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

Valeur systématique des caractères biologiques (*suite et fin*)

Par **Alain G. CHABAUD**

DEUXIÈME PARTIE

Valeur systématique des caractères biologiques

A l'aide des cycles évolutifs que nous avons étudiés plus haut, ou à l'aide de documents recueillis dans la littérature, nous allons chercher à montrer que les caractères biologiques des Spirurides peuvent donner des indications précises sur la place zoologique de chaque espèce, et cela par deux méthodes différentes :

A) Par la morphologie larvaire

Dans une même espèce, certaines larves ont des structures plus primitives que celles qui sont réalisées chez les adultes, et il existe même de véritables orthogénèses, qui font que les larves d'un certain genre revêtent les caractères des adultes des genres voisins plus primitifs.

Les différences entre les structures larvaires et adultes correspondent parfois exactement aux schémas évolutifs qui ont servi de base à la classification phylogénique de Chitwood et Wehr.

B) Par les caractères du cycle

En dehors de tout élément morphologique, certains caractères biologiques permettent de dire que le cycle est d'un type spécialisé, et ces indications sont parfois tellement précises qu'il est possible de faire une véritable classification biologique.

A. — LA MORPHOLOGIE LARVAIRE

Les larves de Nématodes diffèrent des adultes par l'existence d'organes transitoires qui, ainsi que l'a parfaitement fait remarquer Seurat (1919), sont tantôt purement adaptatifs, tantôt au contraire ont une valeur phylogénique.

I. — Organes adaptatifs

Nous insisterons peu sur ces organes, car ils ne peuvent habituellement nous fournir aucune donnée sur la place zoologique des espèces. Citons simplement, après Seurat, l'aiguillon céphalique des larves du premier stade, qui paraît destiné à faciliter la sortie de l'œuf et le passage à travers la paroi intestinale du premier hôte ; les pointes caudales épineuses des larves du troisième stade d'un grand nombre d'espèces, ou les ailes latérales, qui paraissent assurer une mobilité particulière à la larve infestante et disparaissent souvent à la mue suivante.

Par contre, les cordons cutanés des *Acuariidæ*, bien qu'ils soient également des organes adaptatifs, ont un intérêt phylogénique exceptionnel.

Morphogénèse des cordons céphaliques des *Acuariinæ*

La sous-famille des *Acuariinæ* comprend une série de genres classés d'après la forme d'ornements cuticulaires de l'extrémité céphalique, nommés cordons céphaliques. Nous pouvons citer parmi les genres les mieux tranchés :

Paracuarua Krishna Rao 1951 : cordons limités à la région péri-buccale, non anastomosés.

Acuarua Railliet, Henry et Sisoff 1912 : cordons non récurrents, ni anastomosés.

Echinuria Soloviev 1912 : cordons non récurrents, anastomosés.

Dispharynx Railliet, Henry et Sisoff 1912 : cordons récurrents, non anastomosés.

Synhimantus Railliet, Henry et Sisoff 1912 : cordons récurrents et anastomosés.

Cosmocephalus Molin 1858 : cordons récurrents, anastomosés et spirals.

Seurat (1916 c), essentiellement par l'étude de l'appareil génital femelle, arrive à la conclusion que les formes à cordons simples

sont les plus primitives : « Les *Synhimantus* (*Acuaria* à cordons récurrents anastomosés) constituent un rameau issu du groupe des *Dispharynx* (*Acuaria* à cordons cutanés indépendants), qui a évolué en même temps que ceux-ci, les plus primitifs des Dispharages étant

FIG. 47. — *Cosmocephalus obvelatus* (femelle juvénile en cours de mue). Sous la cuticule du quatrième stade larvaire, à cordons simples, se voient par transparence les cordons contournés et élargis de l'adulte.

les *Acuaria* à cordons droits (*Acuaria anthuris* Rud.). » En nous appuyant sur des éléments morphologiques (appareil génital femelle, caractères de la cuticule) et sur des éléments biologiques [spécificité parasitaire et, ultérieurement (1950 a), caractères du cycle évolutif], nous-mêmes, en collaboration avec Campana (1949 b), avons montré que, dans un même genre, les parasites de Rapaces à cordons étroits (*S.-G. Synhimantus*) étaient plus primitifs que les parasites d'Ardéiformes à cordons élargis (*S.-G. Desportesius*).

Il semble donc possible, par la simple étude morphologique des *Acuariinæ*, d'établir une sériation précise des genres et de considérer les formes à cordons simples comme les plus primitives.

Piana (1897), étudiant le cycle évolutif de *Dispharynx spiralis* (Molin 1858), décrit chez l'hôte intermédiaire *Porcellio lævis* Latr. un troisième stade avec des cordons droits et figure en outre un jeune *Dispharynx* (probablement fin du quatrième stade) qui montre la superposition des cordons droits et courts de la dépouille larvaire et les cordons allongés et récurrents de l'adulte. Piana ne semble pas avoir réalisé tout l'intérêt de cette image, et c'est Seurat, en 1919, qui a su, le premier, interpréter la valeur phylogénique de ces structures en étudiant la larve du quatrième stade de *Synhimantus laticeps* (Rud. 1819). Cette larve présente les cordons récurrents et anastomosés qui se voient chez l'adulte, mais la dépouille du troisième stade larvaire, qui la recouvre encore, est ornée simplement de cordons droits du type *Acuaria*.

Nous n'avons rien à ajouter aux conclusions de Seurat, mais nous avons eu l'occasion de découvrir d'autres exemples du même phénomène (fig. 48), qui permettent d'établir une série complète entre les formes les plus simples et les formes les plus complexes.

La larve de *Synhimantus robertdollfusi* Desportes 1947, que nous avons décrite en 1950 *b*, est comparable à celle de *S. laticeps*. En revanche, le cycle évolutif du *S. (Desportesius) spinulatus* étudié plus haut nous montre cette fois deux échelons successifs. La larve du troisième stade est du type *Paracuaria* et la larve du quatrième stade du type *Echinuria*.

Enfin, nous figurons ici (fig. 47) une larve femelle du quatrième stade de *Cosmocephalus obvelatus* (Creplin 1825) (1), récoltée avec quelques adultes juvéniles dans l'œsophage d'un *Larus argentatus michahellis*, de Banyuls (Pyrénées-Orientales) (2). Il est possible de voir par transparence les cordons larges et contournés de l'adulte qui sont déjà formés sous la cuticule, mais la cuticule superficielle du quatrième stade montre les cordons étroits et non contournés caractéristiques des *Synhimantus* du sous-genre *Synhimantus*.

Ces cordons céphaliques n'apparaissent pas toujours sur les larves d'*Acuariinæ* et ils peuvent même manquer sur des larves d'espèces

(1) Krishna Rao a décrit récemment (1951), chez *Larus argentatus*, une nouvelle espèce : *Cosmocephalus firlottei*, qui se distinguerait de *C. obvelatus* par le protorhabdion un peu plus court et par des œufs plus grands. Des spécimens européens provenant de *Larus ridibundus* L., étudiés par C. Desportes, et d'autres provenant de *Larus argentatus michahellis*, étudiés par nous-mêmes, montrent que la longueur du protorhabdion est assez variable et qu'il se termine le plus souvent en avant des diérides ; nous trouvons des œufs mesurant $38 \times 23 \mu$. L'espèce *C. firlottei* doit donc tomber en synonymie de *obvelatus*.

(2) Nous remercions vivement M. Gilles de Liffiac qui a tué et déterminé pour nous cet oiseau.

déjà fortement spécialisées telles que *Cheilospirura hamulosa* (Diesing 1851) (cf. Alicata, 1938, pl. 5, fig. F), mais, lorsque ces cordons sont observables, leur évolution suit toujours un processus comparable, passant des formes les plus primitives aux formes les plus évoluées (fig. 48). Ce phénomène apporte donc un élément fondamental pour la compréhension des *Acuariinæ*.

	Paracuaria	Acuaria	Echinuria	Dispharynx	Synhimantus	Cosmocephalus

D. spiralis		3 ^e 4 ^e S		Ad.		
S. laticeps		3 ^e S			4 ^e S Ad	
S. Robert Dollfusi		3 ^e S			Ad	
S. spinulatus	3 ^e S		4 ^e S		Ad	
C. obvelatus					4 ^e S	Ad.

FIG. 48. — Chez les *Acuariinæ*, les larves des espèces spécialisées revêtent la morphologie des adultes d'espèces plus primitives. De gauche à droite, les schémas de la ligne supérieure indiquent la morphologie des cordons céphaliques chez les adultes, en allant des genres les plus primitifs aux genres les plus évolués. Au-dessous, 5 exemples indiquent que les stades jeunes de différents genres prennent la morphologie de genres plus primitifs. Par exemple, le *S. spinulatus* a, au troisième stade (3^e S.), le type *Paracuaria*, au quatrième stade (4^e S.), le type *Echinuria*, et ne prend ses cordons définitifs qu'au stade adulte. (Ad.).

II. — Organes phylétiques

Les *Spirurida* sont trop profondément détachés des formes ancestrales libres pour qu'il soit possible d'y trouver des structures larvaires aussi primitives que celles qui peuvent se présenter chez les *Rhabditida* parasites. L'œsophage rhabditoïde que possèdent les premiers stades larvaires de certains Strongles indique par exemple de façon formelle les affinités de ces espèces avec les Nématodes les plus primitifs. Chez les *Spirurida*, au contraire, l'œsophage prend toujours d'emblée sa structure musculo-glandulaire, et l'enflure postérieure que nous avons eu l'occasion de signaler chez la larve de *Spirura rytipleurites* pourrait tout au plus permettre un rapprochement avec certains Camallanides primitifs. L'étude des organes larvaires phylétiques a cependant également une grande importance

chez les *Spirurida*, car elle peut montrer l'ontogénèse de certaines formations complexes et indiquer de façon précise la sériation des espèces.

1. — Appareil génital femelle

Seurat s'est attaché spécialement à l'étude de l'appareil génital femelle, et a su montrer que l'anatomie est d'autant plus complexe que le Nématode est plus spécialisé. Les ovaires, oviductes et utérus s'allongent et s'hypertrophient progressivement, la production d'œufs augmente, et les ovéjecteurs deviennent de plus en plus complexes et puissants. L'étude du développement va montrer les étapes de cette complication progressive et l'existence d'états larvaires transitoires se trouvant réalisés chez les adultes d'espèces moins évoluées. Cet auteur (1919) donne comme exemple le cas du *Spirocerca lupi* (Rud. 1809) : « L'ovéjecteur cuticulaire si différencié du Spiroptère du Chien apparaît, chez la larve du quatrième stade, comme une simple invagination de la cuticule définitive (adulte) ; à un stade plus avancé, réalisé chez une larve de 12 mm. de longueur, le vestibule et le sphincter sont indiqués et en relation avec une trompe impaire très courte ; à cet état, l'ovéjecteur du *Spirocerca sanguinolenta* présente la plus grande analogie avec celui du *Protospirura numidica* Seurat. Cet ovéjecteur arrive à sa forme définitive par l'allongement de la trompe impaire et par une double courbure en S au niveau de la limite du vestibule et du sphincter. »

La structure génitale des larves étudiées dans les pages précédentes ne peut que confirmer les belles études de Seurat sans rien y apporter de nouveau, et nous préférons insister sur l'étude des caractères céphaliques dont la valeur phylogénique apparaît maintenant prépondérante.

2. — Structure céphalique

Bien souvent, la structure céphalique des larves du troisième stade ne diffère pas profondément de celle qui sera réalisée chez l'adulte et l'on ne peut donc en tirer aucun enseignement. Dans certains cas, pourtant, la tête de la larve ne ressemble pas à celle de l'adulte correspondant, mais ressemble à la tête de l'adulte d'un genre voisin ; il devient alors facile d'affirmer le caractère plus primitif de ce dernier. Moorthy (1938) signale ainsi que la capsule buccale de la larve infestante de *Camallanus sweeti* Moorthy 1937 est du type *Procamallanus*.

En dehors de ces constatations qui permettent une classification

naturelle à l'intérieur d'une famille, apparaissent d'autres faits du même ordre, mais de portée plus générale.

Nous pensons, après Chitwood et Wehr (1934), que la taxonomie des Spiruroïdes doit être basée essentiellement sur la structure céphalique et nous aurons l'occasion, à la fin de ce travail, d'exposer brièvement l'évolution qui paraît mener des formes les plus primitives aux formes les plus évoluées. Pour l'interprétation des faits que nous avons à exposer ici, il nous faut cependant indiquer dès maintenant les deux hypothèses essentielles qui ont permis à Chitwood et Wehr de construire leur système :

1° Le Nématode primitif hypothétique possédant six lèvres ornées chacune d'une papille interne et de deux papilles externes, l'évolution se fera par une fusion des lèvres et par une réduction progressive des papilles. Les *Spirurida* possèdent au maximum six papilles sur le cycle interne et huit papilles (médio-médianes et latéro-médianes) sur le cycle externe ; l'évolution se fait d'une part par la disparition des papilles du cycle interne et d'autre part par la réduction des quatre papilles médio-médianes ou par leur fusion avec la papille latéro-médiane correspondante.

2° Les lèvres latérales des Spirurides ne sont pas une formation primitive provenant de la fusion des trois lèvres droites et des trois lèvres gauches : ce sont des « pseudo-lèvres ». Les espèces les plus primitives ont une bouche hexagonale dont chaque côté paraît correspondre au lobe apical rudimentaire des six lèvres originales, et les pseudo-lèvres n'apparaissent que de façon secondaire chez les espèces plus spécialisées.

La structure céphalique de quelques formes larvaires apporte une confirmation remarquablement précise à ces deux hypothèses.

a) PAPILLES CÉPHALIQUES

En étudiant le cycle évolutif d'*Hadjelia truncata*, nous avons souligné que la larve du troisième stade porte 14 papilles et 2 amphides : 6 papilles sur le cycle interne et 8 papilles largement séparées les unes des autres sur le cycle externe.

L'extrémité céphalique de l'adulte, que nous avons étudiée en détail avec Campana (1950 a), ne porte plus que 4 papilles sur le cycle externe et les 6 papilles du cycle interne sont réduites à 4 mucrons placés chacun à un angle buccal.

Les modifications qui surgissent entre le troisième stade larvaire et l'adulte correspondent donc exactement à l'évolution hypothétique prévue par Chitwood et Wehr.

Il en est de même pour l'*Agamospirura* sp. n° 3, chez lequel nous voyons les papilles du cycle interne bien individualisées, alors que les *Acuariinae* adultes en sont toujours dépourvus.

b) PSEUDO-LÈVRES LATÉRALES

Chitwood et Wehr (1934) ont déjà figuré les extrémités céphaliques de la larve infestante et de l'adulte de *Physocephalus sexalatus* ; on y voit la bouche hexagonale entourée de deux lèvres ventrale et dorsale, qui caractérise la larve, faire place, chez l'adulte, à deux grandes pseudo-lèvres latérales. Les auteurs ne manquent pas de s'appuyer sur ce phénomène pour justifier leur conception de « pseudo-lèvres » : « The third-stage larva of *Physocephalus sexalatus* agrees in having cephalic structures similar to those of the third-stage larva of *Ascarops strongylina* and it is, therefore, thought that in the case of *Physocephalus* the development of the individual recapitulates the evolutionary development of the genus since the adult of *Ascarops* is similar to the larva. »

La larve que nous avons décrite plus bas sous le nom d'*Habronema* sp. semble apporter également un document très précis sur la formation des lèvres latérales. Cette larve possède en effet une bouche hexagonale du type le plus primitif, mais on voit sur un plan plus superficiel l'ébauche des pseudo-lèvres qui apparaîtront chez l'adulte ; les six papilles du cycle interne sont réparties en deux groupes latéraux, et chaque groupe est inséré sur une bande de parenchyme légèrement saillante.

Les pseudo-lèvres apparaissent ainsi comme une formation secondaire surajoutée à la bouche hexagonale primitive. On conçoit donc que les familles portant des pseudo-lèvres latérales soient considérées comme plus évoluées que les familles qui en sont dépourvues, et nous retrouvons ici encore, de façon presque schématique, une des hypothèses fondamentales de la classification de Chitwood et Wehr. Il paraît intéressant de souligner ce fait, car, plus de 25 ans après sa publication, cet ouvrage reste souvent mal interprété, et cela même dans d'excellents traités américains. Hyman (1951), lorsqu'elle parle des lèvres latérales des *Spiruroïdea*, indique dans une note en bas de page : « Regarded by the Chitwoods as not true lips but pseudolabia on evidence said to be presented by Chitwood et Wehr (1934) ; examination of this article fails to reveal any such evidence. »

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.

L'hétéroxénie obligatoire est un caractère qui paraît absolument constant dans le cycle évolutif de tous les Nématodes de l'ordre des *Spirurida*. Nous croyons pourtant que l'union entre le Spiruride et son hôte intermédiaire est un phénomène profondément différent de ce que l'on observe, par exemple, entre un Trématode digénétique et son Mollusque hôte intermédiaire. Dans ce dernier cas, l'union Trématode-Mollusque est un phénomène fondamental, si profondément lié à l'évolution du groupe que les liens avec l'hôte définitif paraissent parfois plus larges et moins nécessaires que les liens avec l'hôte intermédiaire (cf. A. Buttner, 1949).

Pour les Spirurides, au contraire, le lien avec l'hôte définitif paraît être la partie fondamentale du cycle évolutif. Les rapports avec l'hôte intermédiaire apparaissent comme une acquisition relativement récente et surajoutée.

Cette notion, peu évidente à première vue, dans l'ordre des *Spirurida*, découle nécessairement de l'étude générale des cycles évolutifs dans l'ordre des *Rhabditina*. Nous pouvons citer, parmi les exemples les plus démonstratifs, le cycle du Strongylide *Syngamus trachea* (Montagu 1811), pour lequel Morgan et Clapham (1934) ont montré que l'infestation de l'hôte définitif est possible par cycle direct, mais s'effectue plus facilement après passage chez un Oligochète. C'est là plutôt l'acquisition d'un hôte de réencapsulement, car c'est le troisième stade larvaire qui pénètre chez le ver de terre ; ailleurs au contraire, c'est le premier stade larvaire qui évolue chez l'hôte intermédiaire, exactement comme pour les Spirurides.

Les différentes formes possibles d'évolution des Métastrongylides donnent également des exemples très précis, bien mis en évidence dans la revue faite par Chandler, Alicata et Chitwood (1941) : *Dactyocaulus* infestant après évolution dans le milieu extérieur et pouvant être véhiculé accidentellement par les Vers de terre ; *Protostrongylinæ* évoluant obligatoirement chez des Mollusques, mais plutôt comme des parasites externes adaptés à la lutte contre la dessiccation (Hobmaier, 1934) ; *Metastrongylus* évoluant obligatoirement dans la cavité générale des Vers de terre.

Ces phénomènes ont une portée tellement générale qu'on les retrouve dans les groupes les plus variés et même chez les *Aphasmodia*, où certains *Capillaria* évoluent directement, et d'autres par passage obligatoire chez des Oligochètes.

Nous sommes donc conduits, par la connaissance générale des cycles évolutifs de Nématodes, à considérer l'hôte intermédiaire comme un élément récemment acquis dans l'évolution et ayant des liens assez souples avec son parasite.

L'adaptation du Nématode à son hôte définitif paraît au contraire extrêmement ancienne, et l'on conçoit facilement que l'allure du processus évolutif qui a conduit aux formes très spécialisées devienne difficile à préciser, lorsque les formes intermédiaires ont disparu et que les phénomènes de convergence ont joué.

En revanche, si l'on veut bien admettre que l'hôte intermédiaire est une acquisition relativement récente dans le cycle évolutif, il devient facile de concevoir que le degré de perfection atteint par la larve dans son adaptation à l'hôte intermédiaire va traduire fidèlement la place zoologique du parasite.

Nous allons donc étudier les rapports entre le parasite et son hôte intermédiaire sous différents points de vue.

II. — Allure des métamorphoses

Les métamorphoses subies par un Spiruroïde, au cours de son développement chez l'hôte intermédiaire, varient largement d'une espèce à l'autre. Dans certains groupes, les larves croissent de façon régulière, et chaque stade larvaire marque une étape progressive entre l'organisation de la larve à la sortie de l'œuf et l'organisation de l'adulte. Ce mode de développement, peu modifié par la vie parasitaire, peut être rapproché de la croissance des Insectes paurométaboles. Dans d'autres groupes, au contraire, les larves s'éloignent profondément de l'organisation habituelle des Nématodes libres. Certains stades ont tendance à prendre une forme globuleuse et l'organisation interne ne s'effectue que tardivement.

Ces modifications paraissent être liées essentiellement au régime alimentaire. Les larves paurométaboles, qui ont une organisation précoce du tube digestif, paraissent se nourrir aux dépens de l'hôte d'une façon qui les éloigne peu des larves saprophages. Chez les larves holométaboles, au contraire, la nutrition par osmose paraît prendre peu à peu une place prépondérante.

De façon schématique, on peut donc admettre que les espèces à

développement régulièrement progressif sont primitives et qu'inversement, les espèces dont les larves subissent des métamorphoses accentuées sont spécialisées.

