

LES MOLLUSQUES DANS LA TRANSMISSION DES HELMINTHOSES HUMAINES ET VÉTÉRINAIRES

MOLLUSCS IN THE TRANSMISSION OF HUMAN AND VETERINARY HELMINTHIASIS

Par Gilles DREYFUSS¹ et Daniel RONDELAUD²
(Communication présentée le 24 février 2011)

RÉSUMÉ

Les mollusques gastéropodes d'eau douce interviennent comme hôtes intermédiaires indispensables dans le cycle de développement de nombreuses espèces de digènes d'intérêt médical et vétérinaire, et dans celui de quelques protostrongylidés. Ils assurent le développement larvaire de parasites et leur transmission à l'hôte définitif, de manière directe ou *via* un deuxième hôte aquatique, poisson ou crustacé. Le comportement des mollusques est déterminant dans le maintien des foyers de bilharziose ou de distomatose, sachant que la majorité de ces helminthoses sont des zoonoses cosmopolites. L'adaptation des espèces parasitaires aux mollusques hôtes est souvent assez étroite, même si un développement larvaire partiel des helminthes est possible chez de nombreuses espèces de mollusques, sans permettre la transmission aux mammifères.

Mots-clés : mollusques, digènes, zoonose, comportement, transmission.

SUMMARY

Fresh water gasteropods are intermediate hosts in the life cycle of numerous digeneans of medical and veterinary relevance, and of a few Protostrongylidae helminths. These molluscs harbour the larval development of parasites and their transmission to the final host, either directly or via another aquatic host, whether fish or crustacean. The behaviour of these molluscs plays a crucial role in the maintenance of schistosomiasis or distomatosis foci, knowing that the majority of these helminthiasis are cosmopolitan zoonoses. Most of these parasitic diseases are cosmopolitan zoonoses. Although the specificity of the parasite towards its molluscan host is often high, incomplete larval development may occur in many molluscan species without transmission to mammals.

Key words: molluscs, digenean, zoonosis, behaviour, transmission.

(1) Professeur des Universités. Laboratoire de Parasitologie-Mycologie. EA 3174 NETEC. Faculté de Pharmacie. 2 rue du Dr Marcland. F-87025 LIMOGES CEDEX. gilles.dreyfuss@unilim.fr

(2) Maître de Conférences-Praticien Hospitalier. Laboratoire d'Histologie. EA 3174 NETEC. Faculté de Médecine. 2 rue du Dr Marcland. F-87025 LIMOGES CEDEX.

COMMUNICATION

INTRODUCTION

Parmi les nombreuses espèces de Mollusques qui peuplent les milieux dulçaquicoles, un certain nombre de Gastéropodes jouent un rôle déterminant dans le cycle de développement de Digènes et de Nématodes. Ils tiennent la place d'hôtes intermédiaires en assurant la multiplication larvaire asexuée de ces Helminthes grâce à un phénomène de polyembryonie très actif (Rondelaud *et al.* 2003).

Les trématodoses sont les parasitoses pour lesquelles les mollusques sont indispensables à la transmission des Helminthes à l'hôte définitif. Celle-ci se déroule de manière active, comme dans les bilharzioses où les furcocercaires pénètrent activement à travers la peau de l'hôte définitif ou, au contraire, de manière passive, par ingestion de métacercaires enkystées sur des végétaux ou dans des muscles d'animaux aquatiques. Les trématodoses sont très souvent des zoonoses et intéressent aussi bien l'homme que l'animal.

Les nématodoses transmises par des mollusques ne concernent que les animaux herbivores : ce sont les protostrongylios.

L'identification de la faune malacologique et la connaissance du comportement des espèces est une nécessité pour assurer le contrôle efficace des parasitoses concernées, aussi bien pour l'homme que pour l'animal. Compte tenu des exigences écologiques des mollusques, en particulier la présence de l'eau, les foyers de développement des maladies transmises par ces invertébrés peuvent être assez facilement repérés et surveillés dans le temps en fonction des saisons.

Enfin, une prévalence parasitaire très faible (1 %) chez les mollusques suffit à maintenir l'endémicité d'une parasitose dans un foyer.

Les principales maladies parasitaires transmises par des mollusques sont répertoriées dans le **tableau 1**.

HOTES DEFINITIFS	TREMATODOSES	NEMATODOSES
HOMME + ANIMAL	Bilharzioses Trichobilharzioses Distomatoses Echinostomoses	
HOMME	Bilharziose à <i>Schistosoma haematobium</i>	
ANIMAL	Amphistomoses gastroduodénales Dicrocoeliose	Protostrongylios

Tableau 1 : Principales maladies parasitaires transmises par des mollusques.

RAPPELS GÉNÉRAUX SUR LES MOLLUSQUES

Les mollusques sont des invertébrés vivant généralement en milieu aquatique. Les espèces qui jouent le rôle d'hôte intermédiaire de parasitoses se développent surtout en eau douce, parfois en eau saumâtre. La majorité est strictement aquatique, mais quelques espèces de Lymnaeidae sont amphibies et fréquentent la terre humide. Il existe aussi des mollusques terrestres, parfois xérophiles, capables de coloniser des habitats secs : c'est le cas d'espèces hôtes intermédiaires de Protostrongylidae ou de Dicrocoelidae.

