SUR LE CYCLE ÉVOLUTIF DES SPIRURIDES ET DE NÉMATODES AYANT UNE BIOLOGIE COMPARABLE

Valeur systématique des caractères biologiques

Par Alain G. CHABAUD

INTRODUCTION

Les Nématodes parasites forment un groupe d'un intérêt exceptionnel pour les études d'adaptation à la vie parasitaire, et pour la systématique phylétique. En dehors des Copépodes (beaucoup moins abondants en espèces), il n'y a pas de groupe parasitaire qui ait à la fois une morphologie aussi riche, et une intrication des formes libres et des formes parasitaires aussi complète.

A partir des classifications classiques, un certain nombre d'auteurs se sont attachés à donner une systématique aussi naturelle que possible des familles et des genres. Seurat, en particulier, a bâti une œuvre considérable, en se basant essentiellement sur l'anatomie fine de l'appareil génital femelle.

Dans le groupe qui nous intéresse, c'est cependant le travail de Chitwood et Wehr 1934 qui nous paraît avoir marqué l'étape la plus décisive, par son ampleur et sa cohérence. Ces auteurs, en traitant l'ensemble des *Spiruroïdea*, se sont basés presque exclusivement sur la structure céphalique. En partant des Nématodes libres les plus primitifs, ils émettent l'hypothèse que l'évolution chez les Nématodes en général, et chez les Spirurides en particulier, se fait par une réduction et une simplification très progressive des papilles céphaliques sensorielles ; en outre, les six lèvres primitives font place à des lèvres dorso-ventrales, puis à des pseudo-lèvres latérales et, finalement, dans les groupes les plus évolués, s'atrophient complètement. Ils bâtissent sur ces caractères, et sur d'autres plus accessoires, une classification cohérente qui n'a jamais été franchement réfutée depuis sa parution.

Il faut cependant reconnaître que la plupart des auteurs continuent à décrire les espèces sans s'attacher aux caractères céphaliques, et l'on voit fréquemment proposer la création de nouveaux

genres et même de nouvelles familles, basée sur des ornements cuticulaires qui sont de simples convergences.

D'autres Nématodologistes utilisent la classification telle qu'elle a été donnée, mais estiment qu'il est bien périlleux de dire qu'une forme est plus primitive qu'une autre, simplement parce qu'elle a des papilles sensorielles non soudées, ou parce qu'elle a des lèvres dorso-ventrales et non latérales.

L'objet de ce travail est de chercher, par d'autres voies que celles qui sont basées sur la morphologie de l'adulte, à confirmer ou à infirmer la classification phylogénique de Chitwood et Wehr.

A l'aide des cycles évolutifs que nous avons étudiés, ou à l'aide de documents recueillis dans la littérature :

I) D'une part, nous chercherons, en étudiant la morphologie larvaire, la trace des processus évolutifs supposés par Chitwood et Wehr, et l'existence éventuelle d'orthogénèses.

II) D'autre part, nous tenterons la construction d'une classification purement biologique, indépendante de la précédente, pour pouvoir ensuite les comparer.

Pour édifier cette classification biologique :

a) Nous essaierons de démontrer que l'hôte intermédiaire est une acquisition relativement récente dans l'évolution des Nématodes parasites, et que les rapports entre l'hôte intermédiaire et le parasite traduisent beaucoup plus fidèlement le degré d'adaptation de l'espèce à la vie parasitaire que les rapports entre le parasite et l'hôte définitif.

b) Nous prendrons alors pour base l'hypothèse suivante : un Nématode a une place zoologique d'autant plus élevée que sa larve a une séclusion plus forte. C'est-à-dire que les formes les plus primitives ont une larve qui évoluera dans un milieu peu différent du milieu extérieur, alors que les espèces évoluées poursuivront leur existence larvaire dans un milieu de plus en plus spécialisé, à métabolisme de plus en plus actif (aussi bien par la nature zoologique de l'hôte intermédiaire que par l'organe où s'effectuera l'évolution).

c) Ces vues, un peu théoriques, seront mises en face d'un fait brutal : la durée nécessaire à la maturation de l'espèce considérée chez l'hôte intermédiaire. Il est en effet facile d'admettre que, plus le milieu où évoluera la larve aura un métabolisme élevé, plus la durée de maturation sera courte.

d) En considérant uniquement ces facteurs, nous aurons ainsi une sériation parfaitement objective, basée uniquement sur la biologie, qu'il sera intéressant de comparer avec la classification phylogénique basée sur la morphologie de l'adulte.

Le travail comprendra donc trois parties :

1^{re} partie. Exposé des recherches

Les Spirurides, bien qu'ils forment un groupe homogène, offrent cependant des formes de transition avec d'autres Nématodes, en particulier avec les Subulures et les Métastrongylides à la base, et avec les Filaires au sommet. Nous ne nous sommes donc pas limités strictement aux *Spiruroïdea*, mais avons étudié deux cycles (l'un de Subulure, l'autre de Filaire) qui ont des caractères communs avec ceux des Spirurides. Nous étudierons donc :

<i>Ascaroïdea</i> :	<i>Subuluridæ</i>	1. <i>Subulura bolivari</i> .
<i>Spiruroïdea</i> :	<i>Thelaziidæ</i>	2. <i>Pneumospirura</i> sp.
		3. <i>Physocephalus theodoridesi</i> .
		4. <i>Ascarops joliveti</i> .
		5. <i>Streptopharagus kutassi</i> .
		6. <i>Gongylonema problematicum</i> .
	<i>Spiruridæ</i>	7. <i>Spirura rytipleurites seurati</i> .
		8. <i>Sicarius dipterum</i> .
		9. <i>Hadjelia truncata</i> .
		10. <i>Habronema</i> sp.
		11. <i>Agamospirura</i> sp. n° 1.
		12. <i>Agamospirura</i> sp. n° 2.
	<i>Acuariidæ</i>	13. <i>Agamospirura</i> sp. n° 3.
		14. <i>Synhimantus spinulatus</i> .
<i>Physalopteroïdea</i> :	<i>Physalopteridæ</i>	15. <i>Abbreviata caucasica</i> .
		16. <i>Abbreviata</i> sp. n° 1.
		17. <i>Abbreviata</i> sp. n° 2.
<i>Filarioïdea</i> :	<i>Dipetalonematidæ</i>	18. <i>Dipetalonema blanci</i> .

2^e partie. Valeur systématique des caractères biologiques

A. — La morphologie larvaire.

I. Organes adaptatifs :

Morphogénèse des cordons céphaliques des *Acuariinæ*.

II. Organes phylétiques :

1. Appareil génital femelle.

2. Structures céphaliques :

a) papilles céphaliques ;

b) pseudo-lèvres latérales.

B. — Les caractères du cycle.

I. *L'hôte intermédiaire est une acquisition relativement récente chez les Nématodes. Il en découle que les rapports entre le parasite et l'hôte intermédiaire traduisent mieux le degré d'adaptation au parasitisme que ne le font les rapports entre le parasite et l'hôte définitif.*

II. *Allure des métamorphoses chez l'hôte intermédiaire.*III. *Nature zoologique de l'hôte intermédiaire :*

1. La spécificité parasitaire chez les Spiruroïdes.
2. La spécificité phylogénique.
3. La spécificité éthologique.
4. La spécificité écologique.
5. La séclusion. Spécificité par affinité de métabolisme.
6. Conclusions.

IV. *Localisation du parasite chez l'hôte intermédiaire :*

1. Evolution dans la cavité générale avec encapsulement.
2. Evolution dans la cavité générale sans encapsulement.
3. Evolution dans un organe particulier.
4. Evolution dans les muscles thoraciques.
5. Conclusions. Spécificité par affinité de métabolisme.

V. *Vitesse du développement chez l'hôte intermédiaire :*

1. Plus l'espèce est primitive, plus la séclusion est faible, plus le métabolisme est lent.
2. Vérification de la règle.
3. Adaptations qui font que la règle est respectée :
 - a) larves infestantes au 2^e stade larvaire ;
 - b) développement partiel dans le milieu extérieur ;
 - c) fin du développement chez un 2^e hôte intermédiaire obligatoire.
4. Habronèmes et Thélazies.
Physaloptères.

3^e partie. *Introduction des notions précédentes dans la taxonomie.*I. *Méaststrongylides, Subulures et Spirurides.*II. *Les Spirurides entre eux.*III. *Les Spirurides et les Filaires.*

MÉTHODES DE TRAVAIL

Etude biologique.

En comparaison du nombre déjà important de cycles évolutifs élucidés chez les Trématodes, et à un moindre degré chez les Cestodes, on est surpris de constater que, en dehors des espèces parasites de l'homme et des animaux domestiques, la biologie des Nématodes parasites de Vertébrés reste presque totalement inconnue.

Il est vrai que, chez les Nématodes, la morphologie des stades larvaires donne souvent des indications moins précises que l'anatomie d'une cercaire ou le scolex d'un Cestode larvaire, et la démonstration d'un cycle évolutif de Nématode nécessite presque toujours un hasard heureux. Nous croyons, cependant, que l'insuffisance actuelle

de nos connaissances provient surtout du nombre extrêmement réduit de chercheurs qui s'attachent à ces problèmes ; les trois méthodes suivantes, bien que très imparfaites, seraient suffisantes pour acquérir de nombreuses connaissances nouvelles, si l'on cherchait à les mettre en pratique chaque fois que l'occasion s'en présente.

A. — *Etude morphologique des formes larvaires
provenant d'Arthropodes spontanément infestés*

La dissection systématique d'Arthropodes, pour y découvrir des larves provenant d'infestations spontanées, est un travail fastidieux ; mais, à condition de se limiter aux animaux coprophages, les récoltes sont suffisamment fréquentes et variées pour que cette méthode puisse être utilisée avec profit. L'uniformité morphologique des larves de Spirurides est en effet plus apparente que réelle. L'étude de la structure céphalique montre très souvent des caractères suffisamment précis pour qu'il soit possible de faire une détermination générique, et, dans certains cas exceptionnels, il est possible de faire une détermination spécifique et d'obtenir ainsi d'emblée la clé d'un cycle évolutif.

En outre, les déterminations spécifiques de formes larvaires deviendraient plus fréquemment possibles si l'on s'attachait à décrire les formes jeunes se trouvant chez les Vertébrés. Bien souvent, une autopsie minutieuse montre, à côté des adultes, des formes juvéniles du quatrième et parfois du troisième stade larvaire. Si ces formes étaient recherchées et décrites avec soin, il serait très souvent possible de rattacher à la forme adulte correspondante le troisième stade larvaire encapsulé chez l'hôte intermédiaire.

De tels travaux, basés exclusivement sur l'analogie morphologique, peuvent amener quelques erreurs, même entre les mains d'helminthologistes avertis ; nous aurons l'occasion, au cours de ce travail, de rectifier quelques déterminations larvaires faites par Seurat. Mais, lorsque les larves sont décrites avec précision, les erreurs de détermination peuvent toujours être corrigées par les travaux ultérieurs et n'amènent pas de perturbations graves dans la nomenclature.

Seurat ayant travaillé presque exclusivement par analogie morphologique, à une époque où l'on utilisait encore relativement peu les structures céphaliques, a apporté une contribution fondamentale à nos connaissances sur la Biologie des Spirurides. Il nous paraît donc absurde de vouloir rejeter un pareil instrument de travail sous prétexte qu'il n'est pas suffisamment rigoureux.

B. — *Infestation de l'hôte définitif*

En faisant ingérer à l'hôte définitif les larves récoltées chez un Arthropode, il est parfois possible d'obtenir les Nématodes adultes et d'élucider ainsi un cycle évolutif. Cette méthode a pu être utilisée avec succès dans

le cas de Nématodes parasites d'animaux domestiques. Mais dans la très grande majorité des cas, lorsqu'il s'agit d'animaux sauvages, la méthode se révèle inefficace pour les raisons suivantes : a) il est le plus souvent impossible d'obtenir et de conserver en captivité, au moment voulu, l'animal sauvage dont on a besoin ; et si certains Strongylides ou Métastrongylides, relativement peu spécifiques, peuvent parfois évoluer chez des animaux de laboratoire jusqu'à un stade permettant leur identification, le cas se présente rarement pour les Spirurides, qui sont habituellement spécifiques dans le choix de l'hôte définitif ; b) dans les cas exceptionnels où l'on a pu se procurer l'hôte définitif convenable, et où l'on a pu l'infester dans de bonnes conditions, les résultats de l'expérience sont souvent décevants. Les animaux sauvages en captivité, sous l'influence du changement de régime, et probablement aussi sous l'influence de facteurs plus complexes, se débarrassent très fréquemment des parasites intestinaux qu'ils hébergeaient spontanément. Il n'est donc pas très étonnant que les infestations expérimentales, même lorsqu'elles paraissent avoir été réalisées dans les meilleures conditions, échouent si fréquemment. Cette seconde méthode, bien qu'elle puisse être, sous certains contrôles, parfaitement rigoureuse, n'a donc, en conclusion, qu'un intérêt pratique très limité.