En nous basant ainsi uniquement sur la régularité de la croissance, il est facile, par exemple, de classer les quelques espèces suivantes pour lesquelles nous avons des renseignements suffisants :

Nématode libre (cf. Maupas, 1899) ;
Physocephalus sexalatus (cf. Alicata, 1935) ;
Spirura rytipleurites seurati ;
Hadjelia ou *Sicarius* ;
Synhimantus spinulatus ;
Dipetalonema blanci ;
Icosiella neglecta (cf. Desportes, 1942) ;
Wuchereria malayi (cf. Feng, 1936).

Nous verrons plus bas qu'une telle sériation s'accorde bien aux autres éléments dont nous disposons et semble correspondre à la place zoologique respective de ces parasites.

Ces différences dans le développement font que les larves infestantes d'espèces primitives ont une conformation qui rappelle celle de l'adulte, alors que les larves infestantes d'espèces spécialisées en diffèrent à tel point que l'identification générique par l'étude morphologique devient impossible.

Cette similitude plus ou moins marquée des larves et des adultes est trop difficile à définir pour qu'elle puisse donner un document précis sur la place zoologique du parasite, mais il y a lieu cependant de souligner dès maintenant le cas des Physaloptères, qui avait déjà spécialement attiré l'attention de Seurat (1916 a) : « Les larves de Physaloptères présentent la plus grande similitude avec les adultes correspondants ; elles ont, en particulier, la même conformation des lèvres et des dents buccales et n'en diffèrent guère que par leur taille plus faible et l'état d'évolution des organes génitaux. Il en résulte que leur attachement au genre *Physaloptera* apparaît immédiatement et que la détermination spécifique peut se faire... »

Ce caractère s'oppose manifestement aux classifications morphologiques, car les Physaloptères sont habituellement considérés comme un des groupes les plus spécialisés parmi les Spirurides. Il sera donc nécessaire de revenir sur cette question et de chercher à la résoudre à l'aide de documents complémentaires.

III. — Nature zoologique de l'hôte intermédiaire

1. — La spécificité chez les Spiruroïdes

La première règle générale, concernant les rapports du Spiruroïde avec son hôte intermédiaire, qui semble pouvoir être formulée, est que la spécificité est d'autant plus large que le Spiruroïde est plus primitif.

Nos connaissances restent cependant beaucoup trop fragmentaires pour qu'il soit possible d'apprécier la précision de cette règle. En général, les premiers travaux établissent le cycle à l'aide d'un Arthropode déterminé et font croire à une spécificité assez étroite ; mais, bien souvent, des notes complémentaires montrent que de nombreuses autres espèces d'Arthropodes peuvent également être utilisées. Il y a donc en réalité peu de Spirurides pour lesquels on sache avec précision l'étendue de la spécificité.

En outre, la question de la spécificité est rendue très difficile du fait qu'elle ne dépend pas toujours exclusivement de la nature zoologique de l'hôte, mais probablement aussi de facteurs plus complexes [races géographiques de *Dirofilaria immitis* (Leidy 1856), de *Wuchereria bancrofti* (Cobbold 1877) ; cycle du *Spirura rytipleurites seurati* possible spontanément chez l'*Akis elegans* de Marrakech et impossible chez la même espèce en élevage à Casablanca].

De façon approximative, il est cependant possible de constater :

a) Que le pourcentage d'espèces dont le cycle est élucidé est beaucoup plus important dans certaines familles (*Thelaziidæ*, *Spiruridæ*) que dans d'autres (*Acuariidæ*, Filaires), et il est évident que la découverte du cycle évolutif est beaucoup plus simple lorsque la spécificité parasitaire est moins marquée. Cette constatation laisse donc présumer une spécificité plus forte dans les familles où les cycles sont encore peu connus.

b) Nous ne connaissons aucun exemple de spécificité stricte, établi de façon précise chez les Spirurides primitifs ; et même, chez les Filaires peu spécialisées (*Dirofilaria immitis*), la nature des hôtes peut varier dans une large mesure. Par contre, *Wuchereria bancrofti*, dont le cycle a été étudié avec beaucoup de précision, montre une spécificité marquée pour un petit nombre d'espèces de Moustiques.

En conclusion, autant que nous puissions en juger sur le nombre restreint de documents dont nous disposons, il semble que la spécificité parasitaire soit plus stricte chez les espèces spécialisées. Mais, pour chercher à analyser de façon plus précise quels sont les élé-

ments qui déterminent la nature zoologique de l'hôte intermédiaire, nous devons nous appuyer sur les excellentes définitions de Baer (1946) et de Joyeux et Baer (1951), et étudier successivement ce qui, dans le cas des Spiruroïdes, peut entrer dans les cadres définis par ces auteurs.

2. — Spécificité phylogénique

La spécificité phylogénique, définie par Baer en 1946, est celle que l'on observe lorsque un parasite, ou un groupe naturel de parasites, est strictement adapté à des hôtes appartenant à un phylum zoologique déterminé : « Nous nous proposons de désigner par spécificité phylogénique celle que l'on observe chez les Cestodes cyclophylliens et où, malgré les essais tentés dans ce but, l'infestation expérimentale d'un hôte autre que l'hôte normal, ou qui soit apparenté à ce dernier, échoue... La spécificité phylogénique est le reflet d'une adaptation fort ancienne des Helminthes. Les hôtes devaient déjà héberger des vers avant qu'ils n'aient été emportés par la vague évolutive qui semble avoir déferlé sur les Vertébrés terrestres vers la fin du Mésozoïque... »

Il est donc normal, puisque l'hôte intermédiaire nous paraît être une acquisition relativement récente dans l'évolution des Spiruroïdes, que l'on ne puisse trouver aucun exemple de spécificité phylogénique chez les larves de Spiruroïdes. Nous verrons ainsi certaines espèces évoluer chez des hôtes appartenant aux groupes zoologiques les plus divers : *Cheilospirura hamulosa* (Diesing 1851) peut évoluer chez des Amphipodes, des Sauterelles et des Coléoptères ; *Tetrameres fissispina* (Diesing 1861) chez des Oligochètes (?), des Crustacés (Daphnie, Gammaré), des Blattes et des Sauterelles.

3. — Spécificité éthologique

La spécificité éthologique concerne au contraire les Helminthes qui sont hébergés par des hôtes zoologiquement éloignés, ces hôtes ayant pour seul point commun une égale possibilité de s'infester. Baer définit ce nouveau type de spécificité dans le passage suivant : « A la spécificité phylogénique, nous opposons la spécificité que nous qualifions d'éthologique, observée chez les Trématodes digènes, et dont la nature ressortit avant tout au genre de nourriture des hôtes. Il va de soi que, dans l'immense majorité des cas, seule l'expérimentation permette de faire la distinction entre ces deux sortes de spécificité ; d'ailleurs, la spécificité éthologique peut, dans

certain cas, simuler la spécificité phylogénique (cas des Opalines). On doit considérer que la spécificité éthologique représente le résultat d'une adaptation relativement récente des Helminthes à leurs hôtes. Adaptation qui s'est faite à une époque où les grands groupes de Vertébrés avaient déjà pris leur essor... »

Ce que l'on sait sur la spécificité des Spiruroïdes coïncide à peu près avec cette notion, et la seule règle générale qui puisse se dégager avec précision de nos connaissances est que l'hôte intermédiaire des Spiruroïdes est un Arthropode aquatique ou terrestre suivant les mœurs de l'hôte définitif. Le type de spécificité des larves de Spiruroïdes nous paraît pourtant présenter, dans certains cas, un premier échelon entre la spécificité éthologique et la spécificité phylogénique.

4. — Spécificité écologique

Prenons pour exemple le cas du *Dipetalonema blanci*. Nous avons pu faire évoluer cette filaire chez des hôtes largement éloignés zoologiquement (Ixodidé et Argasidé), mais récoltés tous deux dans les terriers de Mérions. Cette évolution est au contraire bloquée chez la plupart des autres Tiques expérimentées, et en particulier chez *Ornithodoros erraticus*, qui est morphologiquement proche du vecteur.

Dans ce cas, il ne s'agit pas de spécificité phylogénique, puisque les hôtes intermédiaires sont zoologiquement éloignés, mais on ne peut pas davantage parler de spécificité éthologique, puisque les parasites ne peuvent évoluer expérimentalement que chez des hôtes très strictement limités. Il semble qu'il y ait eu primitivement une spécificité éthologique permettant l'évolution chez les Arthropodes du terrier susceptibles de piquer le Mérion, mais cette spécificité éthologique est maintenant fixée par l'évolution et est devenue très stricte. Nous proposerons donc pour ce dernier type de spécificité le terme de spécificité écologique.

5. — La séclusion. Spécificité par affinité de métabolisme

Dans le cadre de ces spécificités éthologiques et écologiques, semble cependant exister un autre facteur qui fait que les Nématodes les moins profondément adaptés à la vie parasitaire à l'état adulte évoluent de préférence chez des hôtes intermédiaires qui offrent un milieu assez proche du milieu extérieur. En d'autres termes, l'importance de la séclusion de la larve est parallèle à l'importance de la séclusion de l'adulte. Les Strongylides (adultes intestinaux) évolue-

ront chez des Oligochètes, ou au maximum chez des Mollusques ; les Spirurides (adultes mi-intestinaux, mi-tissulaires), chez des Arthropodes primitifs ; les Filaires les plus évoluées (adultes tissulaires), chez des Diptères.

Tout se passe comme si le parasite adapté à un régime très différencié avait perdu la propriété de vivre libre à l'état larvaire, et devait nécessairement évoluer dans un milieu aussi peu différent que possible de celui qu'il trouvera à l'état adulte. Cette « spécificité par affinité de métabolisme » reste très imprécise, car nous ignorons totalement quels sont les facteurs en jeu (rh ?, nature des protéines ?), mais nous croyons pourtant qu'il peut être utile d'individualiser cette notion dès maintenant, car nous la retrouverons plus loin, et elle peut expliquer un phénomène concernant les vitesses de croissance, qui se révèle au contraire extrêmement précis et facile à mettre en évidence.

6. — Conclusions

En conclusion, la spécificité parasitaire paraît plus stricte chez les espèces les plus spécialisées. Comme il est de règle dans les cas d'adaptation relativement récente au parasitisme, nous trouvons :

1° L'absence de toute spécificité phylogénique.

2° Une spécificité éthologique, qui, dans certains cas, paraît être devenue beaucoup plus stricte que celle qui est définie par Baer, et pour laquelle nous proposons le terme de spécificité écologique.

3° Dans le cadre des spécificités éthologiques et écologiques, une spécificité paraissant dépendre essentiellement du caractère de séclusion du parasite que nous cherchons à définir sous le terme de spécificité par affinité de métabolisme : une espèce peu spécialisée, qui, à l'état adulte, vit dans le milieu intestinal du Vertébré, aura pour hôte intermédiaire un Invertébré, qui offre un milieu peu différent du milieu extérieur à métabolisme bas. Une espèce très spécialisée, qui, à l'état adulte, vit dans les tissus du Vertébré, aura pour hôte intermédiaire un Arthropode ayant une large indépendance vis-à-vis du milieu extérieur à métabolisme élevé.

IV. — Localisation du parasite chez l'hôte intermédiaire

Lorsque l'hôte intermédiaire est un Crustacé, la larve du Spiruroïde évolue constamment dans la cavité générale et, comme il est de règle avec les parasites de Crustacés, ne crée aucune réaction appréciable des tissus.

En revanche, lorsque l'hôte intermédiaire est un Insecte, l'organe où s'effectue le développement devient un des éléments les plus caractéristiques du cycle. Nous croyons qu'il y a lieu de distinguer quatre modalités témoignant chacune d'un degré différent d'adaptation du parasite à son hôte.

1. — Evolution dans la cavité générale avec encapsulement

Ce mode d'évolution est certainement le plus primitif. La larve ayant traversé la paroi du tube digestif, les tissus de l'hôte réagissent en formant une capsule conjonctive autour du parasite. La capsule apparaît de façon très précoce (fin du premier stade) et devient très épaisse chez les larves mal tolérées par les tissus de l'hôte ; ce phénomène nous paraît caractériser essentiellement les Spirurides les plus primitifs et le cas du *Spirura rytiplerites* en est le plus bel exemple. Les Spirurides moins primitifs provoquent une réaction conjonctive plus tardive (fin du deuxième stade) et la capsule reste peu épaisse (exemple : *Gongylonema*, etc...).

2. — Evolution dans la cavité générale sans encapsulement

Ce nouveau type de cycle évolutif paraît secondaire au précédent. Le Spiruroïde, mieux adapté à son hôte, provoque une réaction tissulaire moins intense et reste libre dans la cavité générale pendant toute la durée de son évolution. Nous avons pu montrer dans les pages précédentes que ce phénomène n'est pas exceptionnel et qu'il paraît même être la règle pour les larves d'*Habronematinae*.

3. — Evolution dans un organe particulier

A un stade ultérieur, le Spiruroïde évolue de façon élective dans un organe déterminé et en particulier une cellule du corps gras, une cellule d'un tube de Malpighi, ou un follicule ovarien. Les espèces qui empruntent ce troisième mode d'évolution sont tantôt des Spirurides qui, dans le cadre d'une famille primitive, sont extrêmement spécialisés, tantôt des Filaires primitives. Ces curieuses adaptations sont indiquées dans le tableau de l'annexe II avec la référence des auteurs qui les ont mis en évidence et nous nous bornerons ici à les énumérer.

Dans les cellules de l'épithélium intestinal, évoluent l'*Agamospirura* sp. n° 3 décrit plus haut et le *Physaloptera hispida*.

Dans les cellules du corps gras évoluent des Spirurides spécialisés : *Habronema microstoma*, *H. muscæ*, et des Filaires primitives : *Filaria cypseli*, *Dirofilaria scapiceps*, *Loa loa*, *Dipetalonema reconditum*, *D. arbuta*.

Dans les cellules des tubes de Malpighi évoluent l'*Habronema megastoma* et les Filaires : *Dirofilaria repens* et *D. immitis*.

Dans l'ovaire des Muscides évoluent les *Thelazia*, Spirurides zoologiquement très primitifs, mais qui, à l'état adulte, sont adaptés à la vie tissulaire et présentent de ce fait des convergences biologiques avec les Filaires.

4. — Evolution dans les muscles thoraciques

Toutes les Filaires spécialisées, dont le cycle est actuellement connu, évoluent dans les muscles thoraciques du Diptère vecteur. Cette uniformité de développement chez des espèces, qui, nous le verrons, sont probablement très éloignées zoologiquement les unes des autres, est un phénomène de convergence très remarquable et traduit vraisemblablement une nécessité métabolique précise.

5. — Conclusions

En conclusion, la localisation d'un Spiruroïde chez son hôte intermédiaire paraît correspondre à différents degrés d'adaptation du parasite à l'hôte ; on peut remarquer que le cas le plus simple se rencontre exclusivement chez les Spirurides, le cas le plus complexe exclusivement chez les Filaires et les modes d'évolutions intermédiaires à la fois chez les Spirurides et chez les Filaires.

Les Spirurides primitifs évoluent dans le tissu conjonctif, les formes de passage dans un organe à métabolisme lent (corps gras, tube de Malpighi), et tout se passe comme si les espèces de Nématodes les plus spécialisés ne pouvaient se développer que dans les organes les plus actifs, tels que les muscles alaires des Diptères. Nous retrouvons donc ici, sous une autre forme, la notion de « spécificité par affinité de métabolisme ».

V. — Vitesse du développement chez l'hôte intermédiaire (1)

1. — Plus l'espèce est primitive, plus la séclusion de la larve est faible, plus le métabolisme est lent

En cherchant à préciser, d'une part, la nature zoologique de l'hôte intermédiaire, et, d'autre part, l'organe où se localise le parasite, nous avons été amenés dans les deux cas à parler d'une spécificité par affinité de métabolisme. Les Nématodes primitifs évoluent dans

(1) Ce chapitre a fait l'objet d'une communication préliminaire (Chabaud 1949b).

un milieu dont les échanges métaboliques sont lents et qui finalement diffère peu du milieu extérieur ; les Nématodes spécialisés et bien adaptés à leur hôte intermédiaire paraissent au contraire ne pouvoir évoluer que dans des organes où les échanges métaboliques sont rapides chez des animaux dont la séclusion est forte.

2. — Vérification de la règle

Ces notions restent malheureusement difficiles à préciser ; on peut admettre grossièrement que les échanges métaboliques d'un Mollusque sont plus faibles que ceux d'un Diptère, et, chez un même animal, que le chiffre du métabolisme est plus faible pour les tissus conjonctifs que pour les tissus musculaires thoraciques, mais, à défaut d'études physiologiques précises, ces comparaisons ne peuvent être que très approximatives, d'autant plus que le chiffre du métabolisme basal n'est très probablement qu'un des éléments du problème.

Devant la complexité de ces questions, nous croyons qu'il est nécessaire de négliger la nature des processus physiologiques en cause et qu'il faut aborder l'étude de ce phénomène en n'en considérant que les effets globaux, et en particulier la vitesse de développement du parasite chez son hôte intermédiaire.

Il nous faut vérifier que plus l'espèce est primitive, plus le milieu où la larve va évoluer aura un métabolisme bas, et plus la durée de maturation, jusqu'au 3^e stade larvaire infestant, sera longue.

Nous avons donc, dans le tableau de l'annexe II, indiqué pour chaque cycle de Spiruroïde la nature de l'hôte intermédiaire, la localisation de la larve et le nombre de jours nécessaires à la larve pour atteindre son stade infestant.

Pour pouvoir apprécier les durées nécessaires à l'évolution de larves de Spiruroïdes chez leur hôte intermédiaire respectif, nous rencontrons quelques difficultés en dépouillant la bibliographie ; en effet, les expériences des différents auteurs présentent fatalement des particularités pouvant amener quelques causes d'erreur, lorsqu'on cherche à comparer les chiffres entre eux. Ces causes d'erreur sont, par ordre d'importance :

a) *La température* : L'évolution des larves est naturellement plus rapide lorsque le vecteur est conservé à une température plus haute, mais les différentes espèces ne sont pas également sensibles à la température : *Dracunculus medinensis* évolue en douze jours à 32-39° et en seize jours à 13-21° (Moorthy 1938 a) ; *Dirofilaria immitis* évolue en huit jours à 24-37° et en plus d'un mois à 12-18° (Galliard et Dang Van Ngu 1938) ; *Dirofilaria repens* en neuf jours à 31-35° et en quinze jours à 23° (Bernard et Bauche 1913). Nous avons retenu autant que possible le nombre

de jours correspondant aux expériences faites à 25°, mais lorsque l'expérience a été faite à une température différente ou lorsque cette dernière n'est pas indiquée nous avons dû prendre un chiffre qui n'est pas tout à fait comparable aux autres.

b) *Nature de l'hôte intermédiaire* : Certaines larves, peu spécifiques, peuvent parfois parvenir au stade infestant chez un hôte qui ne leur est pas parfaitement favorable, et dans ce cas la durée de maturation est allongée. Même dans le cas où l'hôte intermédiaire est favorable, il est nécessaire qu'il soit en de bonnes conditions physiologiques : Joyeux (1946) cite le cas des larves de *Protostrongylus rufescens* (Leuck.) var. *cuniculorum* J. et B., qui atteignent le stade infestant en quinze-vingt jours chez leur hôte intermédiaire, normal en Provence, *Helicella rugosiuscula* Michaud, alors qu'au quinzième jour elles peuvent n'avoir encore accompli aucune mue lorsque ce mollusque est élevé au laboratoire.

c) *Pluriparasitisme* : Chez un Arthropode qui héberge une infestation massive, certaines larves ont une évolution retardée et d'autres larves, au contraire, ont une évolution normale ; comme les auteurs s'attachent en général à l'étude des formes les plus évoluées, ce phénomène ne paraît pas apporter de cause d'erreur importante.

Ces quelques difficultés n'empêchent cependant pas la lecture du tableau présenté dans l'annexe II. Les faits concordent de façon presque schématique avec les considérations théoriques. Pour un phylum déterminé, la liste des espèces, classées suivant le système de Chitwood et Wehr, se superpose presque exactement à la sériation que l'on peut obtenir en classant les espèces suivant le nombre de jours nécessaires à leur développement chez l'hôte intermédiaire (1).

3. — Adaptations qui permettent aux cycles aberrants de suivre la règle générale

Cette règle se vérifie avec une telle précision que, dans les cas où des Nématodes primitifs, ayant donc nécessairement une croissance lente, évoluent chez un vecteur à existence éphémère, il existe un certain nombre d'adaptations qui permettent une maturation complémentaire en dehors de l'hôte intermédiaire.

a) *Larves infestantes au deuxième stade larvaire*. — Teixeira de Freitas et Lent (1946) décrivent, chez un *Diaptomus*, une larve de

(1) Seuls les Camallanoïdes ne permettent aucune conclusion précise, mais nous verrons plus bas qu'ils subissent un développement partiel dans le milieu extérieur et que leur temps de séjour chez l'hôte intermédiaire ne correspond pas à leur temps de maturation.