Les mollusques d'intérêt médical et vétérinaire sont protégés par une coquille dont la morphologie sert encore de base pour la spéciation (**figure 1**). La classe des Gastéropodes comporte deux sous-classes incluant des espèces hôtes intermédiaires :

- les Prosobranches, caractérisés par une respiration branchiale, et dont la coquille est souvent fermée par un opercule. Ils résistent assez bien à la dessiccation du milieu ou au transport passif ;
- les Pulmonés, qui respirent par une chambre pulmonaire, ce qui leur impose un contact fréquent avec l'air atmosphérique. Ils sont sensibles au dessèchement.

L'habitat des mollusques est très polymorphe, mais les eaux stagnantes ou à faible débit constituent leurs lieux d'élection. Le facteur d'implantation et de colonisation d'un habitat tient généralement aux ressources alimentaires, sachant que la majorité des mollusques consomme des végétaux. Leur nature dépend de l'espèce d'invertébré en cause, mais aussi de l'âge des individus. Les plus jeunes consomment principalement des algues microscopiques alors que les adultes se développent surtout sur des végétaux supérieurs. De plus, ceux-ci leur servent souvent de lieu de ponte. Les Gastéropodes possèdent une large tolérance aux facteurs physico-chimiques (température, illumination, pH, teneur en matières organiques). Le dessèchement des biotopes est le facteur principal de diminution, voire de disparition, des mollusques aquatiques, bien que certaines espèces aient la propriété de s'enfouir dans le sol pour survivre à la sécheresse (cinq à huit mois sans eau en région tropicale). La mortalité est élevée, mais le nombre de survivants est suffisant pour permettre une re-colonisation du biotope au retour de l'eau. Si ce retour est brutal, il peut aussi être fatal par noyade des individus enfouis. Les espèces amphibies, comme *Galba truncatula* ou *Oncomelania sp.*, résistent mieux en suivant les variations de niveau des collections d'eau.

Quant aux Gastéropodes terrestres, ils peuvent coloniser de nombreux habitats selon l'aptitude qu'a l'espèce à supporter les variations d'humidité du milieu.

Le rôle d'hôte intermédiaire des mollusques est fonction de leur cycle d'activité annuel, conditionné par le climat. La chute de la température, ou son élévation importante, entraîne une baisse sensible, voire une disparition, de l'activité. Les conditions climatiques jouent aussi sur leur cycle



Figure 1 : Quelques mollusques hôtes intermédiaires de parasites
(Crédit photographique : Gilles Dreyfuss, EA 3174 NETEC, Facultés de Médecine et Pharmacie de Limoges).

de reproduction, en particulier chez les Pulmonés. Quant elles sont constantes tout au long de l'année (habitats africains équatoriaux), on observe habituellement trois générations de mollusques aquatiques par an. Leur longévité est de quelques mois, alors qu'en région tempérée, elle augmente du fait de la génération trans-hivernante. Dans les collections temporaires, Brown (1994) a observé quatre rythmes de reproduction :

- une seule génération pour *G. truncatula* en Éthiopie,
- deux générations pour *Bulinus truncatus* en région méditerranéenne dans les canaux d'irrigation,
- trois générations pour *Biomphalaria* et *Bulinus* en Afrique tropicale (contrées à deux saisons des pluies),
- plusieurs générations annuelles, de succession rapide, quand l'habitat se maintient de manière permanente.

Les Pulmonés terrestres ont une ou deux générations annuelles en région tempérée et une à trois générations en région tropicale. Il semble que leur durée varie de une à plusieurs années en fonction de l'âge de maturité du mollusque (un ou deux ans).

Le mode de reproduction des mollusques dépend de la sous-classe de Gastéropode concernée :

- chez les Prosobranches, exceptés les Valvatidae, les sexes sont séparés, et les femelles sont généralement ovipares;
- chez les Pulmonés, les individus sont hermaphrodites : la gonade peut produire des ovocytes et du sperme pendant la majeure partie de la vie des adultes. La fécondation croisée est fréquente, mais l'autofécondation est observée chez des *Bulinus* ou des *Ferissia*. Toutes les espèces sont ovipares : les œufs sont déposés séparément chez les espèces terrestres, alors qu'ils sont inclus dans une masse gélatineuse chez les Pulmonés aquatiques. La durée d'incubation des œufs est fonction des conditions climatiques.

LES MOLLUSQUES HÔTES INTERMÉDIAIRES DE PARASITES

Espèces parasites transmises

La majorité des espèces parasites de l'homme et de l'animal, transmises par des mollusques, appartient à la classe des Digènes (**tableau 2**). On peut observer que les Planorbidae et les Lymnaeidae jouent un rôle majeur dans la transmission grâce à leur présence ubiquitaire en milieu aquatique d'eau douce. La plupart des espèces de schistosomes et de douves sont transmises par des espèces appartenant à ces deux familles. Quelques unes passent par des Prosobranches comme hôtes intermédiaires.