C. — Infestation de l'hôte intermédiaire

Il est possible d'infester les Arthropodes en leur faisant ingérer des matières fécales contenant les œufs du parasite, mais nous préférons habituellement utiliser le broyat du corps de quelques femelles sur un substrat quelconque (pain, matières fécales), car il y a toujours un grand nombre d'œufs matures en réserve dans les utérus des Spirurides et nous obtenons ainsi des infestations massives qui ne peuvent échapper à l'examen, même lorsque les larves de Nématodes sont encore très petites. Ces infestations massives sont en général très bien tolérées par l'Arthropode et ne paraissent pas influencer le développement individuel de chaque larve.

Les Arthropodes sont dilacérés dans l'eau physiologique, quelques jours après le repas infestant, sur une lame de verre lorsque l'animal est très petit, ou dans un verre de montre lorsqu'il est de plus grande taille ; dans ce dernier cas, les larves de Nématodes, plus lourdes que les tissus de l'hôte, tombent au fond, et il est possible de décanter pour mieux les mettre en évidence. Lorsque les Nématodes évoluent, il est nécessaire de sacrifier les Arthropodes à intervalles de temps réguliers, jusqu'à ce que l'on observe la seconde mue et l'obtention du troisième stade larvaire qui marquent la fin du développement chez l'hôte intermédiaire.

Il est difficile de poser des règles générales pour résoudre le petit problème d'épidémiologie qui se pose dans chaque cas pour le choix des Arthropodes à mettre en expérience. La connaissance des cycles évolutifs des espèces de Nématodes voisines ne semble pas apporter d'indi-

cations précises : deux espèces du même genre peuvent évoluer chez des hôtes intermédiaires zoologiquement très éloignés. La connaissance du régime alimentaire habituel de l'hôte définitif (obtenu par l'examen systématique des contenus stomacaux) peut guider de façon moins aléatoire dans le choix des hôtes intermédiaires à essayer, mais le régime est presque toujours trop varié pour qu'on puisse obtenir ainsi une indication précise. Il faut donc, en pratique, expérimenter sur le plus grand nombre possible d'Arthropodes variés et se résigner à subir un nombre d'échecs considérable. Cependant la spécificité chez l'hôte intermédiaire paraît bien souvent moins précise que la spécificité chez l'hôte définitif, et cette méthode nous paraît en définitive le moyen le plus sûr et le plus efficace pour élucider peu à peu les cycles évolutifs des Spirurides.

Etude morphologique.

La seule technique qui donne entière satisfaction est l'étude de Nématodes vivants, placés dans de l'eau physiologique, et immobilisés par chauffage léger. En faisant rouler le Nématode sur lui-même par de petits déplacements de la lamelle, il est possible de l'orienter successivement sur toutes les faces et d'interpréter des structures qui sont parfaitement illisibles lorsque l'animal est immobilisé dans une position définitive.

L'extrémité céphalique doit être nécessairement étudiée en vue apicale et nous préférons, ici encore, l'animal immobilisé par la chaleur et placé dans l'eau physiologique ; car la fixation, et surtout le transfert dans un milieu visqueux, peuvent amener un effacement des papilles sensorielles. Ces préparations peuvent être obtenues, même avec des têtes n'excédant pas un diamètre de $20\ \mu$, à condition de prendre quelques précautions :

a) en utilisant un fragment de lame de rasoir neuve montée sur un manche quelconque, couper la tête perpendiculairement à l'axe du corps, de façon à ce que la hauteur du fragment n'excède pas le diamètre à la base ;

b) disposer de chaque côté de la tête un fragment de papier suffisamment épais pour que la préparation puisse flotter librement entre lame et lamelle ;

c) aplatir la goutte d'eau avec une épingle pour pouvoir placer la lamelle sans produire de mouvements d'eau susceptibles d'entraîner la tête ;

d) orienter la préparation sous le microscope en imprimant de légères secousses à la lamelle.

Lorsqu'il est impossible d'étudier le matériel vivant, la meilleure fixation nous paraît être l'immersion dans l'alcool à 70° bouillant qui tue les Nématodes en parfaite extension. La conservation se fait également dans l'alcool à 70° . Le formol doit être pros crit car les Nématodes, durcis par ce produit, ne peuvent plus rouler facilement sur eux-mêmes

et il devient impossible de les orienter correctement sous le microscope. Notons encore que les spécimens conservés dans l'alcool se prêtent facilement aux dissections parfois nécessaires à l'étude de l'appareil génital femelle.

En conclusion, nous pensons que l'étude des Nématodes ne peut pas se faire correctement sur des préparations définitives et que, si l'étude sur le vivant est impossible, l'alcool à 70° représente le liquide de fixation et de conservation le plus favorable.

Terminologie.

Les termes de Spirurides et de Filaires désignent dans le langage courant des groupes beaucoup plus larges que les familles correspondantes. Les termes français employés dans le texte auront pour signification :

- Camallanoïdes = sous-ordre des *Camallanina*.
- Camallanides = superfamille des *Camallanoïdea*.
- Dracunculides = superfamille des *Dracunculoïdea*.
- Spiruroïdes = sous-ordre des *Spirurina*.
- Spirurides = superfamille des *Spiruroïdea*.
- Filaires = superfamille des *Filarioïdea*.

PREMIERE PARTIE

Exposé des recherches

I. — *SUBULURA BOLIVARI* (Lopez-Neyra 1922)

Matériel. — Un spécimen juvénile d'*Athene noctua* (Scop.), acheté à Casablanca et ayant été conservé environ une semaine en captivité, a été disséqué à l'Institut Pasteur du Maroc le 13 août 1951. Dans l'intestin se trouvent deux mâles et une femelle mature et plusieurs formes larvaires ou immatures de *Subulura bolivari* (Lopez-Neyra 1922) (1).

(1) Nos spécimens (fig. 1, A, B, C) correspondent bien à la description de Lopez-Neyra (1922), mais les mâles (probablement juvéniles) sont un peu plus petits (de 8 à 14 mm.). Les spicules sont longs d'environ 800 μ , mais nous avons trouvé cependant un spécimen avec des spicules atteignant 1,1 mm. (fig. 1 B). Ce fait rend la diagnose avec *S. suctoria* (Molin, 1860) plus délicate. La présence de cette dernière espèce chez *Athene noctua*, qui est citée par Cram (1927) et par Skrjabin (1949), est donc probablement erronée. Les ailes cervicales de *S. bolivari* dépassent la fin de l'œsophage et sont plus longues que chez *S. suctoria*.

La femelle mature, écrasée sur du pain mouillé, a été donnée en repas à quelques Ténébrionides récoltés en différents points de la région de Casablanca : 9 *Morica favieri* Luc., 1 *Pimelia rugosa* F., 2 *Gonocephalum rusticum* O. C. (1) et 2 *Blaps pinguis* All. (1).

Un *Gonocephalum* et un *Blaps* disséqués le 17^e jour après l'infestation permettent de récolter respectivement 2 et 10 larves incluses dans de grosses capsules appendues à la paroi intestinale. Trois *Morica favieri* ouverts à la même époque sont négatifs. Le reste du lot (7 *Morica*, 1 *Blaps*, 1 *Pimelia*, 1 *Gonocephalum*), envoyé au laboratoire Arago à Banyuls pour une étude des Grégarines, a été disséqué par J. Théodoridès le 25 septembre. Seule, la *Pimelia rugosa* a montré deux larves de *Subulura*. La spécificité paraît donc faible, mais il faut remarquer cependant que les *M. favieri* qui formaient la plus grande partie du lot sont restés constamment négatifs.

Les larves sont libres dans une grande capsule sphérique, d'aspect conjonctif, d'un diamètre d'environ 250 μ . Le corps est intensément courbé et contracté sur son bord dorsal, si bien que la tête et la queue viennent en contact et que le diamètre de la partie moyenne prend une largeur considérable (fig. 2 B). Cette contraction ne cède pas lorsqu'on place la larve dans l'eau ou même lorsqu'on la chauffe légèrement. L'anatomie et les dimensions de ces larves coïncident très exactement avec la description du troisième stade larvaire de *S. brumpti* (Lopez-Neyra 1922), donnée par Alicata en 1939. La seule différence notable est la place de l'anneau nerveux qui, sur nos larves, est exactement au même niveau que le pore excréteur (fig. 2 A), alors qu'Alicata le représente sensiblement en arrière.

Discussion. — En septembre 1949, nous avons trouvé une infestation spontanée avec des larves morphologiquement identiques chez un *Blaps pinguis* All. (1), récolté dans les jardins de l'Institut Pasteur à Casablanca. Etant donné, d'une part, le petit nombre de nos insectes expérimentalement infestés, et, d'autre part, la similitude morphologique de ces différentes larves, on pourrait se demander si nos trois spécimens trouvés infestés après repas sur les œufs de *S. bolivari* n'étaient pas spontanément infestés et si les larves que nous avons retrouvées correspondent bien à notre espèce.

Une telle erreur paraît improbable pour les raisons suivantes :

a) J. Théodoridès et moi-même avons disséqué plus de deux cents Ténébrionides marocains, et l'infestation spontanée avec une larve de *Subulura* n'a été constatée que deux fois (1 *Blaps pinguis*, Casablanca, 1 *Morica favieri*, Mogador, J. Théodoridès). Au contraire,

(1) Détermination F. Español.

dans nos expériences, si nous admettons que les *M. favieri*, sensibles à certaines espèces de Subulures, sont cependant, dans nos expériences, réfractaires à *S. bolivari*, trois Ténébrionides sur cinq ont été positifs après repas infestant.

b) Les *Blaps* et les *Gonocephalum* utilisés ont été récoltés dans une ferme à environ 30 kilomètres de Casablanca, alors que la Pimélie a été récoltée à Casablanca même.

FIG. 1. — *Subulura bolivari*. Adulte. A, Tête en vue apicale ; échelle 0-100 μ . — B, Extrémité postérieure du mâle ; vue latérale ; échelle 0-400 μ . — C, Extrémité postérieure du mâle ; vue ventrale ; échelle 0-400 μ .

c) Il n'est pas surprenant que les larves de *S. brumpti* et celles de *S. bolivari* soient presque identiques, car, si la distinction des adultes est rendue facile par quelques caractères tels que la longueur des spicules, nous avons pu constater que les larves âgées sont presque identiques. En effet, dans l'intestin de la Chevêche, à côté des adultes, se trouvaient quelques larves, dont voici les principaux caractères :

Larve 1 : longueur 2 mm., largeur 110 μ , œsophage 350 μ , anneau nerveux et pore excréteur respectivement à 120 μ et à 180 μ de l'apex ; queue longue de 180 μ .

Larve 2 : longueur 3,6 mm., largeur 130 μ , extrémité céphalique (fig. 3 A) très comparable à celle de l'adulte, le cadre buccal étant moins encoché et les papilles du cycle interne légèrement plus postérieures ;

FIG. 2. — *Subulura bolivari*. Larve infestante. A, Région œsophagienne; vue latérale. — B, Larve entière; vue latérale.

FIG. 3. — *Subulura bolivari*. Larve de l'intestin de la Chevêche. A, Extrémité céphalique; vue apicale. — B, Ebauche génitale femelle. A gauche, vue latérale; à droite, vue ventrale.

œsophage 550 μ ; anneau nerveux et pore excréteur à 180 et à 255 μ de l'apex; queue longue de 190 μ .

Larve 3 : longueur 3,75 mm., largeur 150 μ ; œsophage 540 μ ; anneau nerveux et pore excréteur à 180 et à 260 μ de l'apex; queue longue de 300 μ ; ébauche génitale femelle (fig. 3 B) à 1,8 mm. de l'extrémité antérieure.

La larve 1 correspond parfaitement à ce qui a été figuré et décrit par Cuckler et Alicata (1944) pour les larves mâles de *S. brumpti* récoltées après un passage de six jours chez l'hôte définitif. La seule différence notable est précisément la situation plus antérieure de l'anneau nerveux. La larve 2 et la larve 3 correspondent respectivement aux larves mâles et aux larves femelles de la fin du troisième stade ou du début du quatrième stade larvaire de *S. brumpti*, obtenues par Cuckler et Alicata aux environs du 10^e jour de l'infestation chez l'oiseau. Quelques différences paraissent cette fois se manifester dans la position relative des organes, mais les larves restent encore très difficiles à distinguer. Il est donc possible de conclure que la morphologie de *S. bolivari* ne commence guère à se distinguer de celle de *S. brumpti* qu'à partir du quatrième stade larvaire.