Gæzia spinulosa (Diesing 1839), qui est infestante dès le deuxième stade larvaire.

b) *Développement partiel dans le milieu extérieur.* — Chez tous les Camallanoïdes, et dans certains groupes qui ont un cycle évolutif spécialisé (*Habronematinae*, parasites d'Equidés, certains *Gnathostomatinæ*), la larve du premier stade est libre et semble pouvoir souvent subir un certain développement dans l'utérus de la mère, dans l'intestin de l'hôte définitif ou dans le milieu extérieur. En effet, la larve du premier stade n'effectue qu'une maturation insignifiante chez l'hôte intermédiaire, puisque, chez *Camallanus sweeti* par exemple, le deuxième stade larvaire apparaît dès que la larve arrive dans la cavité générale du Cyclops.

Pereira, Vianna Dias et Azevedo (1936) pensent que, chez *Procamallanus cearensis* Pereira, Vianna Dias et Azevedo 1936, le développement chez le Copépode s'arrête au second stade larvaire et qu'un poisson, deuxième hôte intermédiaire obligatoire, assure le développement du troisième stade. Li (1935) ne voit également chez le Copépode que deux stades larvaires pour *Procamallanus fulvodraconis* Li 1935. Par contre, Moorthy (1938 b) décèle une mue très précoce chez *Camallanus sweeti* Moorthy 1937 et considère donc la larve trouvée à la fin de l'évolution chez le Copépode comme le troisième stade larvaire (1). Etant donné que les larves figurées par Pereira, Vianna Dias et Azevedo, par Li et par Moorthy sont très proches les unes des autres, il est possible que la mue initiale ait échappé aux premiers auteurs, et, tant que ces recherches n'auront pas été confirmées, nous n'oserons pas considérer ces cycles comme des exemples de maturation obligatoire chez un deuxième hôte intermédiaire.

Hedrick (1935) a montré que chez *Spiroxys contortus* (Rud. 1819) l'œuf n'est mature qu'après un séjour d'une semaine dans l'eau et que la larve ingérée par le Cyclops est à l'intérieur d'une mue et correspond donc déjà au deuxième stade larvaire.

c) *Fin du développement chez un deuxième hôte intermédiaire obligatoire.* — Les travaux de Prommas et Daengsvang (1936) prouvent que, pour *Gnathostoma spinigerum* Owen 1836, les œufs doivent séjourner dans l'eau une dizaine de jours avant d'être embryonnés et qu'après un développement chez le *Cyclops*, les larves ne sont pas infestantes pour l'hôte définitif. La maturation doit se poursuivre nécessairement chez un deuxième hôte intermédiaire qui est un Vertébré.

(1) Chez les *Dracunculidæ*, *D. medinensis* est également la seule espèce chez laquelle on ait pu mettre deux mues en évidence.

4. — Exceptions

Il nous reste cependant deux cas pour lesquels le temps nécessaire à la maturation des larves ne correspond pas à la place zoologique attribuée au parasite.

a) Les *Habronema*, parasites d'Equidés, et les *Thelazia* du bétail. — Les *Habronematinæ* qui ont été étudiés plus haut ont un cycle évolutif légèrement plus spécialisé que celui des *Spiruriné* et qui correspond parfaitement bien à leur place zoologique. Nous avons pu remarquer seulement que le parasite paraît mieux adapté à son hôte, et ne provoque pas de réaction conjonctive suffisante pour déterminer l'encapsulement. En revanche, les trois espèces parasites d'Equidés ont un cycle évolutif très spécialisé et qui représente même le meilleur exemple de terme de passage, actuellement connu, entre le cycle du type Spiruride et le cycle du type Filaire. Il paraît en être de même chez les *Thelazia*. Ces parasites, bien qu'ils appartiennent à la famille primitive des *Thelaziidæ*, ont également un cycle spécialisé, puisque l'évolution larvaire s'effectue dans les ovaires de Muscides. Ces remarquables adaptations biologiques n'ont entraîné aucune modification importante dans la morphologie des adultes. Il s'agit donc là d'adaptations fortuites, nullement caractéristiques du phylum, et il est évident que, dans ce cas, les caractères biologiques doivent céder le pas aux caractères morphologiques, pour définir la place zoologique de l'Helminthe.

b) Les *Physalopteridæ*. — Nous avons pu remarquer, dans un précédent paragraphe, que les larves de Physaloptères sont des larves paurométaboles qui paraissent peu spécialisées. Il apparaît maintenant que la durée du séjour chez l'hôte intermédiaire est longue et ne correspond pas à celles des Spirurides très spécialisés. Au contraire, si l'on se base uniquement sur la morphologie de l'adulte et sur les affinités de certaines Filaires avec les Physaloptères, on est conduit à placer ces derniers à une place élevée dans l'échelle zoologique des Spirurides.

Cette contradiction, entre les documents biologiques et les documents morphologiques, nous semble pouvoir indiquer l'existence de deux phylums qui se seraient séparés à une époque antérieure à celle qui correspond à la diversification des autres familles de Spirurides. Lorsque, dans la troisième partie de ce travail, nous tenterons de préciser les affinités des Spirurides entre eux, ce phénomène nous paraîtra donc un élément important pour justifier la séparation entre les Physaloptères et les autres Spirurides.

TROISIEME PARTIE

Introduction des notions précédentes dans la taxonomie

Dans le chapitre précédent, nous nous sommes attachés à relever les éléments biologiques qui paraissent avoir une valeur systématique, tantôt par l'étude de structures larvaires à caractère ancestral, tantôt par les caractères du cycle.

Il nous faut admettre, cependant, qu'une classification basée exclusivement sur les caractères biologiques conduirait à quelques incohérences. Les adaptations biologiques peuvent se faire de façon brutale, sans entraîner de modifications importantes dans la morphologie de l'adulte, et les convergences biologiques sont aussi fréquentes et probablement même plus fréquentes que les convergences morphologiques.

Nous pensons donc que, s'il est nécessaire d'introduire les données biologiques dans la taxonomie des Spiruroides, il faut le faire avec prudence et en accord avec la morphologie imaginaire. Nous verrons d'ailleurs, au cours de ce chapitre, que les données biologiques que nous apportons s'accordent admirablement avec une des classifications morphologiques actuellement proposées. Les documents biologiques confirmeront donc en premier lieu la valeur de cette classification et, en second lieu, ils permettront d'attirer l'attention sur quelques points particuliers qui ne paraissent pas entièrement satisfaisants (place des Physaloptères, valeur zoologique du groupe des *Filarioidea*).

I — Métastrongylides Subulures et Spiruroides

Le diagnostic entre Métastrongylides, Subulures et Spirurides est en général extrêmement facile, mais il existe pourtant quelques formes intermédiaires dont les caractères biologiques pourraient faciliter l'interprétation.

A) Métastrongylides

Les Métastrongylides sont des Strongylides, ainsi que l'indique formellement l'anatomie générale, mais cette superfamille s'est adaptée à la vie dans le tissu pulmonaire des Mammifères. Cette

spécialisation biologique s'accompagne d'une spécialisation morphologique, dont l'élément le plus frappant est une réduction progressive de la bourse caudale du mâle. Notons encore que le cycle évolutif s'est compliqué et que les formes spécialisées ont un Mollusque comme hôte intermédiaire obligatoire.

La sous-famille des *Vogeloidinæ* [créée récemment par Dougherty pour permettre de séparer les espèces hétérogènes qui étaient groupées précédemment dans le genre *Metathelazia*] comprend des formes dont la morphologie est intermédiaire entre les Métastrongylides et les Spirurides, et dont l'interprétation varie suivant les auteurs.

Skrjabin (1941) y voit de véritables formes de passage et pense que l'ordre des *Spirurida* a son origine dans ces Métastrongylides. Nous nous associons entièrement à Dougherty (1952) pour rejeter cette hypothèse basée sur des caractères de convergence évidents ; comme le souligne Dougherty, il paraît d'ailleurs paradoxal de faire dériver l'immense groupe des Spirurides, réparti dans tous les groupes de Vertébrés, de formes étroitement spécialisées dans le tissu pulmonaire des Mammifères.

Dougherty trouve tellement remarquable le parallélisme biologique et morphologique des *Vogeloidinæ* avec les Métastrongylides qu'il réunit les deux groupes dans les *Métastrongyloidea*. Il ne pense pas qu'un groupe connu uniquement chez les Mammifères puisse dériver de Spiruroïdes primitifs qui sont répartis à la fois chez des Poissons, des Oiseaux et des Mammifères.

Nous ne pensons pas que cet argument soit convaincant, car l'adaptation d'un parasite à un tissu déterminé chez les Mammifères n'implique pas, *à priori*, que la même adaptation ait pu réussir chez d'autres Vertébrés. Sur un terrain plus morphologique, nous avons proposé, avec E. Biocca (1950, 1952), de considérer les *Vogeloidinæ* comme des parasites, dérivant de Spiruroïdes primitifs, dont l'adaptation au tissu pulmonaire aurait amené des caractères de convergence avec les Métastrongylides. [Nous constatons en effet que les éléments de diagnose essentiels (structure céphalique, œsophage) sont du type Spiruride, et que les éléments qui rapprochent les *Vogeloidinæ* des Métastrongylides (gubernaculum, cuticule) paraissent, dans l'évolution générale des Spirurides, être spécialement sensibles aux phénomènes de convergence].

Les caractères larvaires apportent-ils des arguments nouveaux en faveur de l'une ou de l'autre de ces hypothèses ?

Nous avons décrit deux larves que nous attribuons aux *Vogeloidinæ* et une larve que nous attribuons aux Métastrongylides, et nous pu noter une analogie frappante entre elles, par leur grande taille et par leur aspect général.

Nous devons cependant noter que les organes les plus caractéristiques (papilles sensorielles et œsophage) conservent soit le type Spiruride, soit le type Métastrongylide.

Les larves de *Vogeloidinæ* paraissent appartenir à un groupe primitif (similitude de la larve et de l'adulte), mais, ces larves n'ayant pas été récoltées chez le premier hôte intermédiaire, nous ignorons encore les principales caractéristiques du cycle. Nous espérons cependant que la connaissance de ces larves pourra, par analogie morphologique, aider à la découverte du vecteur, et la nature zoologique de ce dernier devrait apporter une indication très importante, car, en règle, les Métastrongylides évoluent chez des Mollusques, et les Spirurides chez des Arthropodes (1).

B) Subulures

Le sous-ordre des *Ascaridina* reste parfaitement distinct des Spirurides. Nous devons cependant noter certaines convergences dans la structure buccale. Le type primitif le plus fréquent possède trois lèvres, mais quelques formes plus spécialisées acquièrent une symétrie bilatérale. C'est ainsi que chez certains Oxyures de Primates : les *Buckleyenterobius*, on assiste à une transformation progressive, portant sur les lèvres, puis sur les lobes œsophagiens buccaux, qui laisse voir, chez les différentes espèces, tous les intermédiaires entre une symétrie d'ordre 3 et une symétrie d'ordre 2 (Dollfus et Chabaud, 1954). Ce phénomène se retrouve sous une autre forme, précisément chez un Subulure : l'*Hoplodontophorus flagellum* (Hemp. et Ehr.) : l'extrémité antérieure de l'œsophage forme trois lèvres profondes, comme dans les espèces voisines, mais, sur un plan superficiel, se trouvent deux pseudo-lèvres latérales (Campana et Chabaud, 1950).

Nous avons vu plus haut que le cycle évolutif des Subulures, connu pour les deux espèces *S. brumpti* et *S. bolivari*, a pris toutes les caractéristiques des cycles de Spirurides. Cependant, les *Subulura* conservent trois lèvres, et tous les caractères énumérés par Cuckler et Alicata (1944) pour rapprocher les *Subulura* et les Spirurides ne concernent que les larves et sont d'un caractère nettement adaptatif. Nous ne pouvons donc pas nous associer à ces auteurs lorsqu'ils proposent de considérer les *Subulura* comme des formes intermédiaires entre *Ascaroïdea* et *Spiruroïdea*.

En conclusion, l'ordre des *Spirurida* paraît être parfaitement isolé

(1) Sugimoto et Nishiyama (1937) signalent l'évolution de *Tetrameres fissispina* (Diesing) chez une Annélide, mais ce fait exceptionnel aurait besoin d'être confirmé.

des autres Nématodes. Il existe seulement, parmi les *Rhabditida*, quelques fins de phylum qui présentent des phénomènes de convergence biologique avec les Spirurides ; ces adaptations biologiques peuvent entraîner des convergences morphologiques (cas des Métastrongylides) ou, au contraire, n'avoir aucune répercussion sur la morphologie de l'adulte (cas des *Subulura*).

II. — Les Spirurides entre eux

La classification des Spirurides, que nous devons en grande partie à Railliet, s'est précisée dans les travaux ultérieurs et en particulier grâce aux études de Seurat qui, par l'analyse de l'appareil génital femelle, a pu préciser la position réciproque de nombreuses espèces. Cependant, le véritable fil conducteur permettant d'interpréter l'évolution générale des Spirurides paraît avoir été apporté par le travail de Chitwood et Wehr en 1934.

Partant d'un Nématode primitif hypothétique, possédant six lèvres ornées chacune d'une papille interne et de deux papilles externes, les auteurs montrent que l'évolution se fait par une fusion des lèvres et par une réduction progressive des papilles.

La valeur taxonomique de l'appareil sensoriel céphalique a pris ainsi une importance extrême. Sa stabilité phylogénique s'explique peut-être par le fait qu'il est sous la dépendance directe du système nerveux, probablement moins sensible aux variations extérieures. Les papilles céphaliques des Nématodes pourraient être rapprochées des trichobothries dont l'importance phylogénique a été récemment mise en évidence par différents spécialistes, dans les groupes les plus divers (cf. Delamare Deboutteville, 1951, p. 172-181).

Les principes déterminant la classification des Spirurides nous paraissent ainsi pouvoir être schématisés de façon assez précise. Il existe d'une part des phénomènes de simplification, ayant une valeur phylogénique très sûre, qui portent sur l'appareil sensoriel céphalique et sur le nombre de lèvres ; d'autre part, on trouve des processus amenant l'apparition de formations originales, portant essentiellement sur l'appareil de fixation (lèvres, pseudo-lèvres, dents, cordons céphaliques, épines cuticulaires) et sur l'appareil génital femelle (sphincters, disposition de la vulve et des utérus). L'appareil génital mâle paraît, en général, subir un processus de réduction, mais les variations sont amples et ne donnent pas d'indications phylogéniques précises.

Bien qu'il n'y ait pas de système très défini à opposer à cette classification, elle ne semble pas avoir recueilli l'adhésion de beau-

coup d'auteurs. L'opinion qui s'exprime dans le plus récent traité (Hyman, 1951) est la suivante : « The classification of the *Spiruroidea* was revised by Chitwood and Wehr (1934) but as their scheme does not appear to have received wide acceptance it is only partially followed here. » Il est donc intéressant de confronter les documents biologiques avec ce système.

Nous avons vu dans le chapitre précédent avec quelle précision certaines structures larvaires permettent de vérifier les éléments d'évolution les plus importants postulés par Chitwood et Wehr (réduction des papilles céphaliques, apparition de pseudo-lèvres).

Les caractéristiques biologiques proprement dites apportent une nouvelle confirmation au bien-fondé de la classification. Pour le vérifier, nous nous baserons sur les éléments mis en évidence dans la 2^e partie et en particulier sur la durée de maturation des larves chez l'hôte intermédiaire ; nous avons vu en effet que cette durée indique de façon relativement précise le degré d'adaptation du parasite à son vecteur, et, par là, la place zoologique approximative de chaque espèce.

En éliminant un petit nombre de cas, où l'on constate une adaptation fortuite qui bouleverse brutalement le cycle (*Thelazia* et *Habronema*, parasites du bétail), il est possible de constater l'existence d'un cycle évolutif normal dont les variations suivent fidèlement l'évolution progressive de la lignée.

Le tableau présenté dans l'annexe II ne permet pas de faire l'analyse des *Camallanina*, car nous avons vu que leur cycle est modifié et que le temps de maturation de la larve ne correspond pas au temps de séjour chez l'hôte intermédiaire. En revanche, nos connaissances sur les *Spirurina* suffisent pour faire des constatations précises.

Les *Thelaziidae* « apparently the most primitive of the superfamily » (Chitwood 1950) évoluent lentement (de 50 à 30 jours), et ce sont les groupes les plus spécialisés (*Gongylonema*) qui évoluent relativement le plus vite. Les *Rhabdochona* paraissent faire exception, mais leur cycle n'a pas été publié en détail, et il est possible qu'on y trouve une adaptation particulière, comme il est fréquent dans les espèces aquatiques.

Les *Spiruridae* qui « apparently contains the next most primitive representatives of the *Spiruroidea* » prennent en moyenne 30 jours pour évoluer. Les formes unanimement admises comme les plus primitives (*Protospirura*) sont particulièrement lentes (50 jours) ; le cas du *Spinitectus* est à rapprocher de celui de *Rhabdochona*.

Les *Tetrameridae*, groupe issu des *Spiruridae* et s'adaptant à la vie tissulaire (cf. Chabaud, 1951 b), ont, comme il est normal, un temps

d'évolution un peu plus court que celui des *Spiruridæ* (26 à 10 jours).

Les *Acuariidæ*, considérés comme un groupe proche des *Spiruridæ*, mais plus spécialisé, évoluent en 28 à 13 jours. En ce qui nous concerne, le cas des *Acuariinæ* est spécialement intéressant, car nous avons vu que les cordons céphaliques permettent d'établir une sériation générique extrêmement précise. On peut constater que les temps d'évolution des larves coïncident de façon schématique avec cette sériation : 28 jours chez *Acuaria*, 26 jours chez *Dispharynx*, 25 à 19 jours chez *Cheilospirura*, 13 jours chez *Synhimantus* et *Echinuria*.

Avec les *Gnathostomatidæ*, nous retombons dans un groupe difficilement interprétable, puisque la maturation de la larve se poursuit après son passage chez l'hôte intermédiaire ; nous pouvons cependant remarquer que *Spirozys*, qui est morphologiquement plus primitif, évolue plus lentement.

Les *Physalopteridæ* qui « apparently represent the final conclusion of evolutionary tendencies in the *Spiruroidea* » nous paraissent former l'unique contradiction grave entre la morphologie imaginale et les caractéristiques biologiques. Le cycle évolutif ne présente aucune adaptation particulière qui puisse expliquer la lenteur relative du cycle (21 à 30 jours). Nous avons également remarqué plus haut la grande similitude des larves et des adultes correspondants, fait qui plaide également en faveur d'un groupe relativement primitif.

Nous sommes donc amenés à supposer que les Physaloptères représentent un phylum évolutif qui s'est séparé des autres Spirurides de façon précoce. Alors que les *Acuariidæ* paraissent liés aux types primitifs par des familles intermédiaires, les Physaloptères semblent, au contraire, beaucoup plus isolés.

L'hypothèse d'une différenciation brutale et très archaïque des Physaloptères se trouve fortement étayée par l'étude de leur répartition ; ces parasites existent dans le monde entier, sous un type très uniforme, et sont hébergés par tous les groupes de Vertébrés. C'est même un des rares groupes de *Spirurida* qui soient représentés chez les Sélaciens.

En conclusion, les caractères taxonomiques tirés de la biologie des Spirurides s'accordent remarquablement bien avec le système de Chitwood et Wehr. Certaines structures larvaires confirment les hypothèses qui ont servi de base à ce système, et, à l'exception d'un petit nombre de cas répondant à des adaptations spéciales, les caractéristiques biologiques permettent une sériation qui coïncide avec la classification basée sur la morphologie imaginale. Les Physalop-

tères, seuls, font exception, et nous sommes conduits à les considérer comme un phylum s'étant différencié brusquement et très précocement des autres Spirurides. Cette hypothèse paraît confirmée par le fait qu'à leur uniformité morphologique s'oppose une répartition extraordinairement large. Nous proposons donc de les isoler des autres *Spiruroidea* et d'en faire une nouvelle superfamille indépendante : les *Physalopteroidea*.

III. — Spirurides et Filaires

La définition morphologique des Filaires est extrêmement difficile à préciser. Les caractères les plus évidents n'ont en effet aucune valeur phylogénique et se rencontrent chez les Nématodes les plus variés à partir du moment où ils sont adaptés à la vie tissulaire.

Muspicea borreli Sambon, parasite du tissu des Souris, étudié par Brumpt (1930), et *Robertdollfus paradoxus* Chabaud et Campana, que nous avons récolté dans la chambre antérieure de l'œil des Corbeaux (1950 b), paraissent en réalité avoir des affinités avec les *Aphasmidia* (*Mermithoidea* ou *Trichuroidea*), mais leur mode de vie tissulaire a amené une atrophie presque complète de tous les organes, à l'exception de l'appareil génital, et ces parasites ressemblent à des Filaires.

Les Métastrongylides adaptés au tissu pulmonaire conservent mieux leur structure primitive, mais ils sont déjà fortement modifiés, comme le prouvent les anciennes désignations de « *Filaria* ».

Les Dracunculides, avant d'avoir été rattachés aux Camallanoïdes, ont été longtemps considérés comme des Filaires.