Les schistosomes vivent dans le système circulatoire de leurs hôtes définitifs. Ils comportent des espèces d'intérêt médical et vétérinaire majeur. Les mollusques sont les seuls hôtes intermédiaires de ces parasites. Parmi les espèces de schistosomes parasitant l'homme, seul *S. haematobium* semble ne pas avoir de réservoir animal connu. Les autres espèces se développent chez de nombreux mammifères : *S. intercalatum*, *S. japonicum*, *S. mekongi*. *Schistosoma mansoni* parasite des espèces animales moins nombreuses : les rongeurs aux Antilles, les singes en Afrique tropicale. L'origine animale des populations parasitaires de schistosomes est souvent associée à un rôle patho-

COMMUNICATION

Digènes	Hôtes définitifs	Mollusques hôtes intermédiaires
Schistosomes :		
<i>Orientobilharzia dattai</i>	B	<i>Lymnaea</i> (1 sp.) : Lymnaeidae
<i>O. turkestanicum</i>	B, C, O	<i>Lymnaea</i> (1 sp.) : Lymnaeidae
<i>Schistosoma bovis</i>	B, C, O	<i>Bulinus</i> (5 sp.) : Planorbidae
<i>S. indicum</i>	C, O	<i>Indoplanorbis</i> (1 sp.) : Planorbidae
<i>S. japonicum</i>	B, C, O, H	<i>Oncomelania</i> (4 sp.) : Hydrobiidae
<i>S. leiperi</i>	B, C, O	<i>Bulinus</i> (2 sp.) : Planorbidae
<i>S. mattheei</i>	B, C, O	<i>Bulinus</i> (2 sp.) : Planorbidae
<i>S. nasale</i>	B	<i>Indoplanorbis</i> (1 sp.) : Planorbidae
		<i>Lymnaea</i> (2 sp.) : Lymnaeidae
<i>S. spindale</i>	B	<i>Indoplanorbis</i> (1 sp.) : Planorbidae
<i>S. haematobium</i>	H	<i>Bulinus</i> (4 sp.) : Planorbidae
<i>S. mansoni</i>	H, Rongeurs, singes	<i>Biomphalaria</i> (2 sp.) : Planorbidae
<i>S. intercalatum</i>	H, C	<i>Bulinus</i> : Planorbidae
<i>S. mekongi</i>	H, mammifères	<i>Oncomelania</i> : Hydrobiidae
Douves hépatiques :		
<i>Dicrocoelium dendriticum</i>	B, C, O	<i>Cochlicopa</i> (1 sp.) : Cochlicopidae
		<i>Zebrina</i> (1 sp.) : Enidae
		<i>Helicella</i> (1 sp.) : Helicidae
<i>D. hospes</i>	B	<i>Limicolaria</i> (3 sp.) : Ferussaciidae
<i>Fasciola gigantica</i>	B, C, O	<i>Lymnaea</i> (6 sp.) : Lymnaeidae
<i>F. hepatica</i>	B, C, O, H	<i>Lymnaea</i> (13 sp.) : Lymnaeidae
<i>Clonorchis sinensis</i>	H, carnivores	<i>Bithynia</i> , <i>Melania</i> , <i>Parafossalurus</i>
<i>Opisthorchis viverrini</i>	H, carnivores	<i>Bithynia</i> : Prosobranchie, Bithynidae
<i>O. felineus</i>	H, carnivores	<i>Bithynia</i> : Prosobranchie, Bithynidae
Douves ruminales :		
<i>Calicophoron phillierouxi</i>	B, O	<i>Bulinus</i> (2 sp.) : Planorbidae
<i>Cotylophoron microbothrium</i>	B, C, O	<i>Bulinus</i> (7 sp.) : Planorbidae
<i>Paramphistomum cervi</i>	B, C, O	<i>Bulinus</i> (4 sp.) : Planorbidae
		<i>Lymnaea</i> (3 sp.) : Lymnaeidae
		<i>Planorbidae</i> (11 sp.)*
<i>P. daubneyi</i>	B, O	<i>Lymnaea</i> (2 sp.) : Lymnaeidae
<i>P. microbothrioides</i>	B, O	<i>Lymnaea</i> (1 sp.) : Lymnaeidae
<i>P. sukari</i>	B	<i>Bulinus</i> (1 sp.) : Planorbidae
<i>P. togolense</i>	B	<i>Bulinus</i> (1 sp.) : Planorbidae
Douves intestinales :		
<i>Fasciolopsis buski</i>	H	<i>Planorbis</i> , <i>Segmentina</i> : Planorbidae
<i>Metagonimus yokogawai</i>	H	<i>Semisulcospira</i> : Prosobranchie, Semisulcospiridae
<i>Heterophyes heterophyes</i>	H	<i>Pirinella</i> , <i>Cerithidia</i> : Prosobranchie, Potamididae
<i>Gastrodiscoides hominis</i>	H	<i>Helicorbis</i> : Planorbidae
<i>Watsonius watsoni</i>	H	Pulmonés
<i>Echinostoma</i> sp.	H, oiseaux	Lymnaeidae, Planorbidae
Douves pulmonaires :		
<i>Paragonimus</i> sp	H, Carnivores	Prosobranches divers
Echinostomoses :		
	H, Vertébrés divers	Lymnaeidae, Planorbidae, autres
H humains ; B bovins ; C caprins ; O ovins ; sp. species		
* <i>Anisus</i> (4 sp.), <i>Bathyomphalus</i> (1 sp.), <i>Gyraulus</i> (2 sp.), <i>Hippeutis</i> (1 sp.), <i>Planorbis</i> (2 sp.), <i>Segmentina</i> (1 sp.) : Planorbidae		