Conclusion. — La découverte, chez un *Ascaridina*, d'un cycle évolutif identique à celui des Spirurides fut faite par Alicata en 1939. Le deuxième exemple que nous apportons ici semble bien indiquer que ce cycle n'est pas une adaptation fortuite, mais qu'il correspond à l'évolution normale des Subulures. Nous chercherons dans la troisième partie de ce travail à en préciser la signification, et à savoir si ces Nématodes peuvent être considérés comme des formes de transition entre *Ascaroïdea* et *Spiruroïdea*.

II. — *PNEUMOSPIRURA* SP.

Matériel. — Une seule larve dans un kyste hépatique de *Bufo mauritanicus* (?), récoltée par Lucien Balozet à Casablanca (Maroc) (Collection R.-Ph. Dollfus).

Morphologie. — Larve trapue, enroulée irrégulièrement sur son bord ventral (fig. 4 A). Corps dépourvu d'ailes latérales, long de 13,8 mm. et large de 675 μ , à extrémités peu atténuées et arrondies. La cuticule très épaisse est marquée de stries transversales profondes, espacées de 7,5 μ . Lignes latérales larges de 185 μ . La bouche ovale (fig. 4 B) est entourée d'un cadre buccal peu épais portant un cycle interne de six papilles. Le parenchyme péri-buccal se soulève en six petites saillies qui correspondent chacune à une papille. Il existe en outre quatre papilles sub-médianes latéro-ventrales et latéro-dorsales. Les papilles ventro-ventrales et dorso-dorsales sont petites et difficiles à voir sur cet exemplaire qui est passé dans le formol et dont les papilles céphaliques sont un peu affaissées. Les amphides sont placées sur de larges plateaux réniformes, situés latéralement au même niveau que les papilles submédianes. La

cavité buccale mesure $40\ \mu$. L'œsophage, de couleur foncée, est beaucoup plus large que l'intestin. La démarcation entre la partie musculaire et la partie glandulaire de l'œsophage est discrète. La première mesure $280\ \mu$, et la seconde $3,25\ \text{mm}$. Les diérides, marquées par un mamelon orné d'une pointe très fine, sont symétriques, placées un peu en arrière du début de l'œsophage glandulaire, à $320\ \mu$ de l'apex (fig. 4 C). L'anneau nerveux entoure la partie postérieure de l'œsophage musculaire, à $230\ \mu$

FIG. 4. — *Pneumospirura* sp. Larve. A, Larve entière ; vue latérale ; échelle 0-2 mm. -- B, Extrémité céphalique ; vue apicale ; échelle 0-100 μ . — C, Extrémité antérieure ; vue latérale ; échelle 0-400 μ .

de l'extrémité antérieure. Une grosse cellule, située juste en arrière de l'anneau nerveux, paraît correspondre à l'appareil excréteur, mais le canal et le pore excréteur ne sont pas discernables. La queue très courte ($140\ \mu$) est digitiforme ; sa pointe arrondie porte un bouton caudal sub-sphérique long de $20\ \mu$. L'ébauche génitale et les phasmes ne sont pas visibles.

Discussion. — Cette larve ne peut être rapprochée que d'une espèce étudiée par Seurat (1919) sous le nom d'*Hartertia zorillæ*

(fig. 5), que nous avons placée ensuite (1949) dans le genre *Meta-thelazia* et qui entre finalement dans le cadre du genre *Vogeloides* créé par Dougherty en 1952. Les deux larves ont pour caractères communs l'aspect général, la forme de la queue, l'anatomie de la région œsophagienne et, dans ses grandes lignes, la structure céphalique (fig. 6). *Vogeloides zorillæ* se différencie par la présence de mamelons épais sur la tête, l'absence de bouton caudal et surtout

FIG. 5. — *Vogeloides zorillæ*. Larve.
Larve entière extraite de sa capsule. (D'après A.-G. Chabaud, 1949)

par la place de l'anneau nerveux et des diérides. C'est en effet la situation extraordinairement antérieure des diérides qui avait fait classer primitivement l'espèce dans le genre *Hartertia*. Le fait de trouver une larve proche à diérides postérieures nous paraît donc pouvoir être considéré comme une confirmation de notre précédent travail.

L'analogie des deux larves nous incite à classer la nouvelle dans la même sous-famille des *Vogeloidinæ* Dougherty 1951, et plus précisément dans le genre *Pneumospirura* Wu et Hu 1938, à cause de la capsule buccale relativement bien développée. Il s'agit probablement d'une espèce non encore connue à l'état adulte, mais à laquelle il semble plus prudent de ne pas attribuer de nom spécifique.

Comparaison avec une larve de Métastrongylide. — Il nous paraît intéressant de comparer les deux larves précédentes à un matériel recueilli en Iran le 28 août 1953, en collaboration avec Ch. Mofidi, à l'autopsie d'un Hamster, *Cricetulus migratorius isabellinus*, provenant du bazar de Téhéran (où l'espèce vit à l'état subdomestique). On trouve, tantôt encapsulées dans le tissu sous-cutané, tantôt libres

FIG. 6. — *Vogeloides zorilla*. Larve. Extrémité antérieure : vue apicale ; Amph. = amphide ; DD, ID, IL, IV, LD, LV, VV = papilles sensorielles. (D'après A.-G. Chabaud, 1949).

dans la cavité péritonéale et le périnée, environ 20 larves remarquables par leur grande taille.

Description. — Corps robuste, long de 24 à 40 mm. et large de 670 à 700 μ (fig. 7 A). Tête arrondie à bouche circulaire bordée d'un anneau épais. Six papilles du cycle interne, bien marquées, largement éloignées de la bouche ; cycle externe comprenant dix papilles et deux amphides réparties deux par deux sur six légers reliefs cuticulaires (fig. 7 B). Œsophage court, progressivement dilaté postérieurement. Intestin foncé, très large, occupant presque toute la cavité générale. Rectum court. Pore excréteur en arrière de l'anneau nerveux, au cinquième antérieur de l'œsophage, suivi d'un canal excréteur très long, se perdant contre l'œsophage sans qu'on puisse voir nettement de vésicule excrétrice. Un

peu en arrière de la moitié de l'œsophage se trouve constamment une grande formation ovale ventro-latérale gauche (fig. 7 C, D) contenant de grosses granulations que nous ne savons pas interpréter. Diérides invisibles. Ebauche génitale dans la partie moyenne du corps, en forme de cylindre court, difficile à voir. Queue très courte, terminée par un petit mucron pointu. Un spécimen long de 4 cm. a pour dimensions caractéristiques : œsophage long de 2,15 mm. ; anneau nerveux et pore excréteur respectivement à 350 et 420 μ de l'apex. Queue longue de 100 μ .

Fig. 7. — Larve de Métastrongylide, parasite de Hamster. A, Larve entière ; vue latérale : échelle 0-2 mm. — B, Extrémité céphalique ; vue apicale ; échelle 0-60 μ . — C, Extrémité antérieure ; vue latérale ; échelle 0-1 mm. — D, Extrémité antérieure ; vue ventrale ; échelle 0-1 mm.

Conclusion. — Etant donné, d'une part, la structure céphalique ornée de papilles ventro-latérales, et, d'autre part, l'anatomie œsophagienne, nous croyons pouvoir ranger cette larve parmi les Métastrongylides, bien qu'aucun élément ne permette une attribution générique précise.

Par leur grande taille et par leur aspect général, ces larves ressemblent beaucoup aux deux espèces de *Vogeloidinæ* que nous connaissons à l'état larvaire. Nous ne pensons pas que cet argument suffise pour permettre d'inclure les *Vogeloidinæ* parmi les Métastrongylides, comme veut le faire Dougherty, mais il est remarquable de constater à quel point ces parasites qui appartiennent à des ordres différents peuvent avoir de points de contact par leur morphologie et par le peu que nous sachions sur leur évolution larvaire.

III. — *PHYSOCEPHALUS THEODORIDESI* n. sp.

Matériel. — Environ 30 larves encapsulées dans la cavité générale d'un spécimen de *Trox perlatus* (Geoff.) ont été récoltées par J. Théodoridès le 9 juin 1951. Le *Trox* provenait de la région de Banyuls : « Les Abeilles » (Pyrénées-Orientales).

Morphologie. — Larve assez trapue, longue de 1.550 μ , large de 72 μ , enroulée sur son bord dorsal ; bandes latérales larges de 12 μ . Cuticule à stries transversales espacées de 2 μ .

L'extrémité céphalique porte deux grandes lèvres médianes, très saillantes en avant. La bouche a une forme hexagonale à grand axe dorso-ventral (fig. 8 C) ; cadre buccal bien chitinisé portant six papilles du cycle interne bien développées. Le cycle externe comprend deux paires de grosses papilles latéro-médianes situées nettement en arrière des lèvres, et deux paires de papilles médio-médianes situées entre la papille latéro-médiane et la lèvre correspondante. Les amphides sont légèrement antérieures au niveau des papilles latéro-médianes. La cavité buccale, haute de 8 μ , a la forme d'une pyramide à sommet postérieur ; protorhabdion long de 28 μ pourvu de parois chitinoïdes épaisses (fig. 8 A) ; œsophage musculaire long de 140 μ et large de 14 μ ; œsophage glandulaire long de 650 μ , plus foncé et plus large (40 μ) que le précédent. Anneau nerveux légèrement postérieur à la portion moyenne de l'œsophage musculaire ; son milieu étant à 120 μ de l'apex ; pore excréteur s'ouvrant à 148 μ de l'apex, relié par un canal horizontal à une petite cellule excrétrice appliquée contre la fin de l'œsophage musculaire. On distingue dans la région neuro-excrétrice de gros ganglions, qui ont la structure et la répartition habituelles aux larves de Spirurides. Diérides très asymétriques ; la gauche nettement en avant de l'anneau nerveux à 80 μ de l'apex, la droite très postérieure à 160 μ de l'apex. Les post-diérides sont également très asymétriques, mais leur position relative est inversée ; la droite est relativement antérieure, à 1.065 μ de l'apex ; la gauche est plus postérieure, à 1.300 μ . Les bords latéraux du corps, depuis le niveau de la diéride gauche en avant, jusqu'au niveau de la région rectale en arrière, portent deux ailes latérales assez larges (7 μ) mais très transparentes. A 160-180 μ en arrière de la fin de l'œsophage se trouve une ébauche génitale formée d'une masse de 4 à 5 grosses cellules ventrales par rapport à l'intestin. La queue (fig. 8 B), très courte (48 μ), porte 5 à 8 grosses épines à pointes peu aiguës, disposées en éventail ; elles sont insérées directement sur la cuticule de la pointe caudale sans l'intermédiaire d'un bouton différencié.

Discussion. — Cette larve se distingue très facilement de la larve du *Physocephalus sexalatus* (Molin 1860) par un pharynx beaucoup

plus court et par une ornementation caudale différente. En dehors de ces deux caractères, les espèces sont extrêmement proches l'une de l'autre. Les structures céphaliques sont superposables (cf. dessin de Chitwood et Wehr, 1934). La taille, les dimensions relatives des organes et même la situation des diérides et des postdiérides sont

FIG. 8. — *Physocephalus theodoridesi*. Larve du troisième stade. A, Extrémité antérieure ; vue latérale ; échelle 0-100 μ . — B, Extrémité postérieure ; vue latérale ; échelle 0-50 μ . — C, Extrémité céphalique ; vue apicale ; échelle 0-40 μ .

presque identiques. Nous croyons donc pouvoir affirmer que la larve appartient au genre *Physocephalus*.

En dehors de *P. sexalatus*, les espèces actuellement décrites dans le genre ne peuvent guère se trouver en France. *P. cristatus* (Seurat 1912) Railliet 1915 est un parasite du Dromadaire, et *P. ellobii* Schulz 1927 de *Ellobius talpinus* Pall. Nous pensons donc que l'adulte qui correspond à cette larve n'a pas encore été décrit. Etant donné l'extraordinaire fréquence des larves de *P. sexalatus*, il n'est

d'ailleurs pas surprenant que certaines espèces du même genre soient connues à l'état larvaire avant de l'être à l'état adulte.