Il semble, cependant, que toutes les espèces tissulaires provenant d'un groupe autre que les Spirurides soient actuellement exclues des *Filarioidea*. Cette superfamille rassemble donc tous les Spiruroïdes adaptés à la vie tissulaire, et il est évident qu'il n'y a aucune délimitation précise entre Spirurides et Filaires. Il est même parfois possible de rattacher un parasite tissulaire à un groupe de Spirurides déterminé. C'est ainsi que la découverte d'une forme morphologiquement intermédiaire, *Geopettitia pari* Chabaud 1951 b, nous a permis de rattacher de façon précise les *Crassicauda* aux *Tetrame-ridæ*.

Mais, dans la très grande majorité des cas, les formes intermédiaires n'existent pas, et il est à peu près impossible de déceler l'origine des espèces, car elle est masquée par des convergences.

L'examen des caractéristiques biologiques conduit à penser que les Filaires ne forment pas un phylum homogène, mais qu'elles pro-

viennent au contraire de rameaux différents qui se seraient détachés de différents Spirurides primitifs à des époques variées. Prenons l'exemple des *Dipetalonema*, qui est un des seuls genres où l'on connaisse un nombre suffisant de cycles évolutifs. On peut y trouver des cycles primitifs (*D. blanci*), des cycles très spécialisés (*D. streptocerca*) et différents types intermédiaires. Nous avons récemment (1952) cherché à montrer que ces différences biologiques s'accompagnent de différences morphologiques portant essentiellement sur la structure céphalique. Les espèces à cycle évolutif primitif ont une morphologie plus proche de celle des Spirurides et l'on peut mettre en évidence différents échelons qui conduisent aux formes biologiquement et morphologiquement spécialisées. Le genre *Dipetalonema* paraît donc, à lui seul, former un phylum homogène allant des Spirurides jusqu'aux Filaires spécialisées.

Il est probable que les exemples de cette sorte se multiplieront lorsque nos connaissances seront plus étendues, et il deviendra possible de construire une classification naturelle, ce qui est actuellement impossible.

En conclusion, les Filaires paraissent rassembler tous les Spiruroïdes adaptés à la vie tissulaire. La confrontation des documents biologiques et morphologiques, faite dans un genre déterminé, montre tous les intermédiaires entre les formes proches des Spirurides et les formes très spécialisées. Il paraît donc probable que les Filaires ne représentent pas un phylum homogène, mais rassemblent un grand nombre de rameaux détachés de différents Spirurides à des périodes variées.

ANNEXE I

Taxonomie de *Spirura rytipleurites*

La taxonomie des *Spirura* proches de *S. talpæ* (Gmelin, 1790) est assez confuse, car les auteurs ne s'accordent pas dans l'utilisation de quelques noms anciens.

Seurat, dans ses premières publications (1911, 1912 *a* et 1912 *b*), a désigné, sous le nom de *S. talpæ* le parasite du hérisson d'Algérie, mais, en février 1913 *a*, l'auteur, ayant pu comparer son matériel avec des *Spirura* provenant d'une taupe capturée en France, constate et décrit des différences importantes. A partir de cette époque, il désigne donc, dans toutes ses publications, le parasite du hérisson sous le nom de *Spirura gastrophila* (Mueller 1894). Cependant, une petite exception à cette règle va créer une nouvelle confusion : le

nom de *Spirura gastrophila* Seurat 1913 c, qui désigne un parasite du Macroscélide, tombera en synonymie de *Spirura rothschildi* Seurat 1915 b, lorsque cette dernière espèce sera décrite.

Seurat avait, dès sa première publication (1911), admis l'identité de son matériel avec les larves de *Filaria rytiplerites* Deslongchamps 1824, qui avaient été étudiées par Galeb en 1878. Il semble donc que dans le travail de 1913 a, Seurat aurait eu avantage à prendre le nom de *S. rytiplerites* et à abandonner le nom de *S. gastrophila*. Cette solution a été adoptée par Yorke et Maplestone (1926), mais leur mise en synonymie a été parfois mal comprise par les auteurs qui ont suivi. En effet, le *S. gastrophila*, décrit en 1913 c par Seurat chez le Macroscélide, est mis, à juste titre, en synonymie de *S. rothschildi*, malheureusement Yorke et Maplestone ne spécifient pas que le parasite du hérisson, décrit comme *S. gastrophila* par Seurat en 1913 a, est identique au *Filaria gastrophila* de Mueller, c'est-à-dire au *S. rytiplerites*, et Stefanski (1934) croit que le parasite du hérisson est mis en synonymie de *S. rothschildi*, ce qui serait absurde. Sandground (1935) considère que les identités admises par Seurat ne sont pas suffisamment évidentes et il propose : 1° de laisser *Filaria rytiplerites* Deslongchamps et *Filaria gastrophila* Mueller comme *species inquirendæ* ; 2° de conserver *S. gastrophila* Seurat 1913. Ce point de vue nous paraît beaucoup trop formaliste et son adoption amènerait de fréquentes confusions entre la *Filaria gastrophila* Mueller 1894, le *Spirura gastrophila* de Seurat (1913 a) et le *S. gastrophila* de Seurat (1913 c).

Stefanski (1934), ayant étudié des larves qui correspondent à celles décrites sous le nom de *F. rytiplerites*, a reproduit les expériences de Galeb, et a pu, en outre, obtenir chez le chat des adultes qui correspondent au *Filaria gastrophila* de Mueller. Les conclusions de cet auteur coïncident donc en réalité avec celles de Yorke et Maplestone et nous paraissent parfaitement justifiées. Il y a donc lieu de distinguer trois espèces : *S. talpæ* de la taupe ; *S. rytiplerites* du chat, du hérisson d'Algérie et d'autres animaux et *S. rothschildi* du macroscélide.

Nous allons malheureusement être amenés à compliquer à nouveau la question, car, pour les raisons que nous exposerons plus bas, nous considérons les parasites du chat et du hérisson comme des variétés distinctes. Nous proposons donc pour les espèces citées plus haut la nomenclature suivante :

1° *S. talpæ* (Gmelin 1790) chez *Talpa europea* L. ; la larve, d'après von Linstow (1877), se trouverait encapsulée chez *Cetonia aurata* L.

2° *S. rothschildi* Seurat 1915 chez *Elephantulus deserti* Thomas (Syn. : *S. gastrophila* Seurat 1913 c).

3° *S. rytipleurites rytipleurites* (Deslongchamps 1824) chez le chat et accidentellement le rat ; larve chez *Periplaneta orientalis* (L.). (Syn. : *Filaria gastrophila* Mueller 1894).

4° *S. rytipleurites seurati* nov. var. chez *Aetechinus algirus* (Duv.), *Vulpes vulpes atlantica* Wagn. (?), *Zorilla lybica* Hempr.-Ehr. (?) et *Herpestes ichneumon* L. (?) ; larve chez de nombreux Coléoptères, la Blatte orientale (?) et de nombreux Vertébrés. (Syn. : *S. talpæ* Seurat (1911, 1912 a et 1912 b), *S. gastrophila* Seurat (1913 a), et publications ultérieures, sauf 1913 c).

Les raisons qui nous incitent à séparer *S. rytipleurites* en deux variétés distinctes sont d'ordre morphologique, épidémiologique et expérimental.

A. Morphologie. — Seurat a traité à différentes reprises la morphologie du *Spirura* du hérisson, et en particulier l'appareil génital femelle (1912 a), les caractères différentiels avec *S. talpæ* (1913 a), la diagnose avec les espèces proches et l'étude de l'extrémité postérieure du mâle (1915 b). Cependant il n'existe encore aucune description d'ensemble, et il nous faut reprendre l'étude morphologique de ce Nématode pour préciser les éléments qui n'ont pas été décrits par Seurat.

Nous disposons d'un matériel abondant récolté dans l'œsophage et l'estomac de différents spécimens d'*Aetechinus algirus* Duv. capturés dans la région de Casablanca au Maroc.

Corps robuste, remarquable par une bosse cervicale ventrale visible à l'œil nu, qui est située à environ 2 mm. de la tête ; la portion cervicale antérieure à la bosse, fortement atténuée, est rectiligne, alors que postérieurement à la bosse, le corps est enroulé ventralement. Cuticule très épaisse, à fortes stries transversales. Bouche allongée dorso-ventralement, limitée par un cadre chitinoïde anguleux (fig. 49). Le bord interne de ce cadre est marqué par trois paires de projections internes. Les projections latérales, fortement chitinoïdes, sont les plus importantes ; elles correspondent à l'apex des pseudo-lèvres et sont bifides. Les deux paires de projection submédianes, beaucoup plus faibles, présentent à l'apex une formation d'aspect papillaire qui, chez certains spécimens, est distinctement bifide ; amphides bien marquées à la base des pseudo-lèvres. Les quatre papilles latéro-médianes du cycle externe sont largement postérieures au cadre buccal et aux pseudo-lèvres ; en outre, nous avons cru voir quatre petites papilles médio-médianes situées dans les angles concaves formés par le bord externe du cadre buccal. (Les différentes espèces de *Spirura* sont décrites avec un cycle externe ne comprenant que quatre papilles, à l'exception de *S. michiganensis* Sandground 1935, qui possède deux paires de papilles supplémentaires situées sur le cadre buccal ; il est difficile de savoir si ces papilles correspon-

FIG. 49. — *Spirura ryti-pleurites seurati*. Tête en vue apicale.

FIG. 50. — *Spirura ryti-pleurites seurati*. Vue latérale de l'extrémité postérieure du mâle et gubernaculum en vue ventrale.

FIG. 51. — *Spirura rytleurites seurati*. Vue ventrale de l'extrémité postérieure d'un mâle n'ayant que deux papilles préanales gauches.

dent aux formations chitinoïdes bifides que nous avons décrites, en collaboration avec Y. Campana (1950) chez *S. portesiana*, ou si elles correspondent à des papilles médio-médianes en position très antérieure). Le vestibule, fortement chitinoïde, est comprimé latéralement ; son prolongement antérieur forme le cadre buccal décrit plus haut. Œsophage

musculaire faiblement séparé de l'œsophage glandulaire ; diérides antérieures à l'anneau nerveux ; pore excréteur s'ouvrant en arrière de l'anneau nerveux, et relié par un canal à une grande cellule excrétrice appliquée sur la portion postérieure de l'œsophage musculaire.

Mâle : long de 18 à 26 mm. Un spécimen long de 24,7 mm. possède les caractéristiques suivantes : largeur maxima 300 μ ; bosse cervicale à 1,75 mm. de l'apex. Protorhabdion profond de 60 μ . Œsophage musculaire et œsophage glandulaire mesurant respectivement 320 μ et 7,8 mm. ; diérides, milieu de l'anneau nerveux et pore excréteur, respectivement à 170, 280 et 350 μ de l'extrémité antérieure. Queue entourée de deux ailes caudales épaisses, qui naissent à 900 μ de la pointe caudale et atteignent de chaque côté une largeur maxima de 120 μ . Ventralement, la cuticule antérieure au cloaque forme des côtelures qui se résolvent en formations perlées, et porte au contraire, en arrière du cloaque, de fines réticulations longitudinales. Queue longue de 650 μ . Il existe normalement 4 paires de papilles précloacales (fig. 50), mais les anomalies sont fréquentes ; le spécimen figuré en 51, par exemple, ne possède que deux papilles à gauche. Les papilles postcloacales comprennent une paire appliquée sur le bord postérieur du mamelon cloacal, une paire à la partie moyenne de la queue, et trois petites paires à l'extrémité postérieure. Les phasmides s'ouvrent à 175 μ de la pointe caudale. L'espèce est remarquable par un énorme mamelon cloacal, haut de 120 μ et large de 220 μ , recouvert par une cuticule grossièrement perlée. En avant du cloaque, un promontoire charnu, recouvert d'une cuticule lisse, débordé le mamelon sur une hauteur d'au moins 50 μ . Spicule gauche long de 580 μ , à surface irrégulière ; spicule droit lisse, long de 320 μ . Gubernaculum long de 200 μ , en forme de cornet irrégulier, avec un septum dorsal.

Femelle : Nous n'insisterons pas sur la description de l'appareil génital, qui a été donnée en détail par Seurat, et nous préciserons simplement les mesures les plus caractéristiques. Chez un exemplaire de 32,5 mm. : largeur maxima 550 μ ; bosse à 1,9 mm. et fin de l'œsophage à 10,8 mm. de la tête ; protorhabdion long de 80 μ ; diérides, anneau nerveux et pore excréteur respectivement à 180, 280 et 350 μ de l'apex ; queue longue de 270 μ ; vulve à 20,5 mm. de la tête ; œufs longs de 60 μ et larges de 35 μ . Les différences présentées par un exemplaire long de 40 mm. portent sur les mensurations suivantes : largeur maxima 670 μ ; bosse à 2,3 mm. et fin de l'œsophage à 13 mm. de la tête ; diérides, anneau nerveux et pore excréteur respectivement à 200, 290 et 375 μ de l'apex ; vulve à 25 mm. de la tête.

Discussion. — Il est difficile de comparer nos spécimens avec la description de Stefanski, qui est basée sur un matériel récolté chez le chat, car les Nématodes de Stefanski sont beaucoup plus petits. Les proportions relatives des différents organes paraissent coïncider

de façon approximative, et il est difficile d'en extraire des caractères différentiels, à l'exception, peut-être, de la queue, plus longue chez les femelles récoltées chez le chat. En revanche, le dessin de l'extrémité postérieure du mâle donné par Stefanski (cf. fig. 52) ne coïncide pas exactement avec nos observations. L'auteur parle d'« un orifice cloacal entouré de lèvres très proéminentes, formant autour

FIG. 52. — *Spirura rytipleurites* *rytipleurites*. Vue ventrale de l'extrémité postérieure du mâle. (D'après Stefanski, 1936).

de l'orifice un épais bourrelet » ; mais, bien que son dessin soit un peu schématisé, cette formation paraît beaucoup plus réduite que sur nos exemplaires. La première paire de papilles postcloacales en est très largement distante. En outre, Stefanski ne parle pas et ne figure pas la grosse expansion charnue antérieure au cloaque, alors que cet élément très remarquable est constant sur nos spécimens, quelle qu'en soit la taille.

Ajoutons que Chitwood et Wehr (1934) figurent la vue apicale d'un *Spirura rytipleurites* (dont ils n'indiquent malheureusement

pas la provenance). Cette figure diffère de la nôtre par le cadre buccal qui est arrondi et non anguleux, et ensuite par deux formations (l'une ventrale, l'autre dorsale) saillantes dans l'orifice buccal, qui n'existent pas chez les exemplaires provenant du hérisson.

Un nouvel examen des *Spirura* des chats permettra de savoir si ces différences suffisent à séparer morphologiquement les Nématodes du chat et du hérisson en deux variétés, mais, même dans le cas où l'on s'apercevrait que la description de Stefanski est incomplète, et qu'il n'y a en réalité aucun élément d'une valeur taxonomique suffisante pour identifier morphologiquement les deux variétés, nous croyons qu'il est utile de les désigner sous des noms différents pour les raisons suivantes.

B. Epidémiologie. — Les larves de *Spirura rytipleurites* (*sensu lato*) sont d'une abondance extraordinaire en Afrique du Nord. Près de 30 p. 100 des Pimélies, des Morica et des Blaps disséqués dans la région de Casablanca sont spontanément infestés ; ces larves sont fréquentes également chez beaucoup de Vertébrés (*Chalcides ocellatus polylepis* Boulenger (1), *Bufo mauritanicus*). Les chats affamés de ces régions mangent certainement, en plus des petits Vertébrés, un grand nombre d'Insectes. Si les larves de *Spirura* étaient infestantes pour les chats, toutes les conditions seraient donc réunies pour que ceux-ci aient des infestations massives en Afrique du Nord. Or, le *Spirura* a été signalé à différentes reprises chez le chat en Europe, mais, à notre connaissance, n'a jamais été trouvé chez le chat nord-africain.

C. Expérimentation. — Stefanski a fait ingérer à un chat 17 larves et a retrouvé ensuite 11 adultes dans l'œsophage. Nos expériences sont au contraire entièrement négatives :

Le 2 novembre 1949, 5 larves, longues de 10,5 mm. environ, sont absorbées par un très jeune chat ; l'autopsie faite le 10 décembre 1950 est négative.

Le 17 décembre 1949, 20 larves, longues d'environ 12 mm. (10 encapsulées et 10 libres), sont ingérées par un chat âgé d'environ 8 mois, qui est resté négatif (2). Un jeune rat blanc infesté dans les mêmes conditions permettra au contraire de récolter, le 20 janvier 1950, deux mâles et une femelle immature dans l'estomac.

(1) Détermination due à l'obligeance de notre regretté collègue F. Angel.

(2) Le deuxième chat n'a pas été sacrifié, mais les examens de selles ont été poursuivis pendant quatre mois.

ANNEXE II

CYCLES ÉVOLUTIFS DE *Spirarida*

Tableau comprenant les larves décrites chez un hôte intermédiaire déterminé, et qui ont pu être rattachées à un genre défini. Les larves mal déterminées, ou dont le premier hôte intermédiaire n'est pas connu, ne sont pas mentionnées. Les références sont limitées aux travaux les plus complets. Exp. signifie : cycle réalisé expérimentalement. Morph. : cycle reconstitué par analogie morphologique entre larve et adulte.

PLACE ZOOL.	PARASITE	HÔTE INTERMÉD.	HÔTE DÉFINIT.	LOCALISAT.	DURÉE MATU.	EXP. MORPH.	RÉFÉRENCES
<i>Camallanina</i> , <i>Camallanotidea</i> , <i>Cucullaniidae</i> , <i>Camallaninae</i> .	<i>Procamallanus fulvidraconis</i> .	<i>Cyclops</i> sp.	Poissons.	Libre cav. gen.	? + 9	Exp.	Li 1935.
	<i>Procamallanus cearensis</i> .	<i>Diaptomus</i> sp.	Poissons.	Libre cav. gen.	?	Exp.	Pereira, Dias et Azevedo 1936.
	<i>Camallanus elegans</i> .	<i>Agrion</i> sp. <i>Cyclops</i> sp. <i>Asellus aquaticus</i> .	Poissons.	Libre cav. gen.	? + 7	Exp.	Leuckart 1876. Leiper 1910.
	<i>Camallanus sweeti</i> .	<i>Cyclops</i> sp.	Poissons.	Libre cav. gen.	? + 6	Exp.	Moorthy 1938 b.
	<i>Camallanus</i> sp.	<i>Mesocyclops leuckarti</i> .	?	Libre cav. gen.	?	Morph.	Moorthy 1938 b.
<i>Dracunculoidea</i> , <i>Philometridae</i> , <i>Philometrinae</i> .	<i>Philometra sanguinea</i> .	<i>Asellus</i> , <i>Diaptomus</i> , <i>Cyclops</i> .	Poissons.	Libre cav. gen.	? + 6	Exp.	Zur Strassen 1907. Linstow 1874.
	<i>Philometra fujimotoi</i> .	<i>Cyclops</i> sp.	Poissons.	Libre cav. gen.	? + 7	Exp.	Furuyama 1934.

PLACE ZOOL.	PARASITE	HÔTE INTERMÉD.	HÔTE DÉFINIT.	LOCALISAT.	DURÉE MATUR.	EXP. MORPH.	RÉFÉRENCES
	<i>Philometra nodulosa.</i>	<i>Cyclops, brevispinosus.</i>	Poissons.	Libre cav. gen.	?	Exp.	Thomas 1929.
<i>Dracunculidae.</i> <i>Avioserpentinae.</i>	<i>Avioserpens galliard.</i>	<i>Cyclops</i> sp.	Ardeiformes.	Libre cav. gen.	?	Exp.	Chabaud et Campana 1949 a.
<i>Dracunculinae.</i>	<i>Dracunculus</i> sp.	<i>Cyclops</i> sp.	<i>Nata tripudians.</i>	Libre cav. gen.	?	Exp.	Turkhud 1920.
	<i>Dracunculus ophidensis.</i>	<i>Cyclops viridis.</i>	<i>Thannaphis sirtalis.</i>	Libre cav. gen.	? + 12	Exp.	Brackett 1938.
	<i>Dracunculus asophagens.</i>	<i>Macrocyclus fuscus.</i>	<i>Tropidonotus</i> sp.	Libre cav. gen.	? + 14	Exp.	Desportes 1938.
	<i>Dracunculus medtensis.</i>	<i>Cyclops</i> sp.	Homme. Mammifères.	Libre cav. gen.	? + 14 (1)	Exp.	Moorthy 1938 a.
<i>Spirurina.</i> <i>Spiruroidea.</i> <i>Thelazidae.</i> <i>Thelazinae.</i>	<i>Oxyspirura mansoni.</i>	<i>Pycnoscelus surinamensis.</i>	Gallinacés.	Encaps. cav. gen.	50	Exp.	Schwabe 1951. Kobayashi 1928. Fielding 1927.
	<i>Oxyspirura parvorum.</i>	<i>Id.</i>	<i>Id.</i>	<i>Id.</i>	<i>id.</i>	<i>id.</i>	Fielding 1927.

(1) Contrairement aux Spirurides évolués, chez lesquels la larve paraît infestante presque aussitôt après la seconde mue, les larves de Dracunculidés ont besoin de croître légèrement après la mue pour être infestantes. Les chiffres donnés correspondent au jour où s'effectue la seconde mue et la larve ne sera réellement mure qu'environ une semaine après.

