dicentrarchus*, les *Diplodus* et les *Serranus* avec la biochimie de ces poissons, déterminée par électrophorèse des protéines du cristallin, suggère une relation entre le parasitisme et des caractères biochimiques de l'hôte.

4.4.- Biogéographie de la famille des *Diplectanidae*

La répartition biogéographique de la famille des *Diplectanidae* se présente comme une "distribution téthysienne". Il en est de même pour la sous-famille des *Diplectaninae*. La sous-famille des *Lamellodiscinae* s'étend sur les côtes de l'Ancien Monde et se caractérise par son absence sur les côtes d'Amérique , en particulier chez les *Sparidae* de cette région. La sous-famille des *Rhabdosynochinae* est localisée sur les côtes atlantiques de l'Amérique et la sous-famille des *Murraytrematoidinae* est limitée au domaine Indo-Pacifique.

Compte-tenu de la spécificité parasitaire, la biogéographie d'un parasite est une biogéographie au "second degré", étroitement liée à celle de l'hôte. La restriction de l'extension géographique de certaines espèces parasites par rapport à celle de l'hôte, traduit probablement l'influence de facteurs abiotiques.

5.- EVOLUTION ET PHYLOGENESE DE LA FAMILLE DES *DIPLECTANIDAE*

L'ancêtre, souche des *Dactylogyridea*, aurait donné deux lignées caractérisées, l'une par un ovaire inter-caecal (*Dactylogyrinea*), l'autre par un ovaire entourant le caecum digestif droit (*Diplectaninea*). Au sein de ce dernier sous-ordre une nouvelle divergence aurait porté sur la morphologie de l'intestin: formé de deux caecums séparés (*Diplectanoidea*) ou en anneau (*Heterotesioidea*). Le type de hapteur fondamental serait représenté par 2 paires d'hamuli et 2 barres transversales. Les *Diplectanidae* auraient pris naissance par scission transversale de la barre dorsale et migration des hamuli ventraux jusqu'à l'extrémité externe des barres latérales dorsales. La suite de l'évolution aurait porté sur les organes adhésifs accessoires.

A partir des genres connus de *Diplectanidae* on peut construire des morpho-clines qui permettent d'imaginer ce qu'ont pu être les chrono-clines qui se sont déroulés au cours de l'Evolution.

SUMMARY

The study of the family *Diplectanidae* Bychowsky, 1957 (*Monogenea, Monopisthocotylea, Dactylogyridea*) carried out on fish parasites of the French coasts, has been completed by a study of species from the eastern Mediterranean Sea, the Red Sea and the Indian and Pacific Oceans. Litterature data also has been integrated.

1.- GEOGRAPHICAL AREA, MATERIAL AND METHODS

This section gives a geographical outline and the hydrographic characters of the research sites on the French coasts, as well as the harvesting and study methods used.

2.- SYSTEMATIC POSITION OF THE FAMILY *DIPLECTANIDAE*

The systematic position of the family *Diplectanidae* in the order *Dactylogyridea* Bychowsky, 1937 leads to the consideration of two new criteria: ovary position and gut morphology. Their use allows new taxa to be put forward a new systematic of this order to be worked out: the sub-order *Dactylogyrinea* (inter-caecal ovary) and the new sub-order *Diplectaninea* (ovary around the right caecum), the latter including the super-family *Diplectanoidea* Bychowsky, 1957 (intestine with two separated caeca) and the super-family *Heterotesioidea* Euzet et Dossou, 1979 (annular intestine).