Tableau 2 : Gastéropodes hôtes intermédiaires dans le cycle des principales trématodes des mammifères (Rondelaud et al. 2003, modifié).

gène plus grave pour l'homme, probablement lié à une mauvaise adaptation. De plus, il existe plusieurs espèces n'intéressant, semble-t-il, que l'animal : *S. bovis*, *S. indicum*, par exemple.

Une mention particulière doit être faite aux schistosomes aviaires, parasites ubiquitaires d'oiseaux aquatiques. Leur rôle pathogène pour l'homme a été démontré sous l'appellation de dermatite cercarienne : c'est un phénomène inflammatoire produit par la pénétration sous-cutanée des furcocercaires libérées par les mollusques aquatiques. Il ne s'agit que d'une nuisance, certes fort désagréable, mais le développement vasculaire des schistosomes adultes chez l'homme n'a pas été démontré.

Les douves sont des parasites plus archaïques nécessitant au moins un mollusque hôte intermédiaire et, souvent, un deuxième hôte intermédiaire aquatique, poisson ou crustacé. À la différence des schistosomes, dont la transmission transcutanée est active, celle des douves est passive et d'origine alimentaire : les métacercaires infectantes sont ingérées avec les aliments, comme la chair crue des poissons ou des crustacés (*Opistorchis*, *Clonorchis*, *Heterophyes*, *Paragonimus*, entre autres), ou les végétaux sur lesquels ces kystes se sont formés (*Fasciola*, *Fasciolopsis*, *Paramphistomum*, en particulier). L'espèce de zone sèche qu'est *Dicrocoelium dendriticum* a comme deuxième hôte intermédiaire des insectes terrestres rampants facilement ingérés avec les végétaux. Les espèces de douves parasitant les mammifères sont donc liées à leur régime alimentaire, carnivore ou herbivore.

Cas particulier des Nématodes Protostrongylidae

Ces parasites nécessitent l'intervention de mollusques terrestres pour assurer leur transmission aux herbivores. Par exemple, *Muellerius capillaris*, parasite des alvéoles pulmonaires des ovins, pénètre au stade larvaire L1 chez le mollusque hôte, escargot (Helicidae) ou limace (Arionidae). Le parasite mue deux fois, en L2 puis en L3, stade larvaire infectant pour les petits ruminants. Les larves peuvent survivre au moins un an dans les tissus du mollusque et plusieurs semaines sur le sol après sa mort.

Espèces de mollusques hôtes intermédiaires

Les espèces de mollusques hôtes intermédiaires sont très nombreuses et appartiennent aux deux classes Pulmonés et Prosobranches (**tableau 2**). L'efficacité des espèces dans la transmission des parasites peut être évaluée par le suivi des émissions cercariennes des mollusques. Les cercaires constituent le stade infectant des Trématodes : seules les espèces de mollusques capables d'en émettre sont considérées comme des hôtes intermédiaires efficaces.

Le comportement et les préférences trophiques des mollusques vont favoriser leur capacité d'hôte intermédiaire. Certains Lymnaeidae amphibies, comme *G. truncatula*, peuvent s'adapter plus facilement aux variations du niveau de l'eau que d'autres strictement aquatiques, comme *Omphiscola glabra* (Une nomenclature révisée des espèces de Lymnaeidae est proposée dans le **tableau 3**). La capacité d'hôte intermédiaire des

espèces aquatiques sera limitée aux seules périodes de persistance des collections d'eau temporaires. L'enfouissement de certaines espèces en période sèche pourra permettre la reprise d'activité des mollusques au retour de l'eau (Bulins, *Oncomelania*, *Lymnaeidae*, par exemple). L'assèchement des collections d'eau correspond souvent à une période de transmission élevée des bilharzioses, du fait de la concentration des mammifères autour des rares points d'eau et de celle des mollusques dans un volume réduit. Les ressources alimentaires des mollusques, essentiellement végétales, sont un facteur limitant pour leur survie et leur reproduction. Le faucardage des végétaux est une des mesures de contrôle de la malacofaune aquatique.