PLACE ZOOL.	PARASITE	HÔTE INTERMÉD.	HÔTE DÉFINIT.	LOCALISAT.	DURÉE MATUR.	EXP. MORPH.	RÉFÉRENCES
	<i>Thelazia</i> sp.	<i>Musca vicina</i> .	?	?	?	Morph.	Rao (S. R.) 1949.
	<i>Thelazia skrjabini</i> .	<i>Musca amisa</i> .	Bovidés.	Ovale.	?	Exp.	Krastin 1952.
	<i>Thelazia rhodesi</i> .	<i>Musca larvipara</i> . <i>Musca convexifrons</i> . <i>Musca autumnalis</i> .	Bétail.	Ovale.	15	Exp.	Krastin 1949. Klesov 1950.
	<i>Thelazia gulosa</i> .	<i>Musca larvipara</i> . <i>Musca amisa</i> .	Bétail.	Ovale.	15	Exp.	Krastin 1950. Klesov 1950.
	<i>Rhabdochona oviflamenta</i> .	<i>Hyalella knickerbockeri</i> .	Poissons.	Libre cav. gen.	?		Weller 1938.
	<i>Rhabdochona</i> sp.	<i>Hexagenia</i> .	<i>Aploidinotus gruntings</i> .	Libre cav. gen.	moins de 20	Exp.	Gustafson 1939.
	<i>Rhabdochona</i> sp.	<i>Hexagenia</i> sp.	Poissons.	Encaps. cav. gen.	?	Exp.	Gustafson 1942.
<i>Ascaropsinae</i> .	<i>Physocephalus seralatus</i> .	Coléoptères Scarabéides.	Mammifères.	Encaps. cav. gen.	36	Exp.	Seurat 1913 b. Alicata 1935.
	<i>Physocephalus theodoridesi</i> .	<i>Trox perlatus</i> .	?	Encaps. cav. gen.	?	Morph.	Chabaud — ce travail.

PLACE ZOOL.	PARASITE	HÔTE INTERMÉD.	HÔTE DÉFINIT.	LOCALISAT.	DURÉE MATUR.	EXP. MORPH.	RÉFÉRENCES
	<i>Ascarops strongylina</i> .	Coléoptères Scarabéides. <i>Anax parthenope</i> (1).	Mammifères.	Encaps. cav. gen.	29	Exp.	Seurat 1916 a. Alicata 1935.
	<i>Ascarops jolivetii</i> .	<i>Hegeter tristis</i> .	?	Encaps. cav. gen.	?	Morph.	Chabaud — ce travail.
	<i>Streptopharagus kulassi</i> .	Coléoptères Ténébrionides.	Muridés.	Encaps. cav. gen.	?	Morph	Chabaud — ce travail.
<i>Spirocerinae</i> .	<i>Spirocerca lupi</i> .	Coléoptères	Canidés.	Encaps. cav. gen.	?	Exp.	Seurat 1912 c. Gérard Seurat 1939.
<i>Gongylonematinae</i> .	<i>Gongylonema ingluvicola</i> .	Coléoptères. Scarabéides. Orthoptères.	Gallinacés.	Encaps. cav. gen.	moins de 34	Exp.	Cram 1935.
	<i>Gongylonema brevispiculum</i> .	<i>Blaps</i> .	<i>Dipodilla campestris</i> .	Encaps. cav. gen.	?	Morph.	Seurat 1916 a. Chabaud — ce travail.
	<i>Gongylonema problematicum</i> .	<i>Blaps</i> .	Muridés.	Encaps. cav. gen.	?	Exp.	Chabaud — ce travail.
	<i>Gongylonema neoplasticum</i> .	Orthoptères. <i>Tenebrio molitor</i> .	Muridés.	Encaps. cav. gen.	30	Exp.	Fibiger et Ditlevsen 1914.
	<i>Gongylonema mucronatum</i> .	<i>Blaps</i> .	Hérisson.	Encaps. cav. gen.	?	Morph.	Seurat 1919. Chabaud — ce travail.

(1) Ono 1932 a trouvé des larves d'*Ascarops strongylina* chez des Libellules. Il serait intéressant de savoir s'il s'agit d'un premier hôte intermédiaire ou, comme nous le pensons, d'un hôte de réencapsulement.

PLACE ZOOL.	PARASITE	HÔTE INTERMÉD.	HÔTE DÉFINIT.	LOCALISAT.	DURÉE MATUR.	Exp. MORPH.	RÉFÉRENCES
	<i>Gongylonema pulchrum</i> .	Blattes. Coléoptères	Mammifères.	Encaps. cav. gen.	32	Exp.	Ramson et Hall 1915. Alicata 1935.
<i>Spirurine</i> .	<i>Protophysa bonnei</i> .	Blattes.	<i>Rattus norvegicus</i> .	Encaps. cav. gen.	50	Exp.	Brumpt 1931.
	<i>Protophysa multicola</i> .	<i>Leucophaea maderæ</i> .	Muridés. Primates.	Encaps. cav. gen.	?	Exp.	Foster et Johnson 1939.
	<i>Mastophorus muris muris</i> (1).	<i>Aphodius fmetarius</i> . Blattes. Puces. <i>Tinea granella</i> . <i>Tenebrio molitor</i> .	Muridés.	Encaps. cav. gen.	40	Exp.	Leuckart 1876. Miyata 1939.
	<i>Spirura talpe</i> .	<i>Celonia aurata</i> .	<i>Talpa europæa</i> .	Encaps. cav. gen.	?	Morph.	Linstow 1877.
	<i>Spirura rytipleurites</i> .	Blattes.	Chat.	Encaps. cav. gen.	?	Exp.	Stephanski 1934.
	<i>Spirura rytipleurites</i> . <i>scurat</i> .	Ténébrionides. Scarabéides.	Hérisson.	Encaps. cav. gen.	23	Exp.	Scurat 1913 a. Chabaud — ce travail.

(1) Les documents biologiques concernant *M. gracilis* et *M. columbiana*, qui avaient été apportés par Cram en 1924 et 1926, figurent dans ce paragraphe, car ces deux espèces ont été mises en synonymie de *M. muris muris* par Chittwood 1938.

PLACE ZOOL.	PARASITE	HÔTE INTERMÉD.	HÔTE DÉFINIT.	LOCALISAT.	DURÉE MATUR.	EXP. MORPH.	RÉFÉRENCES
	<i>Spinitectus gracilis.</i>	<i>Hexagenia, Heptagenia, Streptoanura.</i>	Poissons.	Libre cav. gen.	11	Exp.	Gustafson 1939.
	<i>Cystidicola farionis.</i>	<i>Gammarus puter.</i>	Truites.	Libre cav. gen.	?	Morph.	Baylis 1931.
<i>Spiruridae.</i>	<i>Hadjelia truncata.</i>	Coléoptères Ténébrionides.	<i>Upupa epops.</i>	Encaps. cav. gen.	50 (à 18°)	Exp	Chabaud — ce travail.
<i>Habronematine.</i>	<i>Sicarius dipterum.</i>	Coléoptères Ténébrionides.	<i>Upupa epops.</i>	Libre cav. gen.	32 (à 18°)	Exp.	Chabaud — ce travail.
	<i>Seurocyrnea colini.</i>	<i>Blatella germanica.</i>	Gallinacés.	Libre cav. gen.	20	Exp.	Cram 1931.
	<i>Habronema</i> sp.	<i>Pimelia echidna.</i>	?	Libre cav. gen.	?	Morph.	Chabaud — ce travail.
	<i>Habronema megastoma.</i>	<i>Musca</i> sp. <i>Pseudopyrellia.</i>	Equidés.	Tubes de Malpighi.	16	Exp.	Roubaud et Desca- zeux 1921. Hill 1918.
	<i>Habronema microstoma.</i>	<i>Stomoxys, Lyptotosa, Sarcophaga, Musca.</i>	Equidés.	Corps gras.	?	Exp.	Roubaud et Desca- zeux 1922. Hill 1918.
	<i>Habronema musæ.</i>	<i>Musca</i> sp. <i>Sarcophaga, Pseudopyrellia.</i>	Equidés.	Corps gras.	16	Exp.	Ranson 1911-1913. Roubaud et Desca- zeux 1922.

PLACE ZOOL.	PARASITE	HÔTE INTERMÉD.	HÔTE DÉFINIT.	LOCALISAT.	DURÉE MATUR.	EXP. MORPH.	RÉFÉRENCES
<i>Hedrerinæ.</i>	<i>Hedreris androphora.</i>	<i>Asellus aquaticus.</i>	Tritons.	Libre cav. gen.	?	Exp.	Leuckart 1876.
<i>Tetrameridæ.</i> <i>Tetramerinæ.</i>	<i>Microtetrameres helix.</i>	Orthoptères.	Pigeon.	Encaps. cav. gen.	26	Exp.	Cram 1934.
	<i>Microtetrameres corax.</i>	<i>Blatella germanica.</i>	Corvidés.	Encaps. cav. gen.	?	Exp.	Schell 1953.
	<i>Tetrameres</i> sp.	<i>Oxya chinensis.</i> <i>Conocephalus.</i>	Passériformes.	Encaps. cav. gen.	21	Exp.	Kartman 1951.
	<i>Tetrameres crami.</i>	<i>Hyalatella. gammarius.</i>	Anseriformes.	Encaps. cav. gen.	20	Exp.	Swales 1936.
	<i>Tetrameres americana.</i>	<i>Melanoplus</i> sp. <i>Scyllina cyanipes.</i>	Oiseaux.	Encaps. cav. gen.	?	Exp.	Cram 1931.
	<i>Tetrameres flissipina.</i>	Crustacés. Orthoptères. Annélides.	Anseriformes, etc...	Libre cav. gen.	10	Exp.	Seurat 1919. Sugimoto et Nishiyama 1937. Garkavi 1949.
<i>Acuariidæ.</i> <i>Acuariinæ.</i>	<i>Acuaria anthuris.</i>	Orthoptères.	Oiseaux.	Encaps. cav. gen.	28	Exp.	Cram 1934.
	<i>Dispharynx spiralis.</i>	Isopodes.	Oiseaux.	Libre cav. gen.	26	Exp.	Piana 1896. Cram 1931.

PLACE ZOOL.	PARASITE	HÔTE INTERMÉD.	HÔTE DÉFINIT.	LOCALISAT.	DURÉE MATUR.	Exp. MORPH.	RÉFÉRENCES
	<i>Cheilospiroira spinosa</i> .	<i>Melanoplus</i> sp.	Gallinacés.	Encaps. cav. gen.	25	Exp.	Cram 1931.
	<i>Cheilospiroira hamulosa</i> .	Amphipode, Coléoptères, Orthoptères.	Gallinacés.	Encaps. cav. gen.	19	Exp.	Cram 1931. Alicata 1943. Dotsenko 1953.
	<i>Synhimantus spinulatus</i> .	Ostracodes.	Ardéiformes.	Libre cav. gen.	13	Exp.	Chabaud 1950.
	<i>Echinuria uncinata</i> .	<i>Daphnia pulex</i> .	Ansériformes.	Libre cav. gen.	13	Exp.	Hamann 1893. Romanova 1947.
Seuratiæ.	<i>Streptocara crassicauda</i> .	<i>Gammarus lacustris</i> .	Ansériformes.	Libre cav. gen.	19	Exp.	Garkavi 1949.
Gnathostomatidæ, Spiroxiæ.	<i>Spirocyx contortus</i> .	<i>Cyclops</i> sp.	Tortues.	Libre cav. gen.	? + 12	Exp.	Hedrick 1935.
	<i>Hartelia gallinarum</i> .	<i>Hodotermes pretoriensis</i> ouvriers.	Poules.	Libre cav. gen.	?	Exp.	Theiler 1918.
Gnathostomatinae.	<i>Echinocephalus gracilis</i> .	<i>Margaritifera vulgaris</i> .	?	Muscle adducteur.	?	Morph.	Stossich in. Shipley et Hornell 1906.
	<i>Echinocephalus pseudouncinatus</i> .	<i>Haliotis corrugata</i> .	?	Encaps. piéd.	?	Morph.	Millemann 1951.
	<i>Echinocephalus uncinatus</i> .	Oursins- Mollusques.	Sélaclens.	Gonades cav. gen.	?	Morph.	Hopkins 1935.

PLACE ZOOL.	PARASITE	HÔTE INTERMÉD.	HÔTE DÉFINIT.	LOCALISAT.	DURÉE MATH.	EXP. MORPH.	RÉFÉRENCES
	<i>Gnathostoma spinigerum</i> .	<i>Cyclops</i> sp. + poissons.	Mammifères.	Libre cav. gen.	6 + 6	Exp.	Prommas et Daengsvang 1933 et 1937, Africa et al. 1936.
<i>Physalopteroides</i> , <i>Physalopteridae</i> .	<i>Proleptus obtusus</i> .	<i>Carcinus maenas</i> , <i>Eupagurus bernhardus</i> .	Sélagins.	?	?	Morph.	Lloyd 1928.
	<i>Physaloptera hispida</i> .	<i>Blattella germanica</i> .	Rongeurs.	Encaps. épith. intest.	30	Exp.	Schell 1952.
	<i>Physaloptera mazillaris</i> .	<i>Blattella germanica</i> .	Carnivores.	Encaps. cav. gen.	28	Exp.	Hobmaier 1944.
	<i>Physaloptera turgida</i> .	<i>Blattella germanica</i> .	Marsupiaux.	Encaps. cav. gen.	27	Exp.	Alicata 1937.
	<i>Physaloptera rara</i> .	<i>Blattella</i> , <i>Tribolium</i> .	Carnivores.	Encaps. cav. gen.	21	Exp.	Petri 1950.
	<i>Physaloptera</i> sp.	<i>Labidura riparia</i> .	?	Libre cav. gen.	?	Morph.	Basir 1948.
	<i>Abbreviata caucasica</i> .	<i>Morica planata</i> .	Primates.	Encaps. cav. gen.	?	Morph.	Chabaud — ce travail.
	<i>Abbreviata abbreviata</i> .	Larve <i>Ateuchus</i> .	Lézards.	Cavité abdominale.	?	Morph.	Seurat 1916 a.
	<i>Abbreviata</i> sp. n° 2.	<i>Tentyria mucronata</i> .	?	cav. gen.	?	Morph.	Chabaud — ce travail.
	<i>Thabunaea impar</i> (?).	<i>Gymnogryllus erythrocephalus</i> .	Lézards.	Encaps. cav. gen.	?	Morph.	Basir 1949.

PLACE ZOOL.	PARASITE	HÔTE INTERMÉD.	HÔTE DÉFINIT.	LOCALISAT.	DURÉE MATUR.	EXP. MORPH.	RÉFÉRENCES
<i>Filarioidæ</i> , <i>Incertæ sedis</i> .	<i>Filaria</i> <i>cypseli</i> .	<i>Mallophage</i> , <i>Lelethine</i> .	<i>Cypselus</i> <i>affinis</i> .	Corps gras.	?	Exp.	Dutton 1905.
	<i>Filaria</i> <i>mitchelli</i> .	? Tique.	<i>Heloderma</i> <i>suspectum</i> .	?	?	?	Smith 1910.
<i>Stephanoflariidæ</i> .	<i>Icosiella</i> <i>neglecta</i> .	<i>Forcipomyia</i> <i>velox</i> , <i>Sycorax silacea</i> .	Batraciens.	Muscles thorac.	22	Exp.	Desportes 1942.
<i>Filariidæ</i> , <i>Filarinæ</i> .	<i>Filaria</i> <i>maris</i> .	<i>Ixodes</i> <i>ricinus</i> .	Carnivores, <i>Hystrix</i> .	?	?	Morph. ?	Baldasseroni 1909.
	<i>Paraflaria</i> <i>multipapillosa</i> .	<i>Diptères</i> sp. <i>Musca</i> sp.	Equidés.	?	?	Morph.	L o s e v, Erokhin et Nikanorov 1937. Baumann 1946.
<i>Dicheilonematinæ</i> .	<i>Setaria</i> <i>labiato-papillosa</i> .	<i>Stomoxys</i> <i>calcitrans</i> .	Ongulés.	Muscles thorac.	?	Morph. ?	Noé 1903.
<i>Dipetalonematidæ</i> , <i>Oswaldoflariinæ</i> .	<i>Oswaldoflaria</i> <i>chlangydosauri</i> .	<i>Culex fatigans</i> , <i>C. annulirostris</i> .	Reptiles.	Muscles thorac.	30	Exp	Bancroft et Johnston <i>in Johnston et</i> Mawson 1943. Mackerras 1953.
	<i>Conispiculum</i> <i>flavescens</i> .	<i>Culex fatigans</i> .	Lézards.	Muscles thorac.	15	Exp.	P a n d i t, Pandit et Yser 1929. Menon, Ramanurti et Rao 1944.

PLACE ZOOL.	PARASITE	HÔTE INTERMÉD.	HÔTE DÉFINIT.	LOCALISAT.	DURÉE MATUR.	Exp. MORPH.	RÉFÉRENCES
<i>Dirofilaria immitis</i> .	<i>Folegella brachyoptera</i> .	<i>Aedes ægypti</i> , <i>Culex</i> sp.	Batraciens.	?	20	Exp.	Causey 1939 c. Kotcher 1941.
	<i>Folegella ranæ</i> .	<i>Aedes ægypti</i> , <i>Culex</i> sp.	Batraciens.	?	16	Exp.	Causey 1939 b.
	<i>Folegella duboisi</i> .	<i>Culex molestus</i> .	Batraciens.	Hæmocoel. Musc. thor.	14	Exp.	Witenberg et Gerich- ter 1944.
	<i>Folegella dolichoptera</i> .	<i>Aedes ægypti</i> , <i>Culex</i> sp.	Batraciens.	?	13	Exp.	Causey 1939 a.
	<i>Dirofilaria scapiceps</i> .	<i>Aedes</i> sp.	Rongeurs.	Corps gras.	11	Exp.	Highby 1943 a.
	<i>Dirofilaria repens</i> .	<i>Aedes ægypti</i> .	Canidés.	Tubes de Malpighi.	9 (à 37°)	Exp.	Fülleborn 1908. Bernard et Bauche 1913.
	<i>Dirofilaria immitis</i> .	Moustiques, Puces.	Canidés.	Tubes de Malpighi.	8 (à 37°)	Exp.	Grassi et Noé 1900. Galliard et Dang Van Ngu 1938.
	<i>Loa loa</i> .	Tabanides.	Homme.	Corps gras.	10	Exp.	Kleine 1915. Connal et Connal 1922.
<i>Dipetalonematinae</i> .	<i>Litonosoides carinii</i> .	<i>Lyponotus bacoti</i> .	Rongeurs.	Hæmocoel.	15	Exp.	Williams et Brown 1945. Williams 1948. Scott, Macdonald et Ternan 1951.

PLACE ZOOL.	PARASITE	HÔTE INTERMÉD.	HÔTE DÉFINIT.	LOCALISAT.	DURÉE MATUR.	Exp. MORPH.	RÉFÉRENCES
	<i>Dipetalonema blanci.</i>	<i>Ornithodoros tariakowskyi.</i> <i>Ithipicephalus</i> sp.	Rongeurs.	Hæmocoel.	22	Exp.	Baltazard, Chabaud et Minou 1952. Chabaud — ce travail.
	<i>Dipetalonema grassii.</i>	<i>Rhipicephalus sanguineus.</i>	Canidés.	Hæmocoel.	?	Exp.	Noé 1908.
	<i>Dipetalonema reconditum.</i>	Siphonaptères. <i>Ixodidae.</i>	Canidés.	Corps gras.	?	Exp.	Calandruccio 1892. Grassi 1888.
	<i>Dipetalonema arbula.</i>	Culicidés.	Rongeurs.	Corps gras.	9	Exp.	Highby 1943 b.
	<i>Dipetalonema streptocerca.</i>	<i>Culicoides</i> sp.	Homme.	Muscles thorac.	7	Exp.	Chardome et Peel 1949.
	<i>Dipetalonema perstans.</i>	<i>Culicoides austeni.</i>	Homme.	Muscles thorac.	9	Exp.	Sharp 1928. Hopkins et Nicholas 1952.
	<i>Mansonella ozzardi.</i>	<i>Culicoides furcans.</i>	Homme.	Muscles thorac.	8	Exp.	Buckley 1933, 1934.
	<i>Wuchereria bancrofti.</i>	Culicidés.	Homme.	Muscles thorac.	10	Exp	Manson 1878. Abe 1937.
	<i>Wuchereria malayi.</i>	Culicidés.	Homme.	Muscles thorac.	6	Exp.	Brug 1931. Feng 1936.

PLACE ZOOL.	PARASITE	HÔTE INTERMÉD.	HÔTE DÉFINIT.	LOCALISAT.	DURÉE MATUR.	EXP. MORPH.	RÉFÉRENCES
<i>Onchocercinae.</i>							
	<i>Onchoerca cervicalis.</i>	<i>Calicoïdes nubeculosus.</i>	Equidés.	Muscles thorac.	24	Exp.	Steward 1933. (1)
	<i>Onchoerca gutturosa.</i>	<i>Simulium ornatum.</i>	Bétail.	Muscles thorac.	19	Exp.	Steward 1937.
	<i>Onchoerca gibsoni.</i>	<i>Calicoïdes</i> sp.	Bétail.	Muscles thorac.	8	Exp.	Buckley 1938.
	<i>Onchoerca volutus.</i>	<i>Simulium</i> sp.	Homme.	Muscles thorac.	7	Exp.	Blacklock 1926 a et b.
	<i>Onchoerca cecutiens.</i>	<i>Simulium</i> sp.	Homme.	Muscles thorac.	7	Exp.	Hoffmann 1930.