IV. — *ASCAROPS JOLIVETI* n. sp.

Matériel. — Chez 12 spécimens du Ténébrionide *Hegeter tristis* F., récoltés par Pierre Jolivet aux Iles Canaries en septembre 1952, Jean Théodoridès trouve dans la cavité générale de chaque exemplaire de 10 à 50 larves de Spirurides. Les larves sont libres ou encloses dans une capsule ovale à parois minces.

Morphologie. — Corps trapu, long de 1,9 mm. et large au maximum de 80 μ , courbé en arc à concavité dorsale chez l'animal tué par la chaleur. Cuticule épaisse, à stries transversales très profondes, le bord postérieur de chaque interstrie faisant une légère saillie sur l'élément suivant.

Bouche hexagonale, entourée par un bourrelet circulaire de 15 μ de diamètre (fig. 9 B). Prostome orné de 6 dents dont les pointes font saillie en avant de chaque lobe buccal correspondant. Amphides en arrière de deux petits plis chitinoïdes appliqués latéralement contre le bourrelet péri-buccal. 4 papilles latéro-médianes bien saillantes et 4 papilles médio-médianes, petites et difficiles à voir, situées également en arrière du bourrelet péri-buccal. Protorhabdion à parois épaisses, long de 70 μ (fig. 9 A). Œsophage musculaire long de 120 μ et œsophage glandulaire, peu différent du précédent, long de 460 μ . Anneau nerveux entourant la portion moyenne de l'œsophage musculaire, à 135 μ de l'extrémité antérieure. Diérides très asymétriques, la gauche en avant de l'anneau nerveux, à 85 μ de l'apex, la droite parfois légèrement postérieure à l'anneau nerveux, parfois nettement postérieure à 170 μ de l'apex. Pas d'ailes latérales. Cellule excrétrice longue de 55 μ , appliquée contre l'œsophage, en relation avec un canal excréteur perpendiculaire à la paroi qui s'ouvre à 160 μ de l'extrémité antérieure. Ebauche génitale petite et arrondie, située à 650 μ de l'extrémité postérieure. Queue (fig. 9 C) longue de 70 μ , terminée par un gros bouton subsphérique orné de façon constante d'une vingtaine de pointes courtes et irrégulières.

Discussion. — Bien que de dimensions plus faibles, cette larve est très proche de celle de *Ascarops strongylina* (Rud. 1819), bien décrite par Seurat (1919) et par Alicata (1935).

La position respective et la taille des différents organes sont tout à fait comparables dans les deux larves, mais la larve de l'*A. strongylina* reste facile à différencier par les caractères suivants : a) cuticule mince à stries peu marquées ; b) bouton caudal de

forme comparable, mais toujours dépourvu d'épines ; c) structure céphalique beaucoup moins évoluée : présence d'une lèvre dorsale et d'une lèvre ventrale et surtout absence de dents. La tête de la larve de l'*A. joliveti* est beaucoup plus proche de celle qui sera réalisée chez l'adulte, puisque les élévations ventrale et dorsale ont

FIG. 9. — *Ascarops joliveti*. Larve du troisième stade. A, Extrémité antérieure ; vue latérale ; échelle 0-100 μ . — B, Extrémité céphalique ; vue apicale ; échelle 0-50 μ . — C, Extrémité postérieure ; vue latérale ; échelle 0-50 μ .

disparu et que les six dents sont déjà très nettement visibles, même en vue latérale.

L'analogie des deux formes et la structure céphalique du type *Ascarops* qui caractérisent notre larve nous paraissent être des éléments suffisamment précis pour justifier la détermination générique. En dehors d'*A. strongylina*, les formes larvaires des différentes espèces classées dans le genre *Ascarops* sont inconnues, mais aucune de ces espèces ne paraît pouvoir se trouver aux Iles Canaries :

l'A. *dentatus* (Linst. 1904) du Porc n'a jamais été trouvé ailleurs qu'en Extrême-Orient, l'A. *gracilis* (Rud. 1819) est un parasite de *Bradypus*, et l'A. *africana* (Sandground 1933) n'est connu que chez des Rongeurs du Tanganyika. Nous pensons donc avoir affaire à une espèce nouvelle dont l'adulte est inconnu, et nous espérons que la découverte de l'hôte définitif sera facile, étant donné le très petit nombre d'espèces de Mammifères qui vivent aux Canaries (1).

V. — *STREPTOPHARAGUS KUTASSI* (Schulz 1927) *nov. comb.* (2)

Le cycle évolutif de ce Nématode n'a pas été élucidé directement et il nous faut relater en détail les circonstances qui nous ont amenés à faire, en toute certitude, une détermination précise.

Vingt larves de Spirurides ont été trouvées libres dans la cavité générale d'une *Pimelia angustata*, var. *angulosa* Ol., provenant d'Atar en Mauritanie et conservée depuis plusieurs semaines au Vivarium du Jardin des Plantes à Paris. La forme du protorhabdion et surtout la structure buccale de ces larves permettaient immédia-

(1) Le Docteur Celestino Gonzalez Padron a bien voulu nous préciser que les seuls Mammifères susceptibles de fréquenter le lieu de récolte des Coléoptères (Abri sous roche d'une falaise sise au delà de la plage de Puerto de la Cruz au-dessous du Jardin botanique de la Orotava) sont l'homme, la chèvre, le chien et rarement le lapin sauvage.

(2) Cette espèce, placée d'abord par Schulz (1927) dans le genre *Arduenna*, a été transférée récemment par Lopez Neyra (1951) dans le genre *Paraleiuris* Vaz et Pereira 1929 ; or, le seul élément précis, indiqué pour décrire la structure buccale de ce dernier genre, est précisément l'absence de dents.

Notre espèce appartient en réalité au genre *Streptopharagus* Blanc 1912. La définition détaillée du genre donnée par Baylis (1923) concorde de façon rigoureuse (à l'exception des « claw-like structures » périaniaux dont Le Roux (1930) a montré le peu d'importance taxonomique) (fig. 10 B et 11).

Le protorhabdion a une courbure moins accentuée que celle qui se trouve réalisée chez les espèces parasites de Primates, mais cette courbure reste cependant appréciable et constante sur les spécimens fixés en extension de même que sur les spécimens vivants.

L'espèce paraît peu spécifique dans le choix de son hôte ; nous n'avons pu relever aucune différence morphologique entre les spécimens récoltés chez *Meriones persicus* Blanf. (3 autopsies positives sur 14), *Meriones libycus* Licht. (1 autopsie positive sur 21) et *Citellus fulvus* (Licht.) (2 autopsies positives sur 2). Donc, en dehors de *Citellus fulvus* et des nombreux *Sciuridae* cités par Schulz, l'espèce existe également chez certains *Muridae*.

Le *S. kutassi* est facile à distinguer des formes parasites de Primates et du *S. numidicus* Seurat 1917b (= *S. sudanensis* Baylis 1923), parasite de *Fennecus zerda* (Zimm.) et de rongeurs, car (dans une note rarement citée, publiée en 1918) Seurat a complété sa diagnose préliminaire et a décrit un cadre buccal richement denticulé, proche de celui des *Protospirura*. En revanche, le *S. geosciuri* Le Roux 1930 est extrêmement proche de l'espèce paléarctique. La seule différence notable que nous ayons pu relever réside dans la longueur des spicules : grand spicule long de 2,23 à 2,62 mm. chez *geosciuri* et de 1,15 à 1,35 chez *kutassi*, petit spicule long de 416-448 μ chez *geosciuri* et de 300-320 μ chez *kutassi*. Il serait donc utile de vérifier la constance de ce caractère avant d'affirmer l'individualité de *S. geosciuri*.

tement de les rapprocher du genre *Streptopharagus*, et, pour obtenir une détermination spécifique, nous avons cherché à nous procurer des stades plus âgés, en faisant ingérer quatre larves à un très jeune rat blanc. Dix jours plus tard, nous avons trouvé, dans l'estomac de ce dernier, deux larves de même espèce, dont la longueur totale avait doublé ; malheureusement, elles n'avaient pas encore mué ; il s'agissait de formes plus âgées du troisième stade larvaire qui n'apportaient aucun élément morphologique nouveau.

N'ayant pas la notion d'une espèce de *Streptopharagus* proche de nos larves, susceptible de se trouver fréquemment en Mauritanie,

FIG. 10. — *Streptopharagus kutassi*. Extrémité céphalique ; vue apicale.
A, Larve du troisième stade. — B, Adulte.

nous avons été amenés à penser à la possibilité d'une contamination de la Pimélie, au cours de sa longue captivité à Paris ; cette supposition paraissait d'autant plus plausible que la Pimélie avait été nourrie avec des débris alimentaires provenant des cages de différents animaux conservés au Vivarium. Les examens coprologiques pratiqués à cette époque sur les Mammifères des cages voisines, et en particulier sur quelques Fennecs (susceptibles d'héberger le *S. numidicus* Seurat 1917), ont été négatifs (1). Nous avons donc laissé la question en suspens.

En Iran, quelques mois plus tard, nous avons récolté, dans l'estomac de différents *Meriones persicus* Blanf., *M. libycus* Licht. et *Citellus fulvus* (Licht.), un Nématode, le *Streptopharagus kutassi*

(1) Nous remercions à ce propos M. Descarpentrieux qui a bien voulu nous faciliter ces recherches.

(Schulz 1927), dont la courbure du protorhabdion et la structure céphalique (fig. 10 B) correspondaient de façon parfaitement précise avec les larves précédemment étudiées chez la Pimélie de Mauritanie.

FIG. 11. — *Streptopharagus kutassi*. Mâle parasite de *Meriones persicus*. Extrémité postérieure ; vue ventrale. L'ornementation cuticulaire n'a été figurée que sur la moitié droite du corps.

La détermination spécifique de ces larves nous est devenue parfaitement évidente, lorsque nous avons appris qu'un lot de Mériens iraniens avait été expédié au Vivarium de Paris par M. Baltazard, précisément à l'époque où y était conservée notre Pimélie (1).

(1) Nous avons négligé l'examen coprologique de ces Mériens, car le *S. kutassi* était alors décrit comme *Ascarops* et sa présence chez des *Muridæ* était inconnue.

Morphologie. — Les larves du troisième stade, récoltées chez *Pimelia angustata angulosa* Ol., sont longues de 2,9 à 3,2 mm. et larges de 115 à 135 μ . La cuticule, pourvue de stries transversales espacées de 8 μ , a un aspect denté car le bord postérieur de chaque interstrie est plus saillant que le bord antérieur du suivant.

Bouche arrondie (fig. 10 A) ; six grandes dents, à pointe antérieure, deux latérales et quatre submédianes, font saillie dans la cavité buccale. Les deux petites dents, dorsale et ventrale, signalées chez certaines espèces sont absentes. Cycle interne formé par six très petites papilles accolées au pourtour buccal. Cycle externe comprenant quatre papilles latéro-médianes et quatre papilles médio-médianes, un peu plus petites et plus antérieures. Amphides petites, au niveau des papilles latéro-médianes.

Protorhabdion (fig. 12 A) à parois très épaisses, long de 80 à 100 μ , décrivant de façon constante, à frais et après fixation, une courbe en S plus allongée et moins forte que celle qui est constatée chez les *Streptopharagus* parasites de Primates.

Œsophage musculaire long de 130-145 μ , et œsophage glandulaire plus foncé, de 520-540 μ . Anneau nerveux au milieu de la portion musculaire, à 200-205 μ de l'apex ; pore excréteur à 220 μ ; ailes latérales absentes ; champs latéraux larges de 12 μ . Diérides subsymétriques ou légèrement asymétriques (gauche à 128 μ et droite à 147 μ de l'extrémité antérieure). Postdiéride droite à 1.175 μ et postdiéride gauche à 850 μ de l'extrémité postérieure.

Ebauche génitale subsphérique chez le mâle, avec un pédoncule adhérent à la paroi chez la femelle, à 1.100-1.250 μ de l'extrémité postérieure. Queue longue de 105 μ , armée à la pointe d'épines irrégulières, les axiales, au nombre de 7-8, plus fortes que les périphériques (Fig. 12 B).

Les larves récoltées dans l'estomac du rat infesté depuis dix jours paraissent correspondre à la fin du troisième stade larvaire et conservent la même structure générale que précédemment.

Nous en donnerons simplement les dimensions caractéristiques : longueur 5,9 mm., largeur 145 μ , protorhabdion 110 μ , œsophage musculaire 245 μ , œsophage glandulaire 770 μ , diérides, anneau nerveux et pore excréteur respectivement à 180, 260 et 300 μ de l'apex. Postdiéride gauche à 1,8 mm., et postdiéride droite à 2,55 mm. de l'extrémité postérieure. Queue longue de 170 μ .