L'adaptation aux conditions de salinité du milieu joue un rôle important dans la nature des espèces de mollusques hôtes. Ce phénomène est particulièrement marqué chez les espèces transmettant *Paragonimus* : leur diversité est importante puisqu'elle s'étend d'eau vive de montagne, peu saline, où vit *Neotricula* par exemple en Asie, à des eaux saumâtres d'estuaires africains, où l'on observe de nombreux *Potamididae*. Cette constatation est en faveur d'une adaptation probablement récente de certaines espèces de *Paragonimus* à des mollusques très variés selon les foyers concernés.

Le transport passif des mollusques ou de leurs œufs, par des oiseaux ou par l'activité humaine (terrassement, irrigation, barrage), peut être à l'origine de l'apparition de nouveaux foyers de trématodoses, comme cela a été observé ces dernières années au long du fleuve Sénégal.

En résumé, il existe des complexes parasite/mollusque bien définis, parfois ubiquitaires, assurant la transmission constante des parasitoses dans chaque région d'endémie. Ces couples

Ancien nom	Nouveau nom
<i>Lymnaea stagnalis</i>	<i>Lymnaea stagnalis</i>
<i>Stagnicola corvus</i>	<i>Stagnicola corvus</i>
<i>Stagnicola fuscus</i>	<i>Stagnicola fuscus</i>
<i>Stagnicola glaber</i>	<i>Omphiscola glabra</i>
<i>Stagnicola palustris</i>	<i>Stagnicola palustris</i>
<i>Lymnaea truncatula</i>	<i>Galba truncatula</i>
<i>Radix auricularia</i>	<i>Radix auricularia</i>
<i>Radix ovata</i>	<i>Radix balthica</i>
<i>Radix peregra</i>	<i>Radix labiata</i>
<i>Myxas glutinosa</i>	<i>Myxas glutinosa</i>

Tableau 3 : Nomenclature révisée des espèces de Lymnaeidae.

COMMUNICATION

hôte/parasite, performants sur le plan de la transmission, sont fréquemment associés à des systèmes plus ponctuels, propres à des foyers plus spécifiques et capables de transmettre, occasionnellement ou de manière plus permanente, les maladies parasitaires.

CAPACITÉ D'HÔTE INTERMÉDIAIRE DES MOLLUSQUES

La plupart des espèces de mollusques d'eau douce peuvent être infectées par des miracidiums provenant de nombreuses espèces de Digènes. Beaucoup se transforment en sporocystes dans les tissus du mollusque, mais cette transformation est souvent abortive et constitue le stade ultime du développement parasitaire, fréquemment observé sur coupe histologique.

La capacité d'hôte intermédiaire ne pourra être évaluée que sur la production cercarienne des mollusques. Au cours du développement larvaire des douves, il n'est pas rare d'observer le développement parasitaire jusqu'au stade rédie chez de nombreuses espèces de mollusques, mais ce stade est souvent abortif si le mollusque ne permet pas le développement rédien complet et la production de cercaires.

On observe aussi des cas de compétition interspécifique chez un même mollusque. C'est ce qui peut se produire, par exemple, chez *G. truncatula* entre des espèces comme *F. hepatica*, *P. daubneyi*, *Haplometra cylindracea* et *Notocotyle sp.* Dans le cas de la pénétration contemporaine de deux miracidiums appartenant à des espèces différentes, deux phénomènes opposés peuvent se produire. Par exemple, s'agissant de *F. hepatica* et *P. daubneyi*, si le miracidium de *F. hepatica* pénètre le premier, le développement larvaire simultané des deux espèces se fera mal.

Dans le cas contraire, si le miracidium de *P. daubneyi* pénètre le premier, le développement larvaire de cette espèce sera médiocre, mais celui de *F. hepatica* sera nettement favorisé. On peut émettre l'hypothèse d'une réaction immunitaire différente de *G. truncatula* en fonction des espèces concernées et de l'ordre de leur pénétration chez le mollusque. Il s'agit donc bien d'une compétition interspécifique dont les conséquences épidémiologiques peuvent être notables. Le traitement fasciolicide systématique appliqué à de nombreux herbivores de rente depuis des décennies a pour conséquence une diminution significative du nombre d'œufs émis par gramme d'excrément, donc du nombre de miracidium pouvant infecter les limnées. Simultanément, l'absence de traitement efficace contre la paramphistomose a favorisé l'élimination massive d'œufs dans les fèces et la probabilité d'infection des mêmes limnées. La conséquence est l'augmentation spectaculaire de la prévalence de la paramphistomose, en particulier chez les bovins. Enfin, le polyparasitisme naturel des mollusques est régulièrement observé, entre autres chez *G. truncatula*.

DÉVELOPPEMENT LARVAIRE CHEZ LE MOLLUSQUE

Le développement larvaire de la majorité des Digènes suit le schéma présenté (figure 2). On peut distinguer deux successions de stades larvaires chez le mollusque, suivant que l'espèce forme ou non des rédies. S'il n'y a pas de rédies, la polyembryonie s'observe au niveau des sporocystes où plusieurs générations peuvent se succéder. Si l'espèce produit des rédies, la polyembryonie a lieu préférentiellement sous forme de générations rédiennes successives.