(1) Nous ne faisons pas figurer dans ce tableau les récentes publications de Moigroux sur le cycle évolutif d'*Onchoerca reticulata* Dies. (C. R. Acad. Sc., CCXXXIII, 1951, p. 102, et C. R. Soc. biol., CXLV, 1951, p. 1572) car, depuis Sandground 1931, beaucoup d'auteurs admettent la synonymie de *reticulata* avec *cervicalis*.

ANNEXE III

Place zoologique des genres cités dans le texte

(L'annexe II comportant déjà une classification, les espèces qui y figurent ne sont pas citées ici).

Aphasmidia

Enoplida

Dorylaimina *Trichuroidea*

Trichuridæ

Muspicidæ

Robertdolfusidæ

Capillaria

Muspicea

Robertdolfusa

Phasmidia

Rhabditida

Rhabditina

Strongylina

Rhabditoidea

Strongyloidea

Metastrongyloidea

Rhabditidæ

Syngamidæ

Metastrongylidæ

Rhabditis

Syngamus

Dictyocaulus

Protostrongylus

Metastrongylus

Ascaridina

Oxyuroidea

Ascaroidea

Oxyuridæ

Heterakidæ

Ascarididæ

Buckleyenterobius

Subulura

Hoplodontophorus

Goezia

Spirurida

Camallanina

Camallanoidea

Dracunculoidea

Camallanidæ

Dracunculidæ

Thelaziidæ

Procamallanus

Camallanus

Dracunculus

Pneumospirura

Vogeloides

Thelazia

Rhabdochona

Physocephalus

Ascarops

Streptopharagus

Spirocerca

Gongylonema

Spiruridæ

Protospirura

Spirura

Hartertia

Spinitectus

Cystidicola

Hadjelia

Sicarius

Seurocyrnea

Habronema

Hedruris

Tetrameridæ

Tetrameres

Geopetitia

Crassicauda

Acuariidæ

Paracuarina

Acuarina

Dispharynx

Cheilospirura

Echinuria

Synhimantus

Desportesius

Cosmocephalus

Gnathostomatidæ

Spiroxya

Gnathostoma

Physalopteroidea

Physalopteridæ

Abbreviata

Physaloptera

Filaroidea

Stephanofilariidæ

Dipetalonematidæ

Icosiella

Dirofilaria

Loa

Dipetalonema

Wuchereria

Résumé et conclusions

I. — Dans la première partie de ce travail, nous exposons nos recherches sur le cycle évolutif d'un certain nombre de Spirurides ou de Nématodes proches des Spirurides par leur biologie.

1. — *Subulura bolivari* de la Chevêche

L'évolution s'effectue chez certains Ténébrionides (*Pimelia*, *Blaps*, *Gonocephalum*) et présente tous les caractères habituels à l'évolution des Spiruroïdes. Ce fait, extrêmement surprenant chez un *Ascaridina*, avait été signalé une première fois par Alicata, chez *S. brumpti*. Il semble donc que ce soit un fait général pour les *Subulura*.

2. — *Pneumospirura* sp.

Description d'une larve attribuée aux *Vogeloidinæ* et comparaison avec une larve de Métastrongylide pour souligner les convergences entre les deux groupes, et dans l'espoir de faciliter la découverte du premier hôte intermédiaire.

3. — *Physocephalus theodoridesi* n. sp.

Larve provenant d'un *Trox perlatus* des Pyrénées-Orientales, proche de *Physocephalus sexalatus*. Cette larve, ne pouvant se rapporter à aucun Nématode de la faune européenne, correspond, très probablement, à une espèce encore inconnue à l'état adulte.

4. — *Ascarops joliveti* n. sp.

Larve proche de celle de l'*A. strongylina*, récoltée chez le Ténébrionide *Hegeter tristis* aux Iles Canaries. L'hôte définitif semble facile à découvrir, étant donné le très petit nombre de Mammifères qui vivent aux Canaries.

5. — *Streptopharagus kutassi* du Merion

(Premier cycle élucidé dans le genre). La présence de ces larves chez des Pimélies de Mauritanie, conservées au Vivarium du Jardin des Plantes, s'est expliquée par la notion de contact avec des Mérions

provenant d'Iran. L'étude morphologique des larves infestantes, et d'une larve, provenant de l'infestation expérimentale d'un rat blanc, permet en effet d'affirmer leur identité avec un *Streptopharagus* fréquent chez les *Muridæ* sauvages iraniens.

6. — *Gongylonema problematicum* des Muridés

Nous avons obtenu l'évolution de ce *Gongylonème* chez les *Blaps* récoltés dans les terriers des rongeurs. La découverte de ce cycle nous permet d'établir la synonymie des larves de *Gongylonèmes* de plusieurs espèces voisines, et apporte ainsi la connaissance des hôtes intermédiaires de ces dernières espèces.

Ce cycle évolutif a l'intérêt de montrer, chez les Nématodes, l'existence d'espèces, presque indistingables à l'état adulte, et qui ont des formes larvaires complètement différentes.

7. — *Spirura rytipleurites seurati* n. var.

Plusieurs constatations morphologiques, biologiques et épidémiologiques nous conduisent à séparer le *Spirura* du Hérisson nord-africain de l'espèce type, parasite du Chat.

Nous apportons la première démonstration de l'existence d'un cycle raccourci chez un Nématode : le troisième stade larvaire n'entre pas en diapause chez les Ténébrionides hôtes intermédiaires, mais continue à croître. Cette larve se transforme en un quatrième stade sexué, peu de temps après son arrivée chez l'hôte définitif, sans qu'il soit possible de mettre en évidence une quatrième mue ou l'équivalent d'une quatrième mue.

Le pouvoir infestant se manifeste aussi bien chez les larves du troisième stade, très jeunes, que chez les larves ayant subi une évolution complète chez l'Insecte, et le développement du troisième stade reste très comparable lorsqu'il s'effectue chez l'Insecte ou chez le Vertébré.

Sachant que, chez les Nématodes libres, la cause déterminante de l'enkystement est la disette d'aliments, nous constatons un phénomène comparable chez les Nématodes parasites. La rupture de la diapause du troisième stade ne s'observe que chez des espèces dont les larves conservent une nourriture abondante à leur portée, parce qu'elles restent libres, ou parce qu'elles ont un encapsulement tardif. Nous constatons enfin que la larve du *Spirura* du Hérisson entraîne une réaction spécialement forte dans les tissus de l'Insecte parasité, et, de ce fait, conserve beaucoup de matières nutritives

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

8. — *Sicarius dipterum* de la Huppe

(Premier cycle élucidé dans le genre). A 18°, le cycle s'effectue en 32 jours, chez différents Coléoptères Ténébrionides. L'extrémité céphalique de la larve infestante a une anatomie très comparable à celle de l'adulte. Ainsi que l'avait déjà remarqué Cram pour *Seurocyrnea colini*, la larve reste libre, ou a un encapsulement tardif. On pourrait peut-être envisager cette propriété comme un des éléments ancestraux qui ont conduit au cycle très spécialisé des *Habronema*, parasites d'Equidés.

9. — *Hadjelia truncata* de la Huppe

(Premier cycle élucidé dans le genre). Evolution remarquablement lente (50 jours à 18°) chez différentes espèces de Ténébrionides. La larve du troisième stade possède un cycle externe de huit papilles céphaliques, alors que l'adulte a des papilles complètement fusionnées. Cette constatation est importante, car elle apporte une confirmation aux hypothèses phylogéniques de Chitwood et Wehr. Les caractères du cycle confirment la place d'*Hadjelia* parmi les *Habronematinae* et l'éloignent des *Schistorophinae*.

10. — *Habronema* sp.

Larve parasite d'une *Pimelia echidna* du Maroc, très remarquable par le fait qu'elle permet d'assister à la formation tardive de pseudolèvres autour d'une bouche hexagonale, ce qui confirme une des hypothèses fondamentales de Chitwood et Wehr.

11 et 12. — *Agamospirura* sp. n° 1

Larve parasite d'une *Pimelia tristis* du Maroc, et

Agamospirura sp. n° 2

Larve parasite d'un *Scaurus sticticus* de Banyuls, paraissent toutes deux appartenir à la sous-famille des *Habronematinae*.

13. — Agamospirura sp. n 3

Récoltée chez des *Akis elegans* du Maroc, cette petite larve semble appartenir à la famille des *Acuariidæ*. Elle est remarquable par un cycle interne de papilles céphaliques, qui est constamment atrophié chez les *Acuariidæ* adultes. Sa localisation chez l'hôte est également curieuse, car elle se développe dans les cellules de l'épithélium intestinal, sur une zone strictement limitée à la jonction de l'intestin moyen et de l'intestin postérieur.

14. — Synhimantus spinulatus du Garde-bœuf

(Premier cycle élucidé dans le genre). Le Nématode évolue chez deux espèces d'Ostracodes. Ayant donné le détail du cycle dans une note antérieure, nous en rappelons seulement les caractéristiques les plus importantes.

15. — Abbreviata caucasica des Primates

Les larves récoltées chez un *Morica planata* du Maroc, à un endroit où les *Macacus sylvanus* sont abondants, correspondent morphologiquement à l'*A. caucasica*, parasite de Primates ; l'hôte intermédiaire était intéressant à connaître, car l'*A. caucasica* a été signalé chez l'homme.

16 et 17. — Abbreviata spp.

Description de deux nouvelles larves d'*Abbreviata*, l'une provenant d'un *Tentyria mucronata* des environs de Salses (Pyrénées-Orientales), l'autre de l'estomac d'un Crapaud marocain. Elles correspondent probablement à des adultes non encore décrits.

18. — Dipetalonema blanci du Mériou

Dans une note préliminaire, faite en collaboration avec Baltazard et Minou, nous avons publié l'obtention du cycle évolutif de cette Filaire chez un Ornithodore et un Rhipicéphale, et avons souligné sa valeur comme matériel de laboratoire pour les recherches de chimiothérapie. Nous étudions cette fois les caractères biologiques du cycle.

Certains éléments du cycle sont très spécialisés :

a) Une spécificité parasitaire forte dans le choix de l'hôte intermédiaire. Alors que la Filaire évolue chez les deux Tiques (zoologiquement éloignées) qui se trouvent dans les terriers des Mérions, elle n'évolue pas chez la plupart des autres espèces de Tiques, et cela même chez des formes zoologiquement très proches des vecteurs naturels.

b) Une partie du développement chez l'Ornithodore se fait au contact des tissus musculaires.

c) Il semble exister une évolution abrégée, car nous n'avons pu voir qu'une mue chez l'Ornithodore. Le second stade larvaire reste enclos pendant toute son évolution dans la dépouille du premier stade, et la mue larvaire correspond à l'expulsion de deux cuticules superposées. Il s'agit donc ici d'une adaptation très différente de celle qui a été observée chez *Spirura rytipleurites seurati*. Dans les deux cas, l'évolution paraît s'effectuer avec seulement l'intervention de trois mues, mais, dans le cas du *Spirura*, les stades larvaires sont normaux et c'est le quatrième stade qui est sexué ; dans le cas de la Filaire, au contraire, il semble y avoir simplement une expulsion retardée de la cuticule du premier stade, et la forme sexuée correspond en réalité à l'adulte.

d) L'inoculation au Mérion se fait par passage des larves à travers les pièces buccales de l'Ornithodore, au moment de la piqure.

Au contraire, d'autres éléments sont atypiques pour un cycle de Filaire et rappellent l'évolution des Spirurides :

a) L'évolution chez l'hôte intermédiaire est lente (22 jours à 28°).

b) Il y a une absence totale de stade en saucisse. Le début du deuxième stade larvaire est moins trapu que ne l'est le stade correspondant de certains Spirurides.

*
**

II. — Dans la seconde partie du travail, nous nous sommes attachés à mettre en évidence la valeur taxonomique des caractères biologiques.

Nous cherchons à démontrer que l'adaptation d'un Spiruride à son hôte définitif est beaucoup plus ancienne que ne l'est son adaptation à l'hôte intermédiaire.

Dans le cas de l'hôte définitif, l'allure des processus évolutifs qui ont conduit aux espèces très spécialisées devient très difficile à préciser, car, étant donné l'ancienneté du phénomène, les formes inter-

médiaires ont disparu et les phénomènes de convergence ont joué. Au contraire, dans le cas de l'hôte intermédiaire, on peut espérer que les phénomènes d'adaptation qui sont relativement récents ont laissé des traces plus précises.

Nous pensons donc que le degré d'adaptation du parasite à son vecteur traduit plus fidèlement sa place zoologique, que ne peut le faire son degré d'adaptation à l'hôte définitif.

L'étude d'un cycle évolutif peut donner des renseignements sur la place zoologique du parasite par deux voies différentes :

1° LA MORPHOLOGIE LARVAIRE

Nous distinguons, après Seurat, les structures larvaires adaptatives et les structures larvaires phylétiques.

Parmi les premières, Seurat a déjà signalé le cas des cordons céphaliques des *Acuariinæ* : les larves des espèces spécialisées revêtent la morphologie des adultes d'espèces plus primitives. Nous établissons une série presque complète de cette belle orthogénèse.

Parmi les structures phylétiques, Seurat a déjà mis en évidence l'intérêt de l'appareil génital femelle. Nous insistons, de notre côté, sur les formations céphaliques. Certaines structures permettent d'établir une sériation entre genres voisins ; mais, fait encore plus important, il est possible de confirmer les hypothèses fondamentales qui ont servi de base au système de Chitwood et Wehr : réduction des papilles céphaliques et apparition secondaire des pseudo-lèvres.

2° LES CARACTÈRES DU CYCLE

Nous étudions successivement l'allure des métamorphoses, la nature zoologique de l'hôte intermédiaire, et la localisation du parasite chez celui-ci. Comme on peut s'y attendre dans un groupe récemment adapté à son parasite, il n'y a aucune spécificité phylogénique, mais seulement une spécificité éthologique. Nous proposons le terme de « spécificité écologique » pour désigner le cas où une spécificité éthologique s'est fixée dans l'évolution, et est devenue stricte : par exemple, la Filaire du Mérion évolue aussi bien chez le Rhipicéphale que chez l'Ornithodore qui se trouvent dans les terriers, mais n'évolue pas chez des Ornithodores zoologiquement très proches des vecteurs naturels.

Nous croyons pouvoir tirer comme conclusion de cette étude que la nature de l'hôte intermédiaire, aussi bien que la localisation de la larve chez son hôte sont déterminées essentiellement par le degré de séclusion réalisé dans la biologie du parasite. Lorsque le Nématode

vit, à l'état adulte, dans un milieu très différencié, la larve ne peut évoluer que dans un milieu également très spécialisé, largement séparé du milieu extérieur, et à métabolisme élevé. Il y a donc une « spécificité par affinité de métabolisme ». Le milieu nécessaire à l'évolution d'une larve paraît avoir un métabolisme d'autant plus actif que la larve appartient à une espèce plus spécialisée.

Ces notions sont malheureusement très difficiles à préciser dans le détail, mais nous croyons qu'il est possible de négliger la nature exacte des processus physiologiques en cause, et qu'il faut, pour les mettre en évidence, n'en considérer que les effets globaux. Nous pensons qu'à ce point de vue, le meilleur élément d'appréciation est donné par le nombre de jours nécessaires aux larves pour atteindre le stade infestant chez leur hôte intermédiaire. En effet, si l'espèce est primitive, elle évoluera dans un milieu peu différent du milieu extérieur, à métabolisme bas, et la durée de maturation de la larve sera longue.

Une revue de la littérature portant sur tous les cycles déjà élucidés confirme entièrement cette hypothèse. Il est même très remarquable de constater que certaines espèces très primitives, qui évoluent chez des hôtes intermédiaires à existence courte, suivent cependant la règle grâce à différentes adaptations qui permettent une maturation complémentaire en dehors de l'hôte intermédiaire (larves infestantes au deuxième stade larvaire, développement partiel dans le milieu extérieur, fin du développement chez un deuxième hôte intermédiaire obligatoire).

Il n'existe finalement que deux exceptions : les Habronèmes d'Equidés et les Thélazies du bétail, qui ont des adaptations fortuites, non caractéristiques du phylum.

III. — La confrontation des éléments biologiques, mis en évidence dans le chapitre précédent, et des données morphologiques, paraît permettre les conclusions suivantes :

1° Les Spirurides forment un groupe parfaitement séparé des autres Nématodes. Les analogies biologiques ou morphologiques avec les Métastrongylides ou les *Subulura* sont de pures convergences.

2° Les caractères biologiques des Spirurides s'accordent admirablement avec la taxonomie de Chitwood et Wehr. Certaines structures larvaires confirment les hypothèses qui ont servi de base à ce système, et, à l'exception d'un petit nombre de cas répondant à des

adaptations spéciales, les caractères biologiques permettent une sériation qui coïncide avec la classification basée sur la morphologie imaginale.

Seuls, les Physaloptères font exception, et nous sommes conduits à les considérer comme un phylum indépendant, qui se serait séparé brusquement et très précocement des autres Spirurides. Nous les isolons donc dans une nouvelle superfamille, les *Physalopteroïdea*.

3° Contrairement aux autres Spiruroïdes, les Filaires ne semblent pas former un phylum homogène. Elles paraissent actuellement contenir un grand nombre de rameaux détachés de différents Spirurides primitifs à des époques variées.

(*Institut de Parasitologie de la Faculté de Médecine de Paris*).

Directeur : H. GALLIARD).

(*Laboratoire d'Helminthologie Coloniale et de Parasitologie comparée*).

Directeur : R-Ph. DOLLFUS).

(*Laboratoire Arago (Banyuls-sur-Mer)*. Directeur : G. PETIT).

(*Institut Pasteur du Maroc*. Directeur : G. BLANC).

(*Institut Pasteur de l'Iran*. Directeur : M. BALTAZARD).

BIBLIOGRAPHIE

- ABE (S.). — Development of *Wuchereria bancrofti* in the mosquito, *Culex quinquefasciatus*. *J. Med. Ass. Formosa*, XXXVI, 1937, 483-519 + 5 Pl. (En japonais, résumé en anglais).
- AFRICA (C. M.), REFUERZO (P. G.) et GARCIA (E. Y.). — Further observations on the life cycle of *Gnathostoma spinigerum*. *Philippine J. of Sc.*, LXI, 1936, 221-225.
- ALICATA (J. E.). — Early developmental stages of Nematodes occurring in swine. *U.S. Dept. Agric. Tech. Bull.*, n° 489, 1935, 96 pp., fig. 1-30.
- ALICATA (J. E.). — Larval development of the spirurid nematode *Physaloptera turgida*, in the cockroach, *Blattella germanica*. *Papers on Helm.* 30 gr. *Jub. K. I. Skrjabin*, 1937, 11-14.
- ALICATA (J. E.). — The life history of the Gizzard-worm (*Cheilospirura hamulosa*) and its mode of transmission to chickens, with special reference to Hawaiian conditions. *Liv. Jub. Pr. L. Travassos*, 1938, 11-19, fig. 1 + 5 Pl.
- ALICATA (J. E.). — Preliminary note on the life history of *Subulura brumpti*, a common cecal Nematode of poultry in Hawaii. *J. Parasit.*, XXV, 1939, 179-180, fig. 1.
- BAER (J. G.). — Les Helminthes parasites des Vertébrés. Relations phylogéniques entre leur évolution et celle de leurs hôtes. Conséquences biologiques et médicales. *Ann. Sc. de Franche-Comté*, Besançon, II, 1946, 99-113.