Conclusion. — Les circonstances semi-expérimentales qui ont permis d'établir le cycle ne donnent aucune indication sur les formes très jeunes et sur les durées d'évolution chez l'hôte intermédiaire. Ce que nous savons sur la biologie paraît cependant concorder avec les données acquises pour les autres *Ascaropsinæ* : *Physocephalus*

FIG. 12. — *Streptopharagus kutassi*.
Larve du troisième stade. A, Extrémité antérieure ; vue latérale ; échelle 0-150 μ . — B, Pointe caudale ; vue latérale ; échelle 0-40 μ .

FIG. 13. — *Gongylonema problematicum*. Mâle parasite de *Meriones persicus*. Extrémité postérieure ; vue ventrale.

sexalatus et *Ascarops strongylina*. On peut cependant noter que le protorhabdion et l'anatomie céphalique sont déjà extrêmement proches des structures qui seront réalisées chez l'adulte.

VI. — *GONGYLONEMA PROBLEMATICUM*, Schulz 1924

En 1941, à Richelieu (Indre-et-Loire), C. Desportes fit la récolte chez un Campagnol roussâtre, *Evotomys glareolus* (Schreber), de quelques spécimens d'une espèce de Gongylonème dont l'étude morphologique amena des conclusions inattendues : les spécimens paraissaient légèrement différents du *G. neoplasticum* Fibiger et Ditlevsen 1914, bien connu chez les *Muridæ*, et paraissaient au contraire plus proches de l'espèce *G. problematicum* que Schulz avait décrite en 1924 chez des Souris sauvages. Mais cette dernière espèce avait précisément été mise en synonymie de *G. neoplasticum* par Schulz lui-même, quelques années après qu'il l'eût décrite.

La question est restée en suspens jusqu'en 1948, date à laquelle fut récolté, exactement au même endroit, un *Blaps mortisaga* L. contenant une cinquantaine de larves de Gongylonèmes. Ces larves étaient parfaitement distinctes de celles de *G. neoplasticum*, mais paraissaient, au contraire, identiques à des larves décrites par Seurat en 1916 *a* sous le nom de *G. scutatum* [*G. scutatum* (Müller 1869) est désigné maintenant sous le nom de *G. pulchrum* Molin 1857]. Mais Ransom et Hall (1915 et 1917), confirmés par Baylis, Pan et Sambon (1925), avaient montré que la détermination de Seurat était inexacte et que la larve de *G. pulchrum* Molin était en réalité la larve décrite par Seurat en 1916 *a* sous le nom de *G. mucronatum* Seurat 1916 *b*.

L'identité de la larve se rapportant à notre espèce de Richelieu et déterminée à tort « *G. scutatum* » restait donc inconnue, et il devenait nécessaire de revoir l'ensemble des déterminations de Seurat.

En faisant abstraction du *G. neoplasticum* dont nous connaissons bien les larves, les Gongylonèmes fréquents en Afrique du Nord se rapportent à trois espèces :

- 1° *G. pulchrum* Molin 1857, parasite de gros Mammifères ;
- 2° *G. mucronatum* Seurat 1916, parasite du Hérisson ;
- 3° *G. brevispiculum* Seurat 1914, parasite de la Gerbille *Dipodilla campestris* Levaill.

Or, cette dernière espèce est extrêmement proche et peut-être même identique au *G. problematicum* de Schulz.

Si l'on voulait bien admettre que la larve de Richelieu se rappor-

tait au Gongylonème du Campagnol récolté au même endroit, c'est-à-dire au *G. problematicum*, il devenait possible de rétablir les déterminations de Seurat. Nous avons donc en 1949, en collaboration avec Desportes et Campana, proposé :

FIG. 14. — *Gongylonema problematicum*. Larve du troisième stade. — A, Extrémité antérieure ; vue ventrale. — B, Extrémité antérieure ; vue latérale. — C, Extrémité postérieure ; vue latérale. — D, Extrémité céphalique ; vue apicale. — E, Extrémité céphalique ; vue ventrale. — A, B, C, échelle 0-100 μ. — D, E, échelle 0-40 μ.

1° d'admettre l'individualité de *G. problematicum* ;

2° de rapporter à cette espèce la larve de Richelieu et de rapporter à *G. brevispiculum* (qui lui est probablement identique) la larve du même type décrite par Seurat.

On pouvait ainsi rectifier les déterminations de Seurat :

a) Au *G. pulchrum* correspond la larve décrite en 1916 *a* sous le nom de *mucronatum*.

b) Au *G. brevispiculum* correspond la larve décrite en 1916 a sous le nom de *scutatum* (c'est-à-dire *pulchrum*).

c) Enfin, par élimination, au *G. mucronatum* pourrait peut-être correspondre la larve décrite en 1919 sous le nom de *G. brevispiculum*.

La concordance de tous ces éléments et d'autres détails accessoires nous a, à l'époque, incité à publier ces résultats ; mais, l'ensemble du travail reposant sur l'analogie purement hypothétique des larves du *Blaps* de Richelieu et du Gongylonème du Campagnol, nous devons reconnaître que ces déterminations ne pouvaient être considérées comme étant entièrement acquises, puisque aucune expérience décisive n'avait été faite avec les larves du groupe du *G. problematicum*. Nous sommes donc spécialement heureux de pouvoir aujourd'hui exposer les expériences faites avec cette dernière espèce.

Matériel. — Dans l'estomac d'un petit nombre de Mérions, on découvre, en regardant la muqueuse par transparence, de petits tunnels à l'intérieur desquels sont enroulés des Gongylonèmes adultes. Le tissu étant peu scléreux, il est possible de dégager les Nématodes sans les casser. Trente-cinq Mérions (14 *Meriones persicus* Blanf. et 21 *M. libycus* Licht.), capturés à Aghboulagh Morched (région d'Hamadan-Iran), ont été examinés à ce point de vue, à l'Institut Pasteur de l'Iran, pendant l'été 1951. Un *persicus* et deux *libycus* ont été positifs avec des infestations ne dépassant pas cinq spécimens pour un même Mérion. En outre, sur quatre *libycus* provenant de Kamalabad (Iran), examinés en avril 1952, deux portaient quelques Gongylonèmes dans l'estomac.

Morphologie. — Ces Nématodes correspondent très exactement à ceux que nous avons déjà décrits chez *Evotomys glareolus* en 1949. Après les travaux de Seurat (1916 b) et ceux de Baylis (1925), nous savons que la taille des adultes, les différents rapports des parties de l'animal, la situation des diérides et des ailes cervicales, la forme de l'extrémité caudale du mâle, le nombre et les dimensions des papilles anales du mâle sont extrêmement variables dans une même espèce, et nous donnerons simplement les quelques éléments qui paraissent plus constants :

Mâle (fig. 13) : longueur 11 mm., protorhabdion 38 μ , spicule droit 110 μ , spicule gauche 590 μ , gubernaculum 60 μ .

Femelle : longueur 72 à 78 mm., vulve à 9 ou 10,2 mm. de l'extrémité postérieure. Queue longue de 250 μ . Œufs de 55 à 58 μ de long et de 38 à 40 μ de large.

En comparant ces éléments au tableau que nous avons publié en 1949, nous voyons que la position de la vulve assez antérieure, la forme de la queue de la femelle massive et courte, les dimensions des spicules (assez élevées pour le droit, assez faibles pour le gauche), la taille réduite du gubernaculum, la longueur relativement faible du protorhabdion rapprochent cette espèce de *G. brevispiculum* et de *G. problematicum*, en même temps qu'ils l'éloignent de *G. neoplasticum*.

En dépit de la mise en synonymie faite par Schulz lui-même, nous croyons donc que ces caractères, les seuls à peu près constants, suffisent pour considérer *G. problematicum* comme une espèce bien individualisée, différente de *G. neoplasticum*.

L'espèce se trouve donc en Russie, en Iran et en France chez des *Muridæ* d'espèces variées, et il devient probable que, malgré la taille plus faible des œufs, *G. musculi* (Rud. 1819) (= *G. minimum* Molin 1857) et *G. brevispiculum* Seurat 1914 sont identiques ; il est peut-être cependant préférable de conserver le nom de *problematicum* jusqu'à ce que les caractères de *musculi* et de *brevispiculum* aient pu être vérifiés sur un matériel provenant exactement des mêmes hôtes (1).

Expérimentation. — Le 22 octobre 1951, deux femelles de *G. problematicum* sont écrasées sur des déjections de Mérions et données à manger à deux *Blaps* sp. (2) récoltés dans un terrier de Mérion. (Six *Blaps* récoltés au même endroit ont servi de témoins et n'ont jamais présenté spontanément de larves de Gongylonèmes). Les deux *Blaps*, disséqués respectivement 46 et 73 jours après l'infestation, présentent tous les deux, dans la cavité générale, plus de cent capsules renfermant des larves du troisième stade de Gongylonèmes. Un *Meriones persicus* et un Rat blanc ont été infestés chacun avec environ 25 larves, ainsi obtenues chez les *Blaps*, mais tous deux sont restés négatifs.

Morphologie. — Capsules minces, aplaties, contenant chacune une larve enroulée de façon variable. Corps cylindrique, recouvert d'une cuticule épaisse à stries transversales espacées de 9,5 μ . Pas d'ailes laté-

(1) Nous pouvons signaler à ce sujet que quelques larves de *G. brevispiculum* (= larves de *G. scutatum* de Seurat 1916) récoltées chez des *Blaps inflata* All. (dét. Kocher) de l'Oued Tensift (Maroc) par J. Théodoridès, ayant été données à trois souris blanches, aucune ne fut retrouvée aux autopsies effectuées six et quatorze jours plus tard. Cependant, les tentatives d'infestation d'animaux élevés au Laboratoire échouent si fréquemment, même avec leurs parasites spécifiques, que les expériences de ce genre n'ont aucune valeur lorsqu'elles sont négatives.

(2) *Blaps* sp., groupe II de Seidlitz. Déterm. Bytinski-Salz.

rales. La bouche s'ouvre sur un plateau surélevé, constitué par deux petites lèvres médianes et deux lèvres latérales plus larges et plus superficielles sur lesquelles sont insérées les six papilles du cycle interne (fig. 14 D). Il existe huit papilles sur le cycle externe, les deux paires latéro-médianes étant un peu plus grandes et plus postérieures que les deux paires médio-médianes (fig. 14 E). Les amphides sont au même niveau que les paires latéro-médianes. Cette anatomie rappelle tout à fait celle de la larve du quatrième stade de *G. pulchrum*, bien décrite par Alicata (1935). Une larve longue de 4,2 mm. (fig. 14 A, B), large de 85 μ , a pour principaux caractères : protorhabdion long de 35 μ ; œsophage musculaire 270 μ ; œsophage glandulaire 1,6 mm. ; anneau nerveux au milieu de l'œsophage musculaire, à 170 μ de l'apex ; pore excréteur à 270 μ (place assez variable, parfois nettement plus postérieure) ; diérides subsymétriques à 95-100 μ de l'apex ; amas ganglionnaires très développés, surtout dans les groupes latéraux ; postdiérides dorsales à 1,9 et 2,7 mm. de l'extrémité antérieure ; queue courte (fig. 14 C) (140 μ), épaisse, arrondie et lisse à la pointe caudale ; phasmides presque symétriques, à 23-25 μ de la pointe caudale ; ébauche génitale de la femelle se distinguant facilement de celle du mâle par une cellule ventrale appliquée contre la paroi. L'ébauche femelle est légèrement plus postérieure (à 850 μ de la pointe caudale) que l'ébauche génitale mâle (à 925 μ de l'extrémité postérieure).

Ces larves correspondent bien à celles décrites par Seurat en 1916 *a* sous le nom de *G. scutatum* et à celles que nous avons décrites en 1949, en collaboration avec Desportes et Campana, sous le nom de (?) *problematicum*. Il nous est donc possible maintenant d'affirmer cette dernière détermination.

Ce cycle évolutif a l'intérêt de montrer, chez les Nématodes, l'existence d'espèces presque indistingables à l'état adulte et qui ont pourtant des formes larvaires entièrement différentes. Il est inutile d'insister sur l'analogie morphologique de *G. neoplasticum* et de *G. problematicum*, puisque, ainsi que nous le signalons plus haut, c'est l'auteur de *problematicum* qui a lui-même mis son espèce en synonymie quelques années après qu'il l'eut décrite. La distinction ne peut se faire que par les quelques nuances que nous avons énumérées. En revanche, les larves n'ont aucun rapport : la larve de *G. neoplasticum*, longue d'environ 1 mm., a un protorhabdion allongé et une pointe caudale ornée ; la larve de *G. problematicum*, longue d'environ 4 mm., a un protorhabdion court et une queue lisse.