Les facteurs environnementaux jouent un rôle important dans le développement larvaire : les températures extrêmes, peu favorables, favorisent la polyembryonie qui permet au parasite de résister à l'intérieur du mollusque. Il en est de même pour le dessèchement du milieu. La durée du développement larvaire est également influencée par ces facteurs.

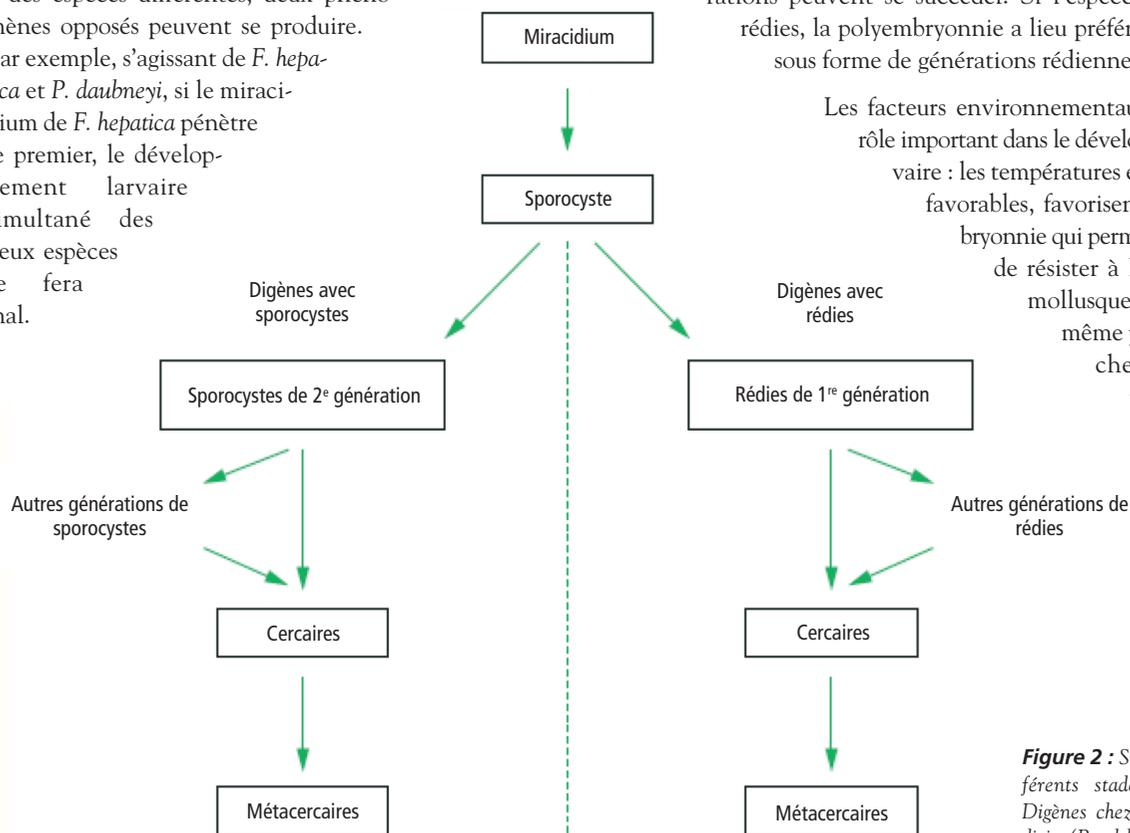


Figure 2 : Succession des différents stades larvaires de Digènes chez l'hôte intermédiaire (Rondelaud et al. 2010).

loppement larvaire dépend aussi de ces facteurs : plus la température diminue, plus la vie larvaire s'allonge.

Les stades larvaires polyembryonniques forment des cercaires qui sont généralement libérées dans le milieu aquatique ambiant après effraction tissulaire du mollusque. Les émissions cercariennes sont généralement rythmées, sous forme de vagues espacées par des périodes sans émission. Cette périodicité a été bien étudiée chez *S. bovis*, *S. haematobium* et *S. mansoni*. La fin des émissions cercariennes est souvent suivie par la mort du mollusque.