- BALDASSERONI (V.). — *Ixodes ricinus* L. infetto da embrioni di *Filaria*. *Bull. Soc. ent. italian.*, XL, 171-179, 1909.
- BALTAZARD (M.), CHABAUD (A.-G.) et MINOU (A.). — Cycle évolutif d'une filaire parasite de Mérion. *C.R. Acad. Sc.*, CCXXXIV, 1952, 2115-2117.
- BASIR (M. A.). — On a *Physaloptera* larva from an Insect. *Canad. J. of Research*, D, XXVI, 1948, 197-200, fig. 1-2.
- BASIR (M. A.). — On a larval Nematode from an Insect with a note on the genera *Thubunaea* Seurat 1914 and *Physalopteroides* Wu and Liu 1940. *J. Parasit.*, XXXV, 1949, 301-305, fig. 1-5.
- BAUMANN (R.). — Beobachtungen beim parasitären Sommerbluten der Pferde. *Wiener Tierärz. Monatssch.*, XXXII, 1946, 52-55.
- BAYLIS (H. A.). — On the nematode genus *Streptopharagus*, with some remarks on the genus *Spirocerca*. *Trans. Roy. Soc. Trop. Med. a. Hyg.*, XVI, 1923, 486-497, fig. 1-10.
- BAYLIS (H. A.). — On *Gongylonema* collected in Italy during October 1924, with some observations on the genus. *Jour. Trop. Med. and Hyg.*, XXVIII, 1925, p. 413-419.
- BAYLIS (H. A.). — *Gammarus pulex* as an intermediate host for Trout-parasites. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, Sér. 10, VII, 1931, 431-435, fig. 1-4.
- BAYLIS (H. A.), PAN (T. C.) et SAMBON (J.). — Some observations and experiments on *Gongylonema* in North Italy. A preliminary note. *J. Trop. Med. and Hyg.*, XXVIII, 1925, 413-419.
- BERNARD (P.-N.) et BAUCHE (J.). — Conditions de propagation de la filariose du chien, *Stegomyia fasciata*, hôte intermédiaire de *Dirofilaria repens*. *Bull. Soc. Path. Exot.*, VI, 1913, 89-99, fig. 1-9.
- BIOCCA (E.) et CHABAUD (A.-G.). — Description d'une nouvelle espèce du genre *Metathelazia* (Nematoda-Spiruroidea). *Ann. Parasit.*, XXVII, 1952, 394-399, fig. 1-3.
- BLACKLOCK (D. B.). — The development of *Onchocerca volvulus* in *Simulium damnosum*. *Ann. Trop. Med. a. Parasit.*, XX, 1926a, 1-49, fig. 1-10 + 4 Pl.
- BLACKLOCK (D. B.). — The further development of *Onchocerca volvulus* Leuckart in *Simulium damnosum* Theob. *Ann. Trop. Med. a. Parasit.*, XX, 1926b, 203-218, fig. 1 + Pl. XIX.
- BLANC (G.). — Un nématode nouveau (*Streptopharagus armatus* n. gen., n. sp.), parasite du Macaque (*Macacus cynomolgus*). *C.R. Soc. Biol.*, LXXII, 1912, 456-457.
- BODENHEIMER (F. S.). — Die parasitären Beziehungen zwischen Würmern und Insekten. *Centralbl. f. Bakt. u. Parasit.*, Abt. II, LVIII, 1923, 220-242.
- BRACKETT (S.). — Description and life history of the Nematode *Dracunculus ophidensis* n. sp., with a redescription of the genus. *J. Parasit.*, XXIV, 1938, 353-361.
- BRUG (S. L.). — Filariasis in the Dutch East Indies. *Proc. Roy. Soc. Med.*, 1931, XXIV, 663-674.
- BRUMPT (E.). — *Muspicea borreli* Sambon 1925 et cancers des souris. *Ann. Parasit.*, VIII, 1930, 309-343, fig. 1-10 + Pl. XI-XIV.
- BRUMPT (E.). — Nématelminthes parasites des Rats sauvages (*Epimys norvegicus*) de Caracas. I. *Protospirura bonnei*. Infections expérimentales et spontanées. Formes adultes et larvaires. *Ann. Parasit.*, IX, 1931, 344-358, fig. 1-9 + Pl. VIII.
- BUCKLEY (J. J. C.). — A note on the development of *Filaria ozzardi* in *Cuticoides furens* Poey. *J. Helm.*, XI, 1933, 257-258 + 1 Pl.

- BUCKLEY (J. J. C.). — On the development in *Culicoides furens* Poey, of *Filaria* (= *Mansonella*) *ozzardi* Manson, 1897. *J. Helm.*, XII, 1934, 99-118 + 8 Pl.
- BUCKLEY (J. J. C.). — On *Culicoides* as a vector of *Onchocerca gibsoni* (Cleland et Johnston, 1910). *J. Helm.*, XVI, 1938, 121-158, fig. 1-15 + 5 Pl.
- BUTNER (A.). — La progénèse chez les Trématodes digénétiques. Sa signification. Ses manifestations. Contribution à l'étude de son déterminisme. *Ann. Parasit.*, XXV, 1950, pp. 376-434 ; XXVI, 1951, pp. 19-66, pp. 138-189 ; XXVII, pp. 279-317, fig. 1-68.
- CALANDRUCCIO (S.). — Descrizione degli embrioni e delle larve della *Filaria recondita* (Grassi). *Atti dell' Acc. Gionia di Sc. Nat. in Catan.*, V, 1892, p. 1-15 du tiré à part, fig. 1-17.
- CAMPANA (Y.) et CHABAUD (A.-G.). — Note sur quelques Nématodes africains. Collection Camille Desportes. *Ann. Parasit.*, XXV, 1950, 308-324, fig. 1-14.
- CAUSEY (O. R.). — Aedes and Culex mosquitoes as intermediate hosts of frog filaria, *Foleyella* sp. *Americ. J. of Hyg.*, XXIX, 1939a, Sect. C, 79-81.
- CAUSEY (O. R.). — The development of frog *Filaria* larvæ, *Foleyella ranæ*, in Aedes and Culex mosquitoes. *Americ. J. of Hyg.*, XXIX, 1939b, Sect. D, 131-132.
- CAUSEY (O. R.). — Development of the larval stage of *Foleyella brachyoptera* in Mosquitoes. *Amer. J. of Hyg.*, XXX, 1939 c. Sect. D, 69-71.
- CHABAUD (A.-G.). — Contribution à l'étude du cycle évolutif du genre *Metathelazia* Shinker, 1931. *Ann. Parasit.*, XXIV, n° 1-2, p. 60-66, fig. 1-4, 1949a.
- CHABAUD (A.-G.). — A propos du cycle évolutif d'un *Synhimantus* (Nematoda-Acuariidæ), recherche des lois qui régissent la vitesse du développement suivant la place zoologique du parasite et la biologie de l'hôte intermédiaire. *Bull. Soc. Zool. France*, LXXIV, 1949b, 342-345.
- CHABAUD (A.-G.). — Cycle évolutif de *Synhimantus* (*Desportesius*) *spinulatus* (Nematoda-Acuariidæ). *Ann. Parasit.*, XXV, 1950a, 150-166, fig. 1-4.
- CHABAUD (A.-G.). — Sur le réencapsulement des larves d'Acuariidæ. *Vie et Milieu*, I, 1950b, 69-73, fig. 1.
- CHABAUD (A.-G.). — Cycle évolutif, chez des Coléoptères Ténébrionides, de deux espèces de Nématodes *Habronematinae* (genre *Sicarius* et genre *Hadjelia*) parasites de *Upupa epops* L., à Banyuls. *C.R. Acad. Sc.*, CCXXXII, 1951a, 564-565.
- CHABAUD (A.-G.). — Description d'un Nématode parasite de Mésange, *Geopetitia pari*, n. g., n. sp., intermédiaire entre *Tetrameridæ* et *Crassicaudidæ* et hypothèses sur l'interprétation phylogénique des helminthes de ce groupe. *Ann. Parasit.*, XXVI, 1951b, 190-200, fig. 1-4.
- CHABAUD (A.-G.). — Le genre *Dipetalonema* Diesing, 1861 ; essai de classification. *Ann. Parasit.*, XXVII, 1952, 250-285, fig. 1-8.
- CHABAUD (A.-G.) et BIOCCA (E.). — Description de *Metathelazia servalis* n. sp. et observation sur le genre *Metathelazia*. *Bull. Soc. Zool. France*, LXXV, 1950, 260-267, fig. 1-6.
- CHABAUD (A.-G.) et CAMPANA (Y.). — *Avioserpens galliardi* n. sp., parasite de l'Aigrette *Egretta garzetta* L. *Ann. Parasit.*, XXIV, 1949, 67-76, fig. 1-5.
- CHABAUD (A.-G.) et CAMPANA (Y.). — A propos d'une variété nouvelle de *Synhimantus equispiculatus* Wu et Liu 1943, création d'un nouveau sous-genre (*Desportesius*) n. subgen. *Ann. Parasit.*, XXIV, 1949, 77-92, fig. 1-7.
- CHABAUD (A.-G.) et CAMPANA (Y.). — Note sur le genre *Hadjelia* Seurat 1916 (Nématodes-Spiruridæ). *Ann. Parasit.*, XXV, 1950a, 435-440, fig. A-C.

- CHABAUD (A.-G.) et CAMPANA (Y.). — Nouveau parasite remarquable par l'atrophie de ses organes : *Robertdollfusa paradoxa* (Nematoda, incertae sedis). *Ann. Parasit.*, XXV, 1950b, 325-334, fig. 1-4.
- CHANDLER (A. C.), ALICATA (J. E.) et CHITWOOD (M. B.). — Life history (Zooparasitica). II. Parasites of Vertebrates, chap. VI in Chitwood (B. G.) et Chitwood (M. B.), *An introduction to Nematodology*, Sect. 2, Part. II, 1941, 267-301, fig. 179-200.
- CHARDOME (M.) et PEEL (E.). — La répartition des filaires dans la région de Coquithatville et la transmission de *Dipetalonema streptocerca* par *Culicoides grahami*. *Ann. Soc. Belge Méd. Trop.*, XXIX, 1949, 99-118, fig. 1-9.
- CHITWOOD (B. G.). — The status of *Protospirura* vs. *Mastophorus* with a consideration of the species of these genera. *Liv. Jub. Pr. Travassos*, 1938, 115, 118 + 1 Pl.
- CHITWOOD (B. G.) et CHITWOOD (M. B.). — *An introduction to Nematodology*, Section I, Anatomy, 213 p., fig. 1-145, NN. Baltimore, 1950.
- CHITWOOD (B. G.) et WEHR (E. E.). — The value of cephalic structures as characters in nematode classification, with special reference to the superfamily *Spiruroidea*. *Zeitsch. f. Parasit.*, Bd. VII, 3 Heft, 1934, 273-335, fig. 1-20 + 1 Pl.
- CONNAL (A.) et CONNAL (S. L. M.). — The development of *Loa loa* (Guyot) in *Chrysops silacea* (Austen) and in *Chrysops dimidiata* (Van der Wulp). *Trans. Roy. Soc. Trop. Med. a. Hyg.*, XVI, 1922, 64-89 + 3 Pl.
- CRAM (E. B.). — A new Nematode, *Protospirura gracilis*, from the cat. *J. Amer. Veter. Med. Assoc.*, LXV, 1924, p. 1-3 du tiré à part, fig. 1-3.
- CRAM (E. B.). — A new Nematode from the rat and its life history. *Proc. U. S. Nat. Mus.*, LXVIII, 1926, Art. 15, 1-7 + 2 Pl.
- CRAM (E. B.). — Bird parasites of the Nematode suborders *Strongylata*, *Ascaridata* and *Spirurata*. *Smithson. Inst. U. S. Nat. Mus.*, Bull. 140, 1927, xvii + 465 pp., fig. 1-444.
- CRAM (E. B.). — Developmental stages of some Nematodes of the *Spiruroidea* parasitic in poultry and game birds. *U. S. Dept. Agr. Tech. Bull.*, n° 227, 1931, 27 pp., fig. 1-25 + 1 Pl.
- CRAM (E. B.). — Orthopterans and pigeons as secondary and primary hosts, respectively, for the crow stomach-worm, *Microtetrameres helix* (Nematoda-Spiruridae). *Proc. Helm. Soc. Wash.*, I, 1934a, 50.
- CRAM (E. B.). — Recent records of the gizzard worm, *Acuaria anthuris* (Rudolphi, 1819) (Nematoda : *Acuariidae*) with observations on its life history. *Proc. Helm. Soc. Wash.*, I, 1934b, 48-49, fig. 18.
- CRAM (E. B.). — New avian and insect hosts for *Gongylonema ingluvicola* (Nematoda : *Spiruridae*). *Proc. Helm. Soc. Wash.*, II, 1935, 59.
- CUCKLER (A. C.) et ALICATA (J. E.). — The life history of *Subulura brumpti*, a cecal Nematode of poultry in Hawaii. *Trans. Amer. Micr. Soc.*, LXIII, 1944, 345-357, fig. 1-23.
- DELAMARE-DEBOUTEVILLE (C.). — Microfaune du sol des pays tempérés et tropicaux. *Vie et Milieu*, Suppl. n° 1, 1951, 360 pp., fig. 1-65.
- DESPORTES (C.). — *Filaria aërophagea* Polonio, 1859, parasite de la couleuvre d'Italie, est un *Dracunculus* très voisin de la Filare de Médine. *Ann. Parasit.*, XVI, 1938, 305-326, fig. 1-10.
- DESPORTES (C.). — *Forcipomyia velox* Winn. et *Sycorax silacea* Curtis, vecteurs d'*Icosiella neglecta* (Diesing), filaire commune de la grenouille verte. *Ann. Parasit.*, XIX, 1942, 53-68, fig. 1-5.

- DESPORTES (C.), CHABAUD (A.-G.) et CAMPANA (Y.). — Sur les Gongylonèmes de *Muridae* et leurs formes larvaires. *Ann. Parasit.*, XXIV, 1949, 447-459, fig. 1-4 b.
- DOLLFUS (R.-Ph.) et CHABAUD (A.-G.). — Quelques Nématodes parasites d'un *Ateles ater* L. *Bull. Mus.*, 1954, sous presse.
- DOTSSENKO (T. K.). — Cycle évolutif de *Cheilospirura hamulosa*, parasite de Gallinacés. *Dokladi Acad. Sc. S.S.S.R.*, LXXXVIII, 1953, 583-584 (en russe). (Résumé dans *Helm. Abstr.*).
- DOUGHERTY (E. C.). — A note on the genus *Metathelazia* Skinker, 1931 (*Nematoda: Metastrongylidae*). *Proc. Helm. Soc. Wash.*, XIX, 1952, 55-63.
- DUTTON (E. J.). — The intermediary host of *Filaria cypseli* (Annett, Dutton, Elliott). The *Filaria* of the african swift *Cypselus affinis*. *Thompson Yates and Johnston Lab. Rept.*, VI, 1905, 139-147, Pl. V.
- FENG (L. C.). — The development of *Microfilaria malayi* in *A. hyrcanus* var. *sinensis* Wied. *Chinese M. J.*, L, 1936, Suppl. I, 345-367, fig. 1 + 4 Pl.
- FIBIGER (J.) et DITLEVSEN (H.). — Contributions to the biology and morphology of *Spiroptera neoplastica* n. sp. *Mindeskr. Japetus Steenstrup*, II, 1914, 28 pp., fig. 1-3 + 4 Pl.
- FIELDING (J. W.). — Further observations on the life history of the eye worm of poultry. *Austral. J. Exp. Biol. a. Med. Sc.*, IV, 1927, 273-281.
- FOSTER (A. O.) et JOHNSON (C. M.). — A preliminary note on the identity, life cycle, and pathogenicity of an important Nematode parasite of captive Monkeys. *Amer. J. Trop. Med.*, XIX, 1939, 265-277, 3 Pl.
- FÜLLEBORN (F.). — Ueber Versuche an Hundefilarien und deren Übertragung durch Mücken. *Arch. Sch. u. Tropenhyg.*, XII, 1908, Beiheft 8, 43 pp., fig. 1-6 + 4 Pl.
- FURUYAMA (T.). — On the morphology and life-history of *Philometra fujimotoi* Furuyama, 1932. *The Keijo J. of medicine*, V, 1934, 165-177, Pl. VI-VII.
- GALEB (O.). — Observation sur les migrations du *Filaria rhytipleurites*, parasite des blattes et des rats. *C.R. Acad. Sc.*, LXXXVII, 1878, 75-77.
- GALLIARD (H.) et DANG-VAN-NGU. — Variations saisonnières de l'évolution de *Dirofilaria immitis* chez *Aedes (Stegomyia) albopictus*. *Ann. Parasit.*, XVI, 1938, 210-214 + Pl. II.
- GARKAVI (B. L.). — Elucidation of the life cycle of the Nematode *Tetrameres fissispina*, parasite of domestic and wild ducks. *Dokladi Akad. N. S.S.S.R.*, LXVI, 1949 a, 1215-1218 (en russe). (Résumé dans *Helm. Abstr.*).
- GARKAVI (B. L.). — A study of the life cycle of the Nematode *Streptocara crassicauda* (Creplin, 1829), parasitic in domestic and wild ducks. *Dokladi Acad. Sc. S.S.S.R.*, LXV, 1949 b, 421-424 (en russe). (Résumé dans *Helm. Abstr.*).
- GENDRE (E.). — Sur l'identité des genres *Hadjelia* Seurat et *Gilsonia* Gedoelst et leurs affinités avec le genre *Histiocephalus* Diesing. *P. V. Soc. Linn. Bordeaux*, LXXIII, 1922, 138-142, fig. 1-4.
- GRASSI (B.). — Beiträge zur Kenntnis des Entwicklungszyklus von fünf Parasiten des Hundes (*Tænia cucumerina* Goetz; *Ascaris marginata* Rud.; *Spiroptera sanguinolenta* Rud.; *Filaria immitis* Leidy und *Hæmatozoon* Lewis). *Centralbl. f. Bakt. u. Parasit.*, II Jahrg, 1888, IV Bd., 609-620.
- GRASSI (B.). — Ueber *Hæmatozoon* Lewis. Entwicklungszyklus einer *Filaria* (*Filaria recondita* Grassi) des Hundes. *Centralbl. f. Bakt. u. Parasit.*, Bd. VII, 1890, 18-26, fig. 1-16.
- GRASSI (B.) et NOÉ (G.). — Propagazione delle filarie del sangue esclusivamente per mezzo della puntura di peculiari zanzare. Nota preliminare. *Rend. della R. Acc. dei Lincei*, IX, 1900, 157-162.

- GUSTAFSON (P. V.). — Life cycle studies on *Spinitectus gracilis* and *Rhabdochona* sp. (*Nematoda* : *Thelaziidae*). *J. Parasit.*, XXV, 1939, Suppl., 12-13.
- GUSTAFSON (P. V.). — A peculiar larval development of *Rhabdochona* sp. (*Nematoda* : *Spiruroidea*). *J. Parasit.*, XXVIII, 1942, Suppl., 30.
- HALL (M. C.). — Arthropods as intermediate hosts of helminths. *Smithson. Miscell. Coll.*, LXXXI, n° 15, 1929, 77 pp.
- HAMANN (O.). — Die Filarienseuche der Enten und der Zwischenwirt von *Filaria uncinata* R. *Centralbl. Bakt. Parasit.*, XIV, 1893, 555-557.
- HEDRICK (L. R.). — The life history and morphology of *Spiroxya contortus* (Rudolphi) ; *Nematoda* : *Spiruridae*. *Trans. Amer. Micr. Soc.*, LIV, 1935, 307-335, fig. 1, Pl. XLIX-L.
- HIGHBY (P. R.). — Vectors, transmission, development and incidence of *Dirofilaria scapiceps* (Leidy, 1886) (*Nematoda*) from the snowshoe hare in Minnesota. *J. Parasit.*, XXIX, 1943 a, 253-259, fig. 1.
- HIGHBY (P. R.). — Mosquito vectors and larval development of *Dipetalonema arbuta* Highby (*Nematoda*) from the Porcupine *Erethizon dorsatum*. *J. Parasit.*, XXIX, 1943 b, 243-252, 2 Pl.
- HILL (G.). — Relationship of insects to parasitic diseases in stock. *Melbourne Proc. R. Soc. Victoria*, XXXI, 1918, 11-107. Pl. II-VIII.
- HOBMAIER (M.). — Lungenwurmlarven in Mollusken. *Zeitsch. f. Parasit.*, VI, 1934, 642-648, fig. 1-5.
- HOBMAIER (M.). — Extramamallian phase of *Physaloptera maxillaris* Molin, 1860 (*Nematoda*). *J. Parasit.*, XXVII, 1941, 233-235.
- HOFFMANN (C. C.). — Investigaciones sobre la transmision de la Onchocercosis de Chiapas. *An. Inst. Biol. Mexico*, I, 1930, 59-62, fig. 1-2.
- HOPKINS (C. A.) et NICHOLAS (W. L.). — *Culicoides austeni* the vector of *Acanthocheilonema perstans*. *Ann. of Trop. Med. and Parasit.*, 46, 3, 1952, 276-283.
- HOPKINS (S. H.). — A larval *Echinocephalus* in a sea urchin. *J. Parasit.*, XXI, 1935, 314-315.
- Hsü (H. F.) et CHOW (C. Y.). — On the intermediate host and larva of *Habronema mansioni* Seurat, 1914 (*Nematoda*). *Chinese Med. J.*, Suppl. n° 2, LIII, 1938, 419-422, 1 Pl.
- HYMAN (L. H.). — The Invertebrates : *Acanthocephala*, Aschelminthes and *Entoprocta*. Vol. III, McGraw-Hill Book Company, 1951, vi + 572 pp., fig. 1-223.
- JOHNSTON (T. H.) et MAWSON (P. M.). — Remarks on some nematodes from australian reptiles. *Trans. Roy. Soc. South Aust.*, LXVII, 1943, 183-186, fig. 1-5.
- JOYEUX (Ch.). — Remarques de M. le Professeur Joyeux. Dans résumé des discussions faisant suite au travail de Baer, 1946, p. 24 du tiré à part.
- JOYEUX (Ch.) et BAER (J. G.). — Les rapports des Helminthes et de leurs hôtes. *Biol. Méd. Paris*, XL, 1951, 230-261.
- KARTMAN (L.). — Notes on *Tetrameres* sp. (*Nematoda*, *Spiruroidea*) parasitic in the English sparrow in Hawaii. *Pacific. Sci. Honolulu*, V, 1951, 252-255, fig.
- KLEINE (F. K.). — Die Uebertragung von Filarien durch *Chrysops*. *Zeitsch. f. Hyg. u. Infektionskr.*, LXXX, 1915, 345-349, fig.
- KLESOV (M. D.). — Contribution à la biologie de deux Nématodes du genre *Thelazia* Bosc, 1819, parasites du bétail (en russe). *Dokladi Akademii Nauk S.S.S.R.*, LXXV, 1950, 591-594. (Résumé dans *Helm. Abstr.*).