VII. — *SPIRURA RYTIPLEURITES SEURATI* nov. var. (1)

1. — Evolution chez l'hôte intermédiaire

Les insectes utilisés dans ces expériences ont été récoltés soit à Casablanca, soit à Souk el Erba du Rharb au Maroc. L'infestation spontanée avec les larves de *Spirura* est très fréquente ; *Pimelia rugosa* F., surtout, nous a paru présenter des infestations particulièrement fréquentes et massives ; mais ce fait ne gêne pas beaucoup la lecture de l'expérience, car il est facile de séparer les dizaines et parfois les centaines de larves jeunes provenant de l'infestation expérimentale, des quelques larves matures provenant de l'infestation spontanée (nous avons cependant évité, le plus souvent possible, l'emploi de *P. rugosa*).

Les insectes ont été nourris avec une pâte obtenue en broyant quelques femelles de *Spirura* avec du pain mouillé. (Les Nématodes avaient été récoltés dans l'œsophage de quelques spécimens d'*Aetechinus algerus* (Duv.) capturés dans la région de Casablanca). Sept espèces ont été expérimentées : *Pimelia rugosa* F. (2), *Morica favierei* Luc. (2), *Morica planata* F. (2), *Blaps pinguis* All. (2), *Blaps marocana* Seidl. (3), *Akis elegans* Charp. (2), et *Periplaneta americana* L. Les cinq premières espèces acquièrent une infestation très abondante et permettent l'évolution larvaire complète du Spiruride. Par contre, les nombreux exemplaires d'*Akis elegans* et de *Periplaneta americana* (4), infestés dans les mêmes conditions, sont toujours restés négatifs.

Cette spécificité est assez curieuse chez un Nématode qui évolue chez *Blaps strauchi* Reiche et *Blatta orientalis* L. (Seurat 1911), *Onthophagus* sp. (Seurat 1913 a), *Blaps* sp. (près *appendiculata* Motsch.) (Seurat 1916 a), *Akis goryi* (Solier) (Seurat 1919) et *Scarus uncinus* Forst. (fide Théodoridès) (5).

Il est possible que les deux variétés *S. r. rytipleurites* et *S. r. seurati* existent simultanément en Afrique du Nord ; les références de

(1) Voir annexe I.

(2) Détermination L. Kocher.

(3) Détermination F. Español.

(4) De Magalhaes (1900) a décrit une larve qu'il nomme *Filaria rytipleurites* chez *Periplaneta americana* au Brésil. La description et les figures données par cet auteur permettent d'affirmer que cette larve est distincte de celles des *Spirura*. Nous croyons que la description est suffisamment précise pour qu'il soit possible de l'attribuer au troisième stade larvaire de *Gongylonema neoplasticum* Fibiger et Ditlevsen 1914.

(5) Nous n'avons pas retrouvé la référence de Seurat concernant *Scarabaeus sacer* L., bien qu'elle soit donnée par Bodenheimer (1923), par Van Zwaluwenburg (1928) et par Hall (1929).

Seurat concernant par exemple les Carnivores, comme hôtes définitifs, et la Blatte orientale, comme hôte intermédiaire, pourraient s'appliquer au parasite du Chat. Il n'en reste pas moins que la larve de *S. r. seurati*, qui présente une large spécificité parasitaire, paraît incapable d'évoluer expérimentalement chez *Akis elegans*, alors qu'elle évolue chez des Ténébrionides très proche (1).

Lorsque l'hôte intermédiaire permet le développement, la croissance larvaire paraît être identique, quelle que soit l'espèce de l'insecte utilisé ; les fortes infestations spontanées, constatées chez *P. rugosa*, sont dues très probablement à une particularité du régime alimentaire.

Allure du développement (2). — Les larves, longues de 300 μ à l'éclosion dans l'intestin, passent dans la cavité générale et grandissent assez lentement au début. Le 5^e jour, elles sont longues de 380 μ et larges de 35 μ ; elles atteignent 650 μ de long et 60 μ de large le 10^e jour, moment où elles effectuent leur première mue. Dès ce moment, elles sont le plus souvent encloses dans une fragile capsule qui s'épaissira progressivement. Le début du deuxième stade larvaire est marqué par une croissance extrêmement rapide, qui les porte, dès le 13^e jour, à une longueur de 4,2 mm. La deuxième mue a lieu aux environs du 20^e jour chez les larves de 5 à 6 mm.

Ces larves sont donc déjà remarquables par leur taille, car on sait que, chez la plupart des Spirurides, la fin du deuxième stade larvaire n'excède guère une longueur de 1 ou 2 mm. ; mais l'élément le plus extraordinaire qui caractérise la croissance des *Spirura* provient de ce que les larves, au lieu d'entrer en diapause aussitôt après la seconde mue, comme il est de règle chez les Spirurides, vont au contraire continuer à subir une croissance rapide et régulière. Le 24^e jour, elles sont longues de 7,6 mm., le 30^e jour de 8,5 mm., le 45^e jour de 11 mm. et le 56^e jour de 12 mm. A ce moment, seulement, la croissance devient négligeable, bien qu'elle puisse peut-être se poursuivre légèrement chez des insectes peu parasités ; Seurat a signalé des larves atteignant 15 mm., mais bien souvent la crois-

(1) Nous avons vu de nombreux *Akis elegans*, en élevage à Casablanca, se nourrir sur un matériel infestant et rester négatifs. Cependant, depuis ces expériences, nous avons déterminé une larve de *Spirura* chez un *Akis elegans* capturé à Marrakech par J. Théodorides. Cette constatation inattendue incite à reprendre ces expériences de façon plus précise.

(2) Les insectes ont été conservés à une température voisine de 25°. Ils présentent à la dissection des larves de taille assez variable, d'une part, parce que l'évolution est retardée chez certaines larves, et d'autre part, parce que les insectes ont eu la faculté de s'infester pendant deux ou trois jours consécutifs. La longueur indiquée pour les larves repose sur l'étude des plus gros spécimens trouvés à la dissection d'un insecte, le jour donné, et ces chiffres sont donc approximatifs.

sance s'arrête beaucoup plus précocement ; nous avons récolté des larves de 8 à 9 mm. chez des Ténébrionides infestés depuis 110 jours.

FIG. 15. — *Spirura rytipleurites seurati*. Larves du premier stade. A, Larve du 5^e jour chez *Morica planata* ; vue latérale. — B, Larve du 7^e jour chez *Pimelia rugosa* ; vue latérale.

Morphologie. — *Premier stade larvaire* : La larve du 5^e jour (fig. 15 A) est longue de 380 μ et large de 35 μ , au niveau de la fin de l'œsophage. L'existence d'une forte épine céphalique permet d'affirmer qu'il n'y a

pas eu de mue précoce à la sortie de l'œuf. Cette larve est remarquable par la précocité de l'organisation interne. Le tube digestif est déjà parfaitement différencié en une partie antérieure longue de 40 μ (précœsophage), un œsophage de 115 μ , un intestin de 145 μ et trois grosses cellules rectales hautes de 40 μ . Une particularité intéressante à ce stade provient de l'élargissement de l'extrémité postérieure de l'œsophage, qui forme une petite boule, visible à frais, comme après fixation, et qui fait qu'à un faible grossissement l'on pense à une larve de *Rhabditis*. Ce renflement ne comporte évidemment aucun appareil valvulaire et n'a pas la moindre analogie avec l'œsophage rhabditoïde ; mais il est peut-être possible de le rapprocher des types œsophagiens rencontrés chez les *Spirurida* les plus primitifs, tels que les *Camallanidae*, où l'on trouve chez l'adulte un œsophage enflé postérieurement. L'anneau nerveux apparaît déjà en avant d'une grosse cellule excrétrice, qui s'ouvre à 100 μ de l'apex. La queue longue de 50 μ a la forme d'un cône régulier et se termine par un petit mucron transparent.

La croissance porte plus sur la largeur que sur la longueur. Aux environs du 7^e jour, une larve longue de 460 μ est large de 48 μ (fig. 15 B). L'œsophage postérieur perd son aspect globuleux. La région rectale s'épaissit légèrement, et les glandes rectales s'écartent pour limiter une ampoule saillante à l'extérieur. L'ébauche génitale apparaît de façon bien distincte. On obtient sur cette larve les mensurations suivantes : anneau nerveux, pore excréteur et fin de l'œsophage respectivement à 70, 90 et 190 μ de l'apex. Queue longue de 60 μ ; ébauche génitale à 150 μ de la pointe caudale. Le 10^e jour, parvenue à la fin de son développement, la larve du premier stade est longue de 650 μ ; largeur 60 μ ; anneau nerveux et pore excréteur respectivement à 90 et 110 μ de l'apex ; précœsophage long de 40 μ et œsophage long de 220 μ ; queue longue de 85 μ portant un petit mucron bien détaché à la pointe ; ébauche génitale à 190 μ de l'extrémité postérieure.

Deuxième stade larvaire : La larve du second stade qui a mué récemment (fig. 16 A) n'a pas de vestibule bien différencié ; l'œsophage s'étend antérieurement jusqu'au niveau de l'ouverture buccale, et c'est seulement au cours de la croissance du second stade que l'on assistera à la formation progressive d'une capsule chitinoïde. La portion antérieure du tube digestif, qui est différenciée chez la larve du premier stade et que nous avons désignée sous le nom de précœsophage, paraît donc être une formation transitoire, caduque, et la capsule buccale se forme de façon indépendante par un épaississement chitinoïde de l'assise interne de la paroi, dans la portion antérieure de l'œsophage.

Au 11^e jour, une jeune larve longue de 1,0 mm. a les caractères suivants : largeur moyenne 63 μ , œsophage long de 325 μ ; anneau nerveux et pore excréteur respectivement à 75 et 115 μ de l'apex ; queue (fig. 16 B) longue de 100 μ ; ébauche génitale à 300 μ de l'extrémité postérieure. La croissance est à ce moment extrêmement rapide et la larve quadruple sa taille en trois ou quatre jours. Au 13^e jour, une larve longue de 4,2 mm.

est large de $80\ \mu$; pore excréteur à $145\ \mu$ et fin de l'œsophage à $950\ \mu$ de l'apex. Queue longue de $110\ \mu$; ébauche génitale à $850\ \mu$ de la pointe caudale.

La seconde mue s'effectue aux environs du 20^e jour sur des larves longues de 4,8 à 6,2 mm. La mue qui se décolle sur l'extrémité antérieure

FIG. 16. — *Spirura rylpleurites seurati*. Larve du 11^e jour, longue de 1,1 mm., chez *Pimelia rugosa*. (Début du deuxième stade larvaire). A, Extrémité céphalique ; vue latérale. — B, Extrémité postérieure ; vue latérale.

(fig. 17 A, B) permet d'apprécier facilement la structure de la capsule buccale : long cylindre à parois épaisses accolées sur la face interne de l'œsophage, et s'éversant déjà sur la calotte céphalique comme on le constatera sur la larve du 3^e stade et sur l'adulte. Une larve longue de 5,3 mm., prête à muer, a pour principales dimensions : largeur $120\ \mu$; protorhabdion long de $40\ \mu$; œsophage musculaire de $185\ \mu$; œsophage glandulaire de 2,11 mm. ; anneau nerveux et pore excréteur respectivement à 150 et $180\ \mu$ de l'apex ; ébauche génitale à 1,5 mm. de l'extrémité postérieure ; queue longue de $150\ \mu$, à pointe arrondie ; champs latéraux larges de $35\ \mu$. Le second stade larvaire est dépourvu d'ailes latérales et

de diérides, mais ces organes se voient déjà par transparence, les diérides étant situées à 100 μ de l'apex.