The diagnosis of the family *Diplectanidae*, and that of the sub-families and genera which make up that family, are re-considered. A systematic review of the family allows it to be divided into four sub-families according to the presence or absence and the morphology of accessory adhesive organs:

- *Diplectaninae* Monticelli, 1903 (8 genera and 102 species)
- *Lamellodiscinae* Oliver, 1969 (5 genera and 51 species)
- *Rhabdosynochinae* nov. sub-fam. (1 genus and 1 species)
- *Murraytrematoidinae* Oliver, 1982 (3 genera and 14 species)

The genera *Neodiplectanum* Mizelle and Blatz, 1941 and *Pseudorhabdosynochus* Yamaguti, 1958 are considered synonyms of the genus *Diplectanum* Diesing, 1858. The genera *Cycloplectanum* Oliver, 1968 and *Diplectanum* Diesing, 1858 are differentiated. The genus *Lamellospina* Karyakarte and Das, 1978 is considered as a synonym of the genus *Calydiscoides* Young, 1969.

The genera *Archidiplectanum* Mizelle and Kritsky, 1969 and *Nasobranchitrema* Yamaguti, 1965, described in the family *Diplectanidae*, are excluded from this taxa as are the genus *Diplectanocotyla* Yamaguti, 1953 (which has become the type-genus of the new family *Diplectanocotylidae* Rakotofiringa and Oliver, 1987) and the genus *Rhamnocercus* Monaco, Wood and Mizelle, 1954 which has been transferred to the super-family *Heterotesioidea* Euzet et Dossou, 1979.

3.- SUPERFICIAL STRUCTURES, REPRODUCTION AND DEVELOPMENT OF *DIPLECTANIDAE*

3.1.- Superficial structures of *Diplectanidae*

Observation by scanning electron microscope confirms the difference in the organization of the squamodiscs of the genera *Diplectanum* and *Cycloplectanum*. It shows up a variety of superficial

structures which have a taxonomic significance: the position of the tegumental scales, "covering" in the genus *Diplectanum* and "implanted" in the genus *Cycloplectanum*; tegument surface is smooth in the genus *Cycloplectanum* or covered by fine folds in *Diplectanum aculeatum* and *Diplectanum sciaenae.*

3.2.- Reproduction of *Diplectanidae*

Protandry is the rule among *Diplectanidae.*

Pseudospermatophores (without spermatozoan), and perhaps true spermatophores, are only known in the sub-family *Diplectaninae.* Reproduction by spermatophore is considered to be a primitive means of reproduction. The presence of pseudospermatophores in *Diplectaninae* could indicate that, after the acquisition of internal fertlization, spermatophore or pseudospermatophore production continued as a primitive character (without a functional role for the pseudospermatophores).

The accidental retention of eggs in the uterus of *Diplectanidae* is very rare and can result in oncomiracidium development in utero.

3.3.- Morpho-anatomy of the oncomiracidium of *Diplectanidae*

The oncomiracidium of *Furnestinia echeneis* and *Diplectanum aequans* mainly differ in the osmoregulatory system: it is primitive with 4 pairs of protonephridies among *Furnestinia echeneis*, and evolved with 5 pairs of protonephridies and one handle on the anterior collector among *Diplectanum aequans*; because of this character the latter species is more like *Dactylogyridae, Ancyrocephalidae* and *Calceostomatidae.*

The scanning electron microscope made it possible, to identify certain argyrophyl structures and to observe the surface of ciliated cells when the cilia had been shed.

3.4.- Host infestation and post-larval development of *Diplectanidae*

The oncomiracidium of *Diplectanum aequans* come into contact with the skin of the host, *Dicentrarchus labrax*, and then make for the gills where post-larval development occurs. Fixing on the gills takes place after a period of non-receptivity on the part of the host.

Post-larval development is characterized by transformation of the larval cutaneous haptor into a gill haptor (successive development of dorsal hamuli, ventral hamuli, median bar, lateral bars and accessory adhesive organs). Complication of the osmoregulatory system by protonephridial multiplication has been followed in *Diplectanum aequans* up to the stage of 20 pairs of protonephridies.

As a result of aberrations, post-larval development sometimes give rise to teratologies, which are very rare in oncomiracidia and infrequent in adults where they mainly affect the copulatory apparatus and haptoral bars.