Le devenir des cercaires dépend de l'espèce du Digène :

- lorsque le mollusque est aquatique, les cercaires nagent à la recherche d'un hôte définitif pour pénétrer à travers sa peau (cas des schistosomes), ou d'un deuxième hôte intermédiaire, poisson ou crustacé, à l'intérieur duquel elles s'enkystent (cas des douves Opistorchiidae ou Paragonimidae), ou encore d'un substrat végétal à la surface duquel elles vont s'enkyster (cas de *Fasciola* ou *Fasciolopsis*, par exemple). L'enkystement est un processus actif qui résulte de la sécrétion d'au moins deux assises autour du corps cercarien. Le kyste ainsi formé (métacercaire) est capable de résister aussi bien aux conditions extérieures qu'à celles des tissus du deuxième hôte intermédiaire. Les assises de la métacercaire peuvent présenter des lacunes aérifères qui leur confèrent la capacité de flotter à la surface de l'eau (métacercaires flottantes) ;

- lorsque le mollusque est terrestre (cycle de *Dicrocoelium sp.*), les cercaires sont émises dans le mucus sous forme de grappes consommées par la fourmi, deuxième hôte intermédiaire. L'enkystement en métacercaire a lieu dans différents organes de l'insecte, en particulier le ganglion sous-oesophagien, ce qui modifie son comportement et le pousse à se fixer sur des végétaux.

Dans le cas des Nématodes Protostrongylidae, les larves L1 sont libérées dans les excréments des petits ruminants sur le sol et rencontrent par hasard le mollusque. Elles forment des granulomes dans la sole pédieuse, où elles muent deux fois de suite pour devenir des larves L3, infectantes pendant plus d'un an chez le mollusque ou quelques semaines sur le sol.

RELATIONS MOLLUSQUES-PARASITES

La majorité des espèces de parasites ont une spécificité assez étroite pour les espèces de mollusques hôtes, si l'on se place au niveau de la production cercarienne, aboutissement du développement larvaire chez les Digènes. À l'inverse, nombreuses sont les espèces de mollusques capables de permettre le développement incomplet ou abortif des Digènes, de sorte qu'elles ne peuvent pas être considérées comme des hôtes intermédiaires efficaces.

De plus, au sein d'une même espèce, on observe des différences significatives sur la capacité de développement larvaire entre des populations de mollusques provenant de foyers géographiquement distincts. Il apparaît que le développement larvaire est maximal quand les espèces parasitaires et les mollusques pro-

viennent des mêmes foyers. Cette constatation est cependant à nuancer car il a été observé que la capacité d'hôte intermédiaire augmente significativement quand les mollusques d'un foyer sont en contact répété avec les parasites. De la même manière, si l'espèce hôte intermédiaire habituel disparaît d'un foyer, le développement larvaire peut s'effectuer chez d'autres espèces, et la capacité augmente avec le nombre de contacts avec le parasite. Dans le cas de *F. hepatica*, la disparition de *G. truncatula* peut être compensée par la présence de *O. glabra* ou de *Planorbis leucostoma*, si ces mollusques sont infectés simultanément par *P. daubneyi*.

La réussite de l'infection dépend aussi de différents facteurs comme l'âge du mollusque (les plus jeunes s'infectent mieux), la température du milieu ambiant et la nourriture à disposition (Protistes végétaux). L'importance de la charge parasitaire du mollusque ne dépend pas directement du nombre de miracidiums qui ont pénétré : le nombre de larves amenées à poursuivre leur développement est limité et les larves excédentaires avortent. Le mucus des mollusques, riche en acides gras de faible poids moléculaire et en acides aminés, joue un rôle attractif non spécifique sur les miracidiums présents dans l'eau. Par ailleurs, en région tropicale, le jeûne imposé aux mollusques par la saison sèche empêche le développement larvaire des stades les plus avancés : sporocystes 2 ou rédies.

En ce qui concerne les relations entre mollusques et Nématodes, un grand nombre d'espèces de Gastéropodes peuvent être infectés par des helminthes de petits ruminants : *Cystocaulus*, *Muellerius*, *Neostromylus*, *Protostrongylus*. De nombreuses espèces de mollusques ont été identifiées (Manga-Gonzalez et al. 1986). La réussite de l'infection dépend en particulier de l'ancienneté du développement parasitaire chez le mollusque : les infections plus anciennes (présence de larves L3 infectantes dans les tissus du mollusque) jouent un rôle de facilitation de la réinfection, mise en évidence par la concentration des parasites sur un faible nombre de mollusques. Ici encore, les conditions climatiques (pluviométrie, en particulier) sont déterminantes pour la réussite de l'infection.

CONSÉQUENCES DU PARASITISME SUR LES MOLLUSQUES

Le développement et le déplacement interne des formes larvaires de Digènes ont une action pathogène sur les mollusques hôtes. Les conséquences sont proportionnelles au nombre de stades larvaires et à la polyembryonie : les Digènes formant des rédies sont beaucoup plus pathogènes que ceux qui ne forment que des sporocystes. Chez les mollusques aquatiques, les viscères parasités présentent des zones de nécrose épithéliale, suivies par des phases de reconstitution tissulaire. Cette alternance peut être observée à chaque vague de développement larvaire. Plus tard au cours du développement larvaire, la glande digestive, la glande de l'albumine et la gonade sont altérées. Ainsi la gonade s'atrophie, voire disparaît, aboutissant au phénomène bien connu de castration parasitaire du mollusque.