Troisième stade larvaire : Le troisième stade larvaire présente déjà à peu près tous les caractères de l'adulte. La bosse cervicale apparaît très précocement après la mue et enflera progressivement. La calotte céphalique et la cavité buccale ont pris d'emblée une structure presque identique à celle de l'adulte (fig. 19) : deux pseudo-lèvres latérales portant à l'apex une formation d'aspect papillaire ; cadre buccal épais, légèrement anguleux, allongé dorso-ventralement, comprimé au centre par les pseudo-lèvres et portant deux paires de projections sub-médianes légèrement divisées à leur sommet ; deux très grosses paires de papilles en position submédiane et une paire d'amphides à la base des pseudo-lèvres ;

FIG. 17. — *Spirura rytipteurites seurati*. Larve du 20^e jour chez *Morica planata*. (Fin du deuxième stade larvaire). A, Extrémité céphalique d'une larve longue de 4,7 mm. ; vue latérale. — B, Extrémité céphalique d'une larve longue de 5,35 mm., avec cuticule du deuxième stade déjà soulevée ; vue latérale.

protorhabdion fortement comprimé latéralement ; œsophage musculaire et œsophage glandulaire nettement séparés ; diérides subsymétriques, en avant de l'anneau nerveux ; deux ailes latérales naissent au niveau de l'anneau nerveux et s'étendent environ sur les deux tiers de la longueur du corps ; le canal excréteur s'ouvre derrière l'anneau nerveux et descend directement en arrière pour s'aboucher à une grande cellule excrétrice ; formations ganglionnaires de la région neuro-excrétrice très développées, surtout dans les groupes latéraux et ventraux ; groupe rétro-vésiculaire également bien apparent (fig. 18 A, B).

La région rectale a perdu la légère hypertrophie qui apparaissait au second stade ; queue courte et conique. Pointe caudale remarquable par son polymorphisme. Elle peut être parfaitement inerte ou présenter un petit nombre de pointes (souvent 2 ou 3 ; rarement 4 à 10) ; les pointes sont parfois faiblement développées, parfois au contraire bien saillantes. Le développement de ces ornements ne dépend pas de la nature de l'hôte, mais paraît varier avec l'âge de la larve ; les larves très jeunes

en ont souvent un bon nombre, les larves âgées, au contraire, en sont souvent dépourvues ; cette loi est cependant très approximative, nous avons vu de très jeunes larves du troisième stade qui avaient une pointe caudale inerme, et de vieilles larves à pointe ornée ; en outre, chez un même insecte, des larves de même taille et de même âge ont parfois des pointes bien nettes, alors que des larves voisines en sont dépourvues.

FIG. 18. — *Spirura rytipleurites seurati*. Larve du 22^e jour, longue de 7,6 mm., chez *Morica planata*. (Début du troisième stade larvaire). A, Extrémité antérieure, vue latérale. — B, Extrémité antérieure ; vue ventrale.

L'ébauche génitale entreprend son développement aussitôt après la mue. Chez la femelle, l'ébauche présente un diverticule ventral annonçant la vulve, qui est d'emblée relié à la paroi. Le massif cellulaire dorsal différencie une branche antérieure et une branche postérieure, qui présentent chacune à l'apex une grande cellule claire ; chacune de ces branches va s'allonger progressivement de façon subégale et ne se courbera que très tardivement. L'ébauche des larves mâles ne présente aucun rapport avec la paroi ; le massif cellulaire initial se courbe très précocement, en formant une anse convexe en avant ; l'une des branches

va progresser en direction postérieure, alors que l'autre reste stationnaire ; tardivement, on trouvera un long tube comprenant une portion postérieure foncée et bourrée de très petites cellules (ébauche du canal déférent), et une portion antérieure claire, à grandes cellules (ébauche du testicule), qui conserve à sa pointe antérieure l'anse initiale légèrement développée.

FIG. 19. — *Spirura rhytipleurites seurati*. Larve longue de 10 mm., au 110^e jour, chez *Morica favieri*. (Troisième stade larvaire âgé). Extrémité céphalique ; vue apicale.

Une larve longue de 7,0 mm., du 22^e jour, a pour principales dimensions : largeur 165 μ ; protorhabdion, œsophage musculaire et œsophage glandulaire longs respectivement de 40 μ , 205 μ et 2,85 mm. ; diérides à 100 et 125 μ , milieu de l'anneau nerveux à 160 μ et pore excréteur à 210 μ de l'apex ; bosse cervicale à 950 μ de l'extrémité antérieure ; ébauche génitale longue de 55 μ chez la femelle, de 140 μ chez le mâle, située à 1,6 mm. de la pointe caudale ; queue longue de 150 μ ; lignes latérales larges de 18 μ .

Une larve du 110^e jour mesure : longueur 9,5 mm. ; largeur 220 μ ; protorhabdion, œsophage musculaire et œsophage glandulaire longs respectivement de 50 μ , 210 μ et 4,0 mm. ; diérides à 110 μ , milieu de l'anneau nerveux à 180 μ et pore excréteur à 200 μ de l'apex ; bosse cervicale à 1,15 mm. de l'extrémité antérieure. Queue longue de 150 μ . Chez la femelle, ébauche génitale longue de 750 μ et distance entre l'emplacement de la vulve et la pointe caudale, longue de 2,3 mm. Ebauche génitale mâle longue de 850 μ (canal déférent 400 μ et testicule 450 μ) ; distance entre l'extrémité postérieure de la formation et la pointe caudale longue de 2,0 mm.

Discussion. — Seurat, dans ses premiers travaux (1911 et 1913 *a*), décrit des larves du second stade, longues de 5,7 mm., trouvées chez des Onthophages, et des larves du troisième stade, longues de 15 mm., trouvées chez des Blattes et des Blaps. Après avoir, en 1912 *b*, découvert et décrit le stade préimaginal, il change d'avis et indique en 1915 *a*, dans une note inframarginale : « La larve du *Spirura gastrophila* (Müller), encapsulée dans les Blaps et les Blattes (*Stylopyga orientalis* L.), est au quatrième stade, comme l'atteste l'état avancé de l'ébauche génitale. » En 1916 *a*, et dans les publications ultérieures, Seurat désignera donc sous le nom de larves du troisième stade les larves longues de 6 mm. (décrites antérieurement comme second stade) et sous le nom de larves du quatrième stade les larves longues de 11 à 15 mm. (décrites antérieurement comme larves du troisième stade).

Au cours des descriptions données par Seurat, trois éléments, en dehors de la taille, paraissent à première vue devoir permettre l'identification de la larve du troisième stade : absence de bosse cervicale, ailes latérales un peu plus larges et queue ornée de pointes. Nous pensons que ces divers éléments n'ont pas de valeur : la bosse se forme de façon précoce, elle apparaît aussitôt après la mue et son développement est progressif. Les ailes latérales paraissent un peu moins saillantes sur les larves âgées, car, le diamètre du corps ayant augmenté, ces ailes sont plus étalées, mais leur taille reste constante. La pointe caudale, enfin, ne peut servir d'élément de diagnose, car elle varie d'un exemplaire à l'autre chez des larves du même âge ; d'ailleurs, Seurat, en 1916 *a*, ne parle pas de la queue, et c'est seulement dans la publication de 1911 qu'il laisse entendre que la queue est habituellement inerme puisqu'il ajoute : « Les Blaps (*Blaps strauchi*), de la même région, nous ont donné une larve de Nématode exactement semblable à celles des Blattes ; la queue se distingue cependant par la présence de trois ou quatre pointes. »

Nous voyons donc qu'il n'y a en réalité aucune différence de structure entre les larves décrites par Seurat comme étant du troisième ou du quatrième stade. Tous les éléments qui ont été proposés pour les distinguer se développent de façon progressive et dépendent directement de la taille de la larve.

Stefanski (1936), en étudiant *S. r. rytipleurites*, paraît ne pas avoir eu connaissance des publications de Seurat postérieures à 1915, et ses conclusions concordent avec les premiers travaux de celui-ci, mais, pour lui, les laryes du « second stade » sont dépourvues de pointes caudales. En réalité, la description qu'il en donne (et en particulier le fait que ces larves soient pourvues de diérides et d'ailes latérales) prouve qu'il s'agit bien des formes désignées dans les der-

niers travaux de Seurat sous le nom de larves du troisième stade. Il y a là contradiction entre les deux auteurs, mais nous avons constaté de telles variations dans les caractères de la pointe caudale, qu'il n'y a pas lieu d'y voir une différence spécifique.

Ayant suivi l'évolution de façon continue, et n'ayant pas pu trouver une mue intercalaire, nous pensons que toutes ces descriptions concernent en réalité le troisième stade larvaire. Le troisième stade, peu de temps après sa mue, correspond aux formes suivantes : 2^e stade Seurat (1911 et 1913 *a*), 3^e stade Seurat (1916 *a* et publications ultérieures) et 2^e stade Stefanski (1936). Le troisième stade âgé correspond aux formes décrites comme : 3^e stade Seurat (1911 et 1913 *a*), 4^e stade Seurat (1916 *a* et publications ultérieures) et 3^e stade Stefanski (1936).

2. — Evolution chez l'hôte définitif

Etant donné l'extraordinaire développement des larves du troisième stade chez l'hôte intermédiaire, nous avons cherché à résoudre les trois problèmes suivants :

- a) mise en évidence du quatrième stade larvaire ;
- b) pouvoir infestant des larves très jeunes et des larves ayant subi une évolution complète chez l'insecte ;
- c) les larves très jeunes s'étant révélées infestantes, comparaison de l'allure du développement chez l'insecte et chez le vertébré.

L'expérimentation est difficile, car les chats sont restés négatifs et les rats n'ont permis l'évolution que dans quelques cas (six expériences négatives et même, dans les cas positifs, perte d'un gros pourcentage des larves ingérées). Les hérissons nord-africains, par contre, sont toujours spontanément infestés ; cette infestation est généralement importante et montre des stades évolutifs variés qui interdisent une interprétation de l'infestation expérimentale. Il serait possible de débarrasser les hérissons de cette infestation en les conservant longtemps au laboratoire, mais bien souvent ils meurent au bout de quelques jours de captivité. Nous n'avons donc pu expérimenter le hérisson avec succès qu'une seule fois en utilisant un animal résistant à la captivité et n'ayant plus d'œufs dans les selles. Ces expériences ont pu heureusement être complétées par les renseignements offerts par la dissection de hérissons spontanément infestés. Nous pouvons donc nous baser sur les éléments suivants :

1. Un rat blanc est infesté avec environ 30 larves longues de 10 à 12 mm., récoltées chez un *Morica favieri* infesté depuis 110 jours,

30 jours après récolte dans l'estomac du rat de deux mâles et d'une femelle immature.

2. Un rat blanc est infesté avec environ 30 larves de 9 à 13 mm. provenant d'un *Pimelia rugosa* (infestation naturelle ancienne). Après 24 heures, récolte dans l'estomac de 15 larves non modifiées et ne préparant pas de mue.

3. Infestation d'un rat blanc avec nombreuses larves longues de 5 à 7 mm., provenant d'une infestation naturelle de *P. rugosa*. Cette Pimélie examinée avec soin était indemne de larves âgées de *Spirura*, mais contenait un très grand nombre de larves du 2^e stade en train de muer et de très jeunes larves du 3^e stade. On peut donc admettre une infestation massive et unique datant d'environ 20 jours. Le rat sacrifié après quatre jours permet de récolter deux larves ; la première, longue de 6,5 mm., a une ébauche génitale mâle longue de 120 μ ; la seconde, longue de 9 mm., a une ébauche génitale femelle de 230 μ .

4. Un spécimen d'*Aetechinus algirus*, ne présentant aucun œuf de Nématode dans les selles, est infesté en même temps et avec le même matériel que le rat du paragraphe précédent. Sacrifié huit jours plus tard, le hérisson présente dans l'estomac 15 larves longues de 9 à 12 mm., dont aucun élément ne permet de prévoir une mue prochaine ; les ébauches génitales des plus petites larves (longues de 9 mm.) sont longues de 750 à 800 μ , quel que soit le sexe.

5. A la dissection d'un *Aetechinus* spontanément infesté, récolte de plusieurs spécimens surpris au moment de la mue préimaginale. A ce stade, la longueur des spécimens femelles varie de 12,1 à 18,2 mm.

Les données apportées par ces quelques constatations paraissent suffisantes pour reconstituer l'évolution du Nématode chez l'hôte définitif.

a) RECHERCHE DU QUATRIÈME STADE LARVAIRE

Seurat (1914) a déjà décrit un stade préimaginal, mâle, long de 15 mm. Nous avons eu la chance de retrouver ces stades préparant leur dernière mue à la fois chez les mâles et chez les femelles. Certaines de ces larves ne dépassent pas une longueur de 12,1 mm. et sont identiques aux larves âgées récoltées chez les Insectes. Il faut donc admettre que le troisième stade donne directement la forme sexuée.

Cette conclusion est difficile à accepter, car la loi des quatre mues établie par les travaux de Maupas (1899 et 1900) s'est révélée avoir une portée extrêmement générale ; à notre connaissance, chez les

Nématodes libres aussi bien que chez les Nématodes parasites, aucune exception à cette loi n'a été signalée, de façon précise. Nous avons donc cherché avec soin la mue supplémentaire qui aurait pu nous échapper, ou au moins la trace d'une mue réduite, non fonctionnelle, comme par exemple l'expulsion simultanée de deux cuticules.