3.5.- Fixing of *Diplectanidae* adults on host gills

Anterior and posterior glandular fixing systems act temporarily or accessorily. Fixing is essentially assumed by the haptor: hamuli and accessory adhesive organs whose action is completed by that of marginal hooklets and tegumentary scales.

Furnestinia echeneis does not anchor itself to the gill epithelium and this is why the main function of the lamellodisc is to act as a sucker. After transformation of the cutaneous larval parasite into a gill parasite, this species then returned to the cutaneous type.

4.– ECOLOGY OF *DIPLECTANIDAE*

4.1.- Action of some environmental factors on *Diplectanidae*

The effect of light on the hatching of oncomiracidia has been tested on *Furnestinia echeneis* and *Diplectanum aequans*. The first hatchings are triggered by the sunrise and the maximum number seems linked to periods of rest or grouping when the hosts are more easily infested.

4.2.- Occupation of host gills by *Diplectanidae*

The distribution of *Diplectanidae* on host gills differs according to the species or their development stages. Their localization could depend on the effects of respiratory water current or its oxygenation level.

In *Umbrina canariensis*, the installation and development of populations of *Diplectanum banyulense* and *Diplectanum labourgi* succeed each other (in time) in growing fish. Exclusion of the former by the latter has not been formally proved.

Congeneric parasitism in *Diplectanidae* could result from a restriction in size of their ecological niche.

4.3.- Parasitic specificity of *Diplectanidae*

The parasitic specificity of the family *Diplectanidae* conforms to that of the Monogenean Class: 76.6% of species are oioxenous, 14.1% of species are stenoxenous and 9.3% of species are euryxenous. This family is particularly parasitic on Perciform fish and the families it prefer are *Sparidae* (24.5%), *Sciaenidae* (17.5%), *Serranidae* (10.5%). *Diplectaninae* are mostly found on *Sciaenidae* (28.5%) and *Serranidae* (16.7%). *Lamellodiscinae* are mainly parasites of *Sparidae* (70.6%).

Comparison of parasitism of *Diplectanidae* in *Dicentrarchus, Diplodus* and *Serranus* to fish biochemistry determined by cristalline protein electrophoresis suggests a link between parasitism and the biochemical characters of the host.

4.4.- Biogeography of the family *Diplectanidae*

The biogeographical distribution of the family *Diplectanidae* appears to be a "tethysian distribution". This is also the case with the sub-family *Diplectaninae*. The sub-family *Lamellodiscinae* is found on Old World coasts and is characterized by its absence on American coasts, particularly on the *Sparidae* of this region. The sub-family *Rhabdosynochinae* is localized on the American Atlantic coast and the sub-family *Murraytrematoidinae* is restricted to the Indo-Pacific area.

In view of the parasitic specificity, the biogeography of a parasite is a biogeography at a "second degree" in that it is closely related to that of the host. The fact that the geographical area covered by some parasitic species is more restricted than that of the host is probably due to the influence of abiotic factors.

5.– EVOLUTION AND PHYLOGENY OF THE FAMILY *DIPLECTANIDAE*

It would appear that the ancestor, from which *Dactylogyridea* evolved, gave rise to two lines, one characterized by an inter-caecal ovary (*Dactylogyrinea*) and the other by an ovary looped around the right caecum (*Diplectaninea*). Within the last sub-order it seems that a second divergence affected gut morphology: intestine with two separate caeca (*Diplectanoidea*) or an annular gut (*Heterotesioidea*). The primitive haptor possibly consisted of 2 hamuli and 2 transverse bars. *Diplectanidae* may have originated from transverse scission of the dorsal bar and ventral hamuli migration up to the external extremity of the dorsal bars. It appears that subsequent evolution affected accessory adhesive organs.

From the known genera of *Diplectanidae* it is possible to build morphoclines which enable the nature of chronoclines during Evolution to be imagine.