COMMUNICATION

Le parasitisme peut provoquer une intense réaction amibocytaire, une hyperactivité des fibroblastes et une réaction fibroamibocytaire autour des sporocystes ou des cercaires dégénérés. Ce processus est fréquent chez *B. glabrata* parasité par *S. mansoni*. Une atteinte neuro-ganglionnaire a été observée chez *L. stagnalis* parasité par *Trichobilharzia ocellata*.

Divers autres effets induits par le parasitisme ont été décrits, comme le gigantisme des mollusques, les variations morphologiques de la coquille ou la modification du rythme de croissance. On observe aussi une diminution des capacités de résistance des mollusques aux agressions extérieures (dessèchement, agents chimiques).

Chez les Nématodes Protostrongylidae, la réaction granulomateuse est intense et précoce. Il s'agit d'une réaction de séclusion visant à isoler le parasite dans le pied du mollusque. Ce phénomène pourrait expliquer la survie des mollusques à des charge parasitaire élevée.

L'ensemble des réactions hôte-parasite observées pourrait conduire, selon une hypothèse génétique, à la sélection de descendants résistants à la pathogénicité du parasite, capables de générer des populations de mollusques possédant une bonne adaptation au développement parasitaire et présentant une excellente capacité d'hôte intermédiaire. Les populations de limnées concernées ne présenteraient pas de différences génétiques, alors qu'il en a été décrit chez les bulins. D'où la nécessité de relier ces observations au pourcentage d'autofécondation et d'allofécondation qui caractérisent ces populations de mollusques.

CONTRÔLE DES FOYERS DE MOLLUSQUES HÔTES

En première analyse, le contrôle des foyers de mollusques en zones d'endémie parasitaire semble être une mesure essentielle pour lutter contre les helminthoses concernées. Il s'avère que la prophylaxie de ces infections n'est efficace que si elle asso-

cie des mesures appliquées simultanément à plusieurs niveaux. La chimioprophylaxie de masse des hôtes définitifs doit obligatoirement être mise en place afin de limiter la dissémination des œufs d'helminthes dans l'environnement.

Le contrôle des populations de mollusques fait appel à des méthodes très diverses :

- le contrôle chimique, qui emploie des produits de synthèse (Niclosamide) ou des substances d'origine naturelle (*Phytolacca* ou *Swartzia*, par exemple). Pour des raisons évidentes d'impact sur la faune associée, ces produits ne peuvent être utilisés que dans des conditions rigoureuses : eau stagnante, parfaite connaissance de la malacofaune du milieu, ruissellement, climat, etc. L'application de ces produits ne peut être que ponctuelle ;
- le contrôle par voie écologique semble pouvoir s'appliquer de manière plus systématique. Il fait appel à des modifications modérées des milieux de développement des mollusques : suppression des petites collections d'eau stagnante par aménagement des rives des cours d'eau, faucardage des végétaux supérieurs à proximité des points de fréquentation des hôtes définitifs, isolement par clôture des mouillères et des zones inondables ;
- le contrôle biologique a été expérimenté à plusieurs niveaux: micro-organismes pathogènes pour le mollusque, compétition inter-spécifique de parasites pour une espèce donnée de mollusque, prédateurs (poissons, insectes parasitoïdes), compétiteurs dans l'habitat (divers Gastéropodes). L'utilisation de ces moyens reste très ponctuelle compte tenu des risques de déséquilibre des milieux concernés.

BIBLIOGRAPHIE

- Brown, D.S. (1994). *Freshwater snails of Africa and their medical importance*. 2nd Ed. Taylor and Francis Ltd., London, 606 pp.
- Dreyfuss, G., Rondelaud, D., Vignoles, P., Cabaret, J. 2011. *Galba truncatula, a medical and veterinary importance snail*. Lambert Academic Publishing, 250 p (sous presse)
- Manga-Gonzalez, Y., Morrondo-Pelayo, P., Cordero del Campillo, M. 1986. *Moluscos hospedadores intermediarios de Protostrongylidae por ovinos*. University of Leon, 136 pp.
- McCullough, F.S. 1992. *The role of molluscicides in schistosomiasis control*. World Health Organization, Geneva, WHO/Schisto/92.107.
- Rondelaud, D., Dreyfuss, G., Cabaret, J. 2003. Les mollusques d'intérêt vétérinaire. Chapitre 13. In *Maladies infectieuses et parasitaires du bétail des régions chaudes* (ed. A. Provost, G. Uilenberg, J. Blancou et P. C Lefèvre), Livre 1, pp. 177-193. Editions TEC et DOC, Lavoisier, Paris.
- Rondelaud, D., Vignoles, P., Dreyfuss, G. 2009. *La limnée tronquée, un mollusque d'intérêt médical et vétérinaire*. Editions Presses Universitaires du Limousin, Limoges (France), 285 p.
- Rondelaud, D., Dreyfuss, G., Cabaret, J. 2010. Molluscs of veterinary importance. In *Infectious and parasitic diseases of livestock* (ed. P.C. Lefèvre, J. Blancou, R. Chermette, G. Uilenberg), pp. 195-210. Lavoisier, Paris.