Nous croyons d'abord pouvoir éliminer la possibilité d'une mue intraovulaire, car l'embryon a le même aspect que celui des autres Spirurides, et la larve est munie de l'épine céphalique, si caractéristique des larves du premier stade de ce groupe. Cette épine se retrouve pendant les 10 premiers jours sur des larves longues de 650 μ , ce qui prouve bien l'absence de mue à cette époque. Nous ne pensons pas, non plus, qu'il puisse y avoir une double mue aux environs du 20^e jour chez les larves longues de 5 à 6 mm., car la capsule buccale de la larve du second stade est différente de celle qui se trouve au-dessous, et, bien que nous ayons examiné un grand nombre de larves effectuant cette seconde mue, la cuticule céphalique qui se détache a toujours le même aspect, et correspond bien à la cavité buccale du second stade (fig. 17 B). Les mues qui pourraient se produire sur les larves longues de 7 à 8 mm., comme l'avaient supposé Seurat et Stefanski, seraient visibles, car ce phénomène est toujours lent et facile à repérer plusieurs jours d'avance sur des larves d'aussi grande taille. Nous ne l'avons jamais constaté, bien que notre matériel ait été extrêmement abondant. Nous avons donc, par élimination, supposé que cette mue se produisait de façon très précoce, chez des larves longues de 9 à 12 mm. arrivant chez l'hôte définitif. Les expériences citées plus haut (exp. 2, 3 et 4) prouvent qu'il n'en est rien.

Enfin, nous avons espéré trouver la solution du problème en constatant l'existence de mue chez des larves femelles de taille très différente ; nous avons supposé que la mue des larves longues de 18 mm. succédait à la mue des larves longues de 12 mm., et que le quatrième stade limité par ces deux mues ne subissait aucune modification importante. L'examen détaillé de ces larves ne permet pas d'admettre cette dernière hypothèse. On constate, en effet, en détachant la mue, que la légère empreinte vulvaire est identique dans les deux cas, et les larves longues de 12 mm., débarrassées de leur mue, montrent un orifice vulvaire perméable (fig. 20) ; notons enfin que la mue ne se produit pas seulement chez des larves longues de 12 et de 18 mm., mais sur les larves ayant des tailles intermédiaires.

En conclusion, nous nous croyons autorisé à conclure à l'existence de trois mues seulement chez ce Nématode ; l'absence de toute particularité susceptible de marquer la place d'une mue aberrante nous

fait admettre un cycle raccourci par l'apparition de la sexualité chez le quatrième stade larvaire.

FIG. 20. — *Spirura rytipleurites seurati*. Larve longue de 12,8 mm. de l'estomac d'*Ætechinus algirus*. Ovjecteur ; vue latérale.

b) POUVOIR INFESTANT DES DIFFÉRENTES LARVES DU TROISIÈME STADE

Pour chercher à comprendre la signification d'un cycle aussi atypique, il nous a paru important de savoir : 1° si l'évolution du troi-

sième stade larvaire chez l'Insecte était devenue obligatoire, ou si, au contraire, cette évolution était facultative et pouvait se faire également chez les Vertébrés, suivant le cycle habituel des Spirurides ; 2° si le développement du troisième stade chez l'Insecte n'était pas un processus évolutif monstrueux, rendant impossible l'évolution ultérieure chez le Vertébré. Cette hypothèse était d'ailleurs suggérée par une note de Seurat (1914) qui, en parlant de larves préimaginales longues de 15 mm., ajoute : « Les expériences d'infestation faites sur des Souris blanches et sur le Hérisson nous ont montré que ces larves traversent le tube digestif de l'hôte avec la plus grande facilité, pour aller s'encapsuler dans tous les organes (dans le mésentère, sous la peau, dans le foie, etc...), sans cependant évoluer dans ces capsules. »

Nous avons, d'une part, obtenu chez le Rat des adultes en partant de larves très âgées (expérience 1 : infestation de l'Insecte datant de 110 jours), et, d'autre part, des larves prises, très peu de temps après la mue (expérience 4), ont commencé une évolution normale chez le Hérisson. Il semble donc que le troisième stade larvaire reste infestant quel que soit le degré de son évolution chez l'Insecte, ce qui est très favorable à la conservation de l'espèce.

c) COMPARAISON ENTRE LE DÉVELOPPEMENT
DU TROISIÈME STADE LARVAIRE
CHEZ L'INSECTE ET CHEZ LE VERTÉBRÉ

Il pouvait être intéressant de comparer les larves de même taille après une évolution chez le Vertébré ou chez l'Insecte, car le milieu offert par l'hôte définitif aurait pu déclencher une croissance particulière, telle qu'une évolution plus précoce des ébauches génitales.

Les larves hébergées par le Hérisson ont une évolution plus rapide, qui provient probablement de la température plus élevée, mais, chez des larves de même taille, les ébauches génitales nous ont paru très comparables, quelle que soit l'origine des spécimens examinés ; ce n'est que très tardivement, au stade préimaginal, que les larves récoltées chez le Hérisson ont une organisation génitale plus avancée que celle des larves provenant d'Insectes. L'évolution du troisième stade larvaire est donc identique lorsqu'elle s'effectue chez l'hôte intermédiaire ou chez l'hôte définitif, ce dernier permettant, seulement à la fin de la croissance, une évolution plus poussée des ébauches génitales.

Essai d'interprétation. — L'aspect des premiers stades larvaires est comparable à celui des Spirurides banaux, et rien dans l'étude

morphologique des larves jeunes ne permet de prévoir une évolution aussi extraordinaire. En revanche, l'aspect des capsules est différent de celui que l'on voit habituellement chez les Spirurides. Pendant tout le deuxième stade larvaire, les capsules sont opaques et présentent, lorsqu'on les ouvre, un coagulum très dense dans lequel il est parfois difficile de retrouver la larve. Dans les capsules renfermant des larves du troisième stade, le coagulum est moins dense, mais l'on trouve encore de nombreuses formations arrondies, plus ou moins détachées de la paroi. Seules, les larves âgées se trouvent isolées dans des capsules libres de tissus annexes, et, lorsqu'on les ouvre dans une goutte d'eau, elles ne troublent pas le milieu comme le faisaient les formes précédentes ; elles ont de plus pour particularité, ainsi que l'a déjà constaté Seurat, l'existence d'une double paroi : capsule externe, d'aspect conjonctif, paraissant provenir des cellules du corps gras, et capsule interne, très épaisse, qui paraît presque anhydre en coupe histologique. Ces formations n'existent pas chez les autres Spirurides, qui évoluent dans des capsules transparentes, isolées dans un tissu normal.

Le fait le plus important, au début de l'évolution du *Spirura*, est la suppression de la diapause succédant à la seconde mue. Il faut pour chercher à interpréter ce phénomène se rapporter aux formes primitives et en particulier aux Nématodes libres, admirablement étudiés par Maupas (1899).

Cet auteur a su mettre en évidence l'importance spéciale de la seconde mue larvaire. Les Nématodes libres, placés dans de mauvaises conditions, meurent, à l'exception des larves du second stade ; à l'abri de la mue qu'elles vont former, ces larves sont douées d'une résistance extraordinaire. Les larves « enkystées », formes de résistance, sont donc simplement les troisièmes stades larvaires enclos dans la cuticule du second stade. Maupas a su d'emblée comprendre l'importance et la portée générale de cette découverte. Dans une annexe à son travail sur « Modes et formes de reproduction des Nématodes », publiée l'année suivante, il précise l'extension probable de cette propriété à toutes les formes d'attente des Nématodes parasites. Tous les travaux modernes ont confirmé ces vues, et l'analogie des larves du troisième stade, en diapause, des Spirurides, avec les larves de *Rhabditis* enkystées, s'impose actuellement de façon évidente. La capsule réactionnelle formée par l'hôte remplace simplement le kyste formé par la mue du deuxième stade larvaire.

Cela étant admis, il devient intéressant de connaître le déterminisme de l'enkystement chez les Nématodes libres. Les conclusions de Maupas sont formelles : « La cause déterminante de l'enkystement, la seule réelle, est la disette d'aliments. »

Nous avons constaté précédemment que l'élément le plus caractéristique du début de l'évolution du *Spirura* était l'hyperplasie du tissu parasité qui atteint une ampleur inhabituelle. Les larves de *Spirura* (au moins à partir du second stade) se nourrissent aux dépens de ces tissus, comme le montrent le contenu de la cavité buccale et la disparition progressive des réserves incluses dans la capsule (1). En comparant la fin du second stade larvaire, chez un Spiruride normal et chez *Spirura*, on constate qu'il ne reste pas de tissus mous à la disposition du premier, alors que le second reste entouré d'une abondante nourriture. En rapprochant ce fait de ce que l'on sait des Nématodes libres, il paraît possible d'interpréter l'évolution continue du troisième stade et la sexualisation précoce du quatrième stade, comme ayant été déterminées primitivement par l'hyperplasie des tissus de l'hôte, cette réaction ayant une intensité remarquable dans le cas de notre Nématode. Dans le cycle habituel, au contraire, la larve du second stade ayant épuisé l'alimentation qui est à sa portée dans la capsule, entre en diapause, réaction analogue à l'enkystement des larves de Nématodes libres affamés.

Ce comportement pourrait s'être fixé au cours de l'évolution ; les larves de Nématodes spécialisés paraissent ne plus avoir, comme les larves de *Rhabditis*, la faculté de s'enkyster ou de continuer leur développement suivant les conditions qui leur sont offertes, mais ont un cycle qui paraît avoir perdu sa plasticité. Certaines larves d'*Habronematinae*, par exemple, sont libres dans la cavité générale de l'hôte, mais le troisième stade larvaire reste en diapause.

Au contraire, la diapause succédant à la seconde mue paraît être beaucoup moins stricte chez les Nématodes qui, évoluant par exemple chez des Crustacés aquatiques, restent libres dans la cavité générale et peuvent continuer à s'alimenter. Dans ce cas, elles continuent à croître ; les larves du troisième stade de *Dracunculus medinensis*, par exemple, grandissent encore pendant une semaine et ne deviennent infestantes que 4 à 8 jours après la mue (Moorthy, 1938 a). *Spirozys contortus* (Rud. 1819), bien qu'il soit infestant après la mue, continue sa croissance, et la longueur totale des larves double dans les 30 jours qui suivent (Hedrick, 1935).

La présence du quatrième stade larvaire chez l'hôte intermédiaire a été signalée dans quelques cas, et exclusivement, semble-t-il, chez des formes aquatiques ; Seurat (1919) a assimilé à la larve du quatrième stade de *Tetrameres fissispina* (Diesing 1861) le *Spiroptera pulicis* décrit par Linstow dans la cavité générale de *Gammarus*

(1) Dans le coagulum qui entoure les larves jeunes, on voit également des masses acidophiles, amorphes, qui correspondent très probablement aux excréments.

pulex (L.). Baylis (1931) a décrit le quatrième stade larvaire de *Cystidicola* (?) *farionis* Fischer 1798 également chez *Gammarus pulex*. Dans ces deux cas, les larves sont libres dans la cavité générale.

Quelques Nématodes aquatiques paraissent même pouvoir atteindre le stade imaginal chez leur hôte intermédiaire. Leuckart (1876, p. 545) décrit le complet développement de l'*Hedruris androphora* Nitzsch 1821 dans la cavité générale des Aselles. Cette observation, qui n'avait généralement pas été admise, se trouve cependant confirmée par une publication récente de Gustafson (1942). Ce dernier auteur a découvert quelques mâles d'un *Rhabdochona* sp. encapsulés dans la cavité générale d'une nymphe d'Ephémère. La note est malheureusement très brève et donne peu de détails sur le cycle, mais l'on peut remarquer cependant un encapsulement tardif à la fin du second stade larvaire.

On voit donc, dans ces différents exemples, que la rupture de la diapause du 3^e stade coïncide toujours avec l'existence de larves libres ou à encapsulement tardif, ayant une nourriture abondante à leur portée.

En conclusion, par analogie avec les Nématodes libres, nous supposons que l'évolution atypique du *Spirura* chez l'hôte intermédiaire est liée à une réaction hyperplasique du tissu parasité, qui offrirait à la larve jeune une alimentation plus abondante que celle dont disposent les espèces voisines.

Le raccourcissement du cycle pourrait ainsi être interprété comme une adaptation à la rupture de la diapause larvaire chez l'Insecte, celle-ci étant rendue possible par une réaction spéciale des tissus parasités.

(à suivre).