- KOBAYASHI (H.). — On the life history of *Oxyuris mansoni* and the pathological changes in the conjunctiva and the ductus lacrymalis, caused by this worm, with further observations on the structure of the adult worm. *Taiwan Igakk. Zasshi Formosa*, 1928, n° 280, 491-532, 2 Pl. (En japonais, résumé en anglais).
- KOTCHER (E.). — Studies on the development of frog filariæ. *Amer. J. Hyg.*, 1941, XXXIV, Sect. D, 36-58.
- KRASTIN (N. I.). — Découverte du cycle évolutif de *Thelazia rhodesii* (Desmarest, 1827), parasite de l'œil du bétail (en russe). *Dokladi Akademii Nauk S.S.S.R.*, LXIV, 1949, 885-887. (Résumé dans *Helm. Abstr.*).
- KRASTIN (N. I.). — Etude sur le cycle du Nématode *Thelazia gulosa* (Railliet et Henry, 1910), parasite des yeux du bétail (en russe). *Dokladi Akademii Nauk S.S.S.R.*, LXX, 1950, 549-551. (Résumé dans *Helm. Abstr.*).
- KRASTIN (N. I.). — Détermination du cycle évolutif du Nématode *Thelazia skrjabini* Erschov, 1928, parasite des yeux des Bovidés. *Dokl. Akad. Nauk S.S.S.R.*, 1952, LXXXII, 829-831 (en russe).
- LEIPER (R. T.). — Exhibition of a specimen of *Cyclops* containing a living embryo of *Cucullanus elegans*. *Proc. Zool. Soc. London*, 1910, 387.
- LE ROUX (P.-L.). — A Spirurid (*Streptopharagus geosciuri*, sp. nov.) from the stomach of the Cape Ground Squirrel (*Geosciurus capensis*). *16th Rep. Dir. Vet. Serv. a. Anim. Indust. Union South Afric.*, 1930, 201-204, fig. 1-4.
- LEUCKART (R.). — Die menschlichen Parasiten und die von ihnen herrührenden. Vol. II, VIII + 882 pp., fig. 1-401, Leipzig, 1876.
- LI (H. C.). — Report on a collection of parasitic nematodes, mainly from North China. Part II. *Spiruroidea*. *Trans. Amer. Micr. Soc.*, LIII, 1934, 174-195, Pl. XIII-XVI.
- LI (H. C.). — The taxonomy and early development of *Procamallanus fulvidraconis* n. sp. *J. Parasit.*, XXI, 1935, 103-113, Pl. I-II.
- LINSTOW (O. von). — Ueber *Ichthyonema sanguineum* (*Filaria sanguinea* Rud.). *Arch. f. Natur.*, XL, 1874, J. I., 122-134, fig. 1-9, Pl. XIV.
- LINSTOW (O. von). — Enhelminthologica. *Arch. f. Natur.*, XLIII, 1877, J. I., 173-176, fig. 28, Pl. XIV.
- LLOYD (J. H.). — On the life history of the Dog-fish (*Scyllium canicula*). *Ann. Mag. Nat. Hist.*, I, 1928, 712-714.
- LOPEZ-NEYRA (C. R.). — Notas helmintológicas (cuarta serie) con dos especies nueva del genero *Allodapa*. *Bol. real. Soc. Española de Hist. Nat.*, Madrid, XXII, 1922, 402-418.
- LOPEZ-NEYRA (C. R.). — Los *Ascaropsinæ* (Nematoda-Spirurata). *Rev. Iber. Parasit.*, XI, 1951, 89-223, 8 Pl.
- LOSEV (L. A.), EROKHIN (I. P.) et NIKANOROV (A. F.). — Para-filariosis of horses in the territories of the lower Volga. *Papers on Helm.*, 30yr. Jub. *Skrjabin*, 1937, 333-345 (en russe).
- MACKERRAS (M. I.). — Lizard *Filaria*: transmission by mosquitoes of *Oswaldofilaria chlamydosauri* (Breinl) (Nematoda: Filarioidea). *Parasit.*, XLIII, 1953, 1-3.
- MAGALHAES (P. S. de). — Notes d'helminthologie brésilienne. 10. Matériaux pour servir à l'histoire de la flore et de la faune parasitaire de la *Periplaneta americana* Fabricius. — Une nouvelle espèce d'*Oxyuris*, *O. Bulhoesii*. *Arch. Parasit.*, III, 1900, 34-69, fig. 1-25.
- MANSON (P.). — On the development of *Filaria sanguinis hominis*, and on the mosquito considered as a nurse. *J. Linn. Soc. Lond. Zool.*, XIV, 1878, 304-311.

- MAUPAS (E.). — La mue et l'enkystement chez les Nématodes. *Arch. Zool. Exp.*, VII, 1899, 563-632, Pl. XVI-XVIII.
- MAUPAS (E.). — Modes et formes de reproduction des Nématodes. *Arch. Zool. Exp.*, VIII, 1900, 463-624, Pl. XVI-XXVI.
- MENON (T. B.), RAMAMURTI (B.), RAO (D. S.). — Lizard filariasis an experimental study. *Transact. of the Soc. of Trop. Med. and Hyg.*, XXXVII, 1944, 373-386.
- MILLEMANN (R. E.). — *Echinocephalus pseudouncinatus* n. sp., a nematode parasite of the Abalone. *J. Parasit.*, XXXVII, 1951, 435-439, fig. 1-2.
- MIYATA (J.). — A study of the life history of *Protospirura muris* (Gmelin) from rats, with special reference to intermediate hosts. *Vol. Jub. Pr. Sadao Yoshida*, I, 1939, 101-136, 3 Pl. (en japonais).
- MOORTHY (V. N.). — Observations on the development of *Dracunculus medinensis* larvæ in Cyclops. *Amer. J. of Hyg.*, XXVII, 1938 a, 437-460 + 5 Pl.
- MOORTHY (V. N.). — Observations on the life history of *Camallanus sweeti*. *J. Parasit.*, XXIV, 1938 b, 323-342, Pl. I-IV.
- MORGAN (D. O.) et CLAPHAM (P. A.). — Some observations on Gape-worm in poultry and game birds. *J. Helm.*, XII, 1934, 63-70.
- NOÉ (G.). — Studi sul ciclo evolutivo della *Filaria labiato-papillosa* Alessandrini. *Atti R. Acc. Lincei*, XII, 1903, 387-393.
- NOÉ (G.). — Il ciclo evolutivo della *Filaria grassii*, mihi 1907. *Rend. della R. Acc. dei Lincei*, XVII, 1908, 282-291 + 1 Pl.
- ONO (S.). — *Gymnopleurus* sp. as the intermediate host of *Spiruridae* found in the vicinity of Mukden, south Manchuria. II. Report. Studies on the life history of *Arduenna strongylina*. *J. Japan. Soc. of Veterin. Sc.*, XI, 1932, 105-117 + Pl. XIV (en japonais, résumé en anglais).
- PANDIT (C. G.), PANDIT (S. R.) et IYER (P. V. S.). — The development of the *Filaria Conspicuum guindiensis* (1929) in *C. fatigans*, with a note on the transmission of the infection. *The Indian J. of Med. Research*, XVII, 1929, 421-429, Pl. XXXI-XXXII.
- PIANA (G. P.). — Osservazioni sul *Dispharagus nasutus* Rud., dei polli e sulle larve nematoelmintiche delle mosche e dei porcellioni. *Atti Soc. Ital. Sc. Nat.*, XXXVI, 1897, 239-262, fig. 1-21.
- PEREIRA (C.), VIANNA DIAS (M.) et AZEVEDO (P. de). — Biologia do Nematode *Procamallanus cearensis* n. sp. *Arch. Inst. Biol.*, VII, 1936, 209-226, fig. 1-8 + 4 Pl.
- PETRI (L. H.). — Life cycle of *Physaloptera rara* Hall and Wigdor, 1918 (*Nematoda: Spiruroidea*) with the cockroach, *Blattella germanica*, serving as the intermediate host. *Trans. Kansas Acad. Sc.*, LIII, 1950, 331-337, 1 Pl.
- POPOVA (K. A.). — Ein neuer Nematode des Wiedehopfes (*Upupa epops* L.) *Habronema dipterum* n. sp. (en russe, résumé en allemand). *Sammlung Helminth. Arbeiten K. I. Skrjabin gewidmet Moscow*, 1927, 180-185, fig. 1-6.
- PROMMAS (C.) et DAENGSVANG (S. D.). — Preliminary report of a study on the life cycle of *Gnathostoma spinigerum*. *J. Parasit.*, XIX, 1933, 287-292, fig. 1-4b.
- PROMMAS (C.) et DAENGSVANG (S. D.). — Further report of a study on the life cycle of *Gnathostoma spinigerum*. *J. Parasit.*, XXII, 1936, 180-186, fig. 1-3.
- PROMMAS (C.) et DAENGSVANG (S. D.). — Feeding experiments on cats with *Gnathostoma spinigerum* from the second intermediate host. *J. Parasit.*, XXIII, 1937, 115-116, fig. 1-2.

- RANSOM (B. H.). — The life history of a parasitic nematode *Habronema muscæ*. *Science*, N.S., XXXIV, 1911, 690-692.
- RANSOM (B. H.). — The life history of *Habronema muscæ* (Carter), a parasite of the horse transmitted by the house fly. *U.S. Dept. Agr. Tech. Bul.*, n° 163, 1913, 1-36, fig. 1-41.
- RANSOM (B. H.) et HALL (M. C.). — The life history of *Gongylonema scutatum*. *J. Parasit.*, II, 1915, 80-86.
- RANSOM (B. H.) et HALL (M. C.). — A further note on the life history of *Gongylonema scutatum*. *J. Parasit.*, III, 1917, 177-181.
- RAO (N.). — Observations on the morphology and life cycle of *Filaria recondita* Grassi. *Bull. Agric. Res. Inst. Pusa Calcutta*, 144, 1923, 1-7, 2 Pl.
- RAO (N. S. K.). — *Cosmocephalus firilottei* n. sp. (Family Acuariidae) from the sea gull (*Larus argentatus*). *Canad. J. Zool.*, XXIX, 1951, 173-177, fig. 1-6.
- RAO (S. R.). — A short note on *Musca vicina* as the possible vector of *Thelazia* sp. *Ind. Veter. J.*, XXV, 1949, 399-401.
- ROMANOVA (N. P.). — A study of the development cycle of *Echinuria uncinata* Rud., 1819, a Nematode parasitic of the stomach of *Natatores*. *Dokladi Acad. Sc. S.S.S.R.*, LV, 1947, 371-372 (en russe). (Résumé dans *Helm. Abstr.*).
- ROUBAUD (E.) et DESCATZEAUX (J.). — Contribution à l'histoire de la mouche domestique comme agent vecteur des Habronémoses d'Équidés. Cycle évolutif et parasitisme de l'*Habronema megastoma* (Rudolphi, 1819) chez la mouche. *Bull. Soc. Path. Exot.*, XIV, 1921, 471-506, fig. 1-9 E + 1 Pl.
- ROUBAUD (E.) et DESCATZEAUX (J.). — Deuxième contribution à l'étude des mouches, dans leurs rapports avec l'évolution des Habronèmes d'Équidés. *Bull. Soc. Path. Exot.*, XV, 1922, 978-1001, fig. 1-5vii.
- SANDGROUND (J. H.). — On the validity of the various species of the genus *Onchocerca* Diesing. In *Onchocerciasis with special reference to the Central American form of the disease*. *Dept. Trop. Med. Inst. Trop. Biol. a. Med.*, n° VI, 1934, Harvard Univ. Press, 135-172.
- SANDGROUND (J. H.). — *Spirura michiganensis* n. sp. and *Rictularia halli* n. sp., two new parasitic nematodes from *Eutamias striatus lysteri* (Richardson). *Trans. Micr. Soc.*, LIV, 1935, 155-166, fig. 1-9.
- SCHELL (S. C.). — Tissue reaction of *Blatella germanica* L. to the developing larva of *Physaloptera hispida* Schell, 1950 (Nematoda : Spiruroidea). *Trans. Amer. Micr. Soc.*, LXXI, 1952, 293-302, fig. 1-11.
- SCHELL (S. C.). — Four species of *Microtetrameres* (Nematoda : Spiruroidea) from North-American birds. *Trans. Amer. Micro. Soc.*, LXXII, 1953, 227-236, fig. 1-41.
- SCHULZ (R. Ed.). — Pour la connaissance de la faune helminthologique des Souris en Russie (en russe, sommaire en allemand). *Trav. Inst. Gouvern. Méd. Vétér. Expér.*, II, 1924, p. 1-12 du tiré à part.
- SCHULZ (R. Ed.). — Zur kenntnis der Helminthenfauna der nagetiere der Union S.S.R. II. *Spirurata* Raill. et Henry. *Œuvres Inst. Etat Méd. Vét. Expér. Moscou*, IV, 1927, 36-65, fig. 1-20 (en russe, résumé en allemand).
- SCHWABE (C. W.). — Studies on *Oxyspirura mansoni*, the tropical eyeworm of poultry. II. Life history. *Pacific Science Honolulu*, V, 1951, 18-35.
- SCOTT (J. A.), MACDONALD (E. M.) et THERMAN (B.). — A description of the stages of the Filarial worm *Litomosoides carinii*. *J. Parasit.*, XXXVII, 1951, 425-432, fig. 1-9.

- SEURAT (G.). — Contribution à l'étude des pseudo-tumeurs vermineuses des animaux. Le Spiroptère ensanglanté du Chien. *Thèse Médecine*, Alger, 1939, 82 pp., fig. 1-11 + 2 Pl.
- SEURAT (L.-G.). — Sur l'habitat et les migrations de *Spirura talpæ* Gmel. (= *Spiroptera strumosa* Rud.). *C.R. Soc. Biol.*, LXXI, 1911, 606-608.
- SEURAT (L.-G.). — Sur la morphologie de l'ovijecteur de quelques Nématodes. *C.R. Soc. Biol.*, LXXII, 1912a, 778-781, fig. 1-4.
- SEURAT (L.-G.). — Sur la quatrième mue des nématodes parasites. *C.R. Soc. Biol.*, LXXIII, 1912b, 279-281, fig. 1-2.
- SEURAT (L.-G.). — Sur le cycle évolutif du Spiroptère du Chien. *C.R. Acad. Sc.*, CLIV, 1912c, 82-84.
- SEURAT (L.-G.). — Sur l'évolution du *Spirura gastrophila* (Müll.). *C.R. Soc. Biol.*, LXXIV, 1913a, 286-289, fig. 1-3.
- SEURAT (L.-G.). — Sur l'évolution du *Physocephalus sexalatus* (Molin). *C.R. Soc. Biol.*, LXXV, 1913b, 517-520, fig. 1-5.
- SEURAT (L.-G.). — Sur quelques Nématodes du Sud tunisien. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord*, 1913c, 126-130, fig. 1-5.
- SEURAT (L.-G.). — Sur un nouveau Gongylonème parasite de la Gerbille. *C.R. Soc. Biol.*, LXXVII, 1914, 521-523, fig. 1-4.
- SEURAT (L.-G.). — Sur les premiers stades évolutifs des Spiroptères. *C.R. Soc. Biol.*, LXXVIII, 1915a, 561-565, fig. 1-5.
- SEURAT (L.-G.). — Expédition de MM. Walter Rothschild, E. Hartert et C. Hilgert dans le Sud algérien (mars-mai 1914). Nématodes parasites. *Novit. Zool.*, XXII, 1915b, 1-25, fig. 1-27.
- SEURAT (L.-G.). — Contribution à l'étude des formes larvaires des Nématodes parasites hétéroxènes. *Bull. Sc. France et Belg.*, XLIX, 1916a, 297-377, fig. 1-14.
- SEURAT (L.-G.). — Sur les Gongylonèmes du Nord africain (Contribution à l'étude de la variation chez les Nématodes). *C.R. Soc. Biol.*, LXXIX, 1916b, 717-741.
- SEURAT (L.-G.). — Sur les Dispharages des Rapaces. *C.R. Soc. Biol.*, LXXIX, 1916c, 1126-1130, fig. 1-2.
- SEURAT (L.-G.). — Physaloptères des Reptiles du Nord africain. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique Nord*, VIII, 1917a, 21-24.
- SEURAT (L.-G.). — Sur les Spiroptères des Carnivores du Nord africain. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique Nord*, VIII, 1917b, 21-24.
- SEURAT (L.-G.). — Contribution à l'étude de la faune parasitaire de la Tunisie. Nématodes. *Arch. Inst. Past. Tunis*, X, 1918, 243-274, fig. 1-4.
- SEURAT (L.-G.). — Contributions nouvelles à l'étude des formes larvaires des Nématodes parasites hétéroxènes. *Bull. Sc. France et Belg.*, LII, 1919, 344-378, fig. 1-12.
- SHARP (N. A. D.). — *Filaria perstans*, its development in *Culicoides austeni*. *Trans. Roy. Soc. Trop. Med. a. Hyg.*, XXI, 1928, 371-396, fig. 1-9 + 1 Pl.
- SHIPLEY (A. E.) et HORNELL (J.). — Cestode and Nematode parasites from the marine fishes of Ceylon. *Rep. to the Gov. of Ceylon on the Pearl Oyster Fisheries*, 1906, 43-96 + 6 Pl.
- SKRJABIN (K. I.). — O filigoneticheskoi vzaimosviasi nemotod podklassa Phasmodia. *Zoologicheskii Zhurnal*, 1941, XX, 327-340.
- SKRJABIN (K. I.). — Nématodes parasites et leur rôle pathogène. I. *Oxyurata*, 615 pp., fig. 1-219, Moscou, 1949 (en russe).
- SMITH (A. J.). — A new filarial species (*F. mitchelli* n. sp.) found in *Heloderma suspectum*, and its larvæ in a tick parasitic upon the *Gila monster*, with

remarks upon ticks as possible intermediate hosts in filariasis. *Univ. of Pennsylv. Med. Bull.*, 23, 1910, 487-497.

- SONSINO (P.). — Ricerche sugli ematozoi del Cane : e sul ciclo vitale della *Tenia cucumerina*. *Atti della Soc. Tosc. di Sc. nat.*, X, 1889, 20-64, Pl. II.
- STEFANSKI (W.). — Sur le développement et les caractères spécifiques de *Spirura rytipleurites* (Deslongchamps, 1824). *Ann. Parasit.*, XII, 1934, 203-217, fig. 1-9.
- STEWART (J. S.). — *Onchocerca cervicalis* (Raillet and Henry, 1910) and its development in *Culicoides nubeculosus* Mg. *Univ. Cambridge. Inst. Anim. Path. Rep. of Direct.*, 3th Rep., 1932-1933, 272-284, fig. 1-3d + 9 Pl.
- STEWART (J. S.). — The occurrence of *Onchocerca gutturosa* in cattle in England, with an account of its life history and development in *Simulium ornatum* Mg. *Parasit.*, XXIX, 1937, 212-219 + 1 Pl.
- STRASSEN (O. zur). — *Filaria medinensis* u. *Ichtyonema*. *Verh. d. Zool. Gesellsch. Leipzig*, XVII, 1907, 110-129.
- SUGIMOTO (M.) et NISHIYAMA (S.). — On the nematode *Tropisurus fissispinus* (Diesing, 1861), and its transmission to chicken in Formosa. *J. Japan. Soc. Vet. Sc.*, 1937, XVI, 305-313 (en japonais, résumé en anglais, 37-39).
- SWALES (W. E.). — *Tetrameres crami* Swales, 1933, a nematode parasite of ducks in Canada. Morphological and biological studies. *Canad. J. Research. Sect. D. Zool. Sc.*, XIV, 1936, 151-164, fig. 1-10 + 1 Pl.
- TEIXEIRA DE FREITAS (J. F.) et LENT (H.). — Infestação de apaiaris *Astronotus ocellatus* (Agassiz) pelo Nematodeo *Goezia spinulosa* (Diesing, 1839). *Rev. Brasil. Biol.*, 6, 215-222, 1946, fig. 1-7.
- THEILER (A.). — A new Nematode in fowls, having a termite as an intermediary host (*Filaria gallinarum nova species*). *Union South Africa Dept. of Agricul. — 5th and 6th Repts of the Direct. of Veter. Research*, 1918, 699-707, Pl. I.
- THOMAS (L. J.). — *Philometra nodulosa* nov. spec. with notes on the life history. *J. Parasit.*, XV, 1929, 193-199, Pl. XIV.
- TURKHUDD (D. A.). — Dracontiasis in animals with notes on a case of guinea-worm in a Cobra. *Ind. J. Med. Research*, VII, 1920, 727-734 + Pl. XV-XVI.
- VAZ (Z.) et PEREIRA (C.). — *Arduenninae* de *Bradypus tridactylus* L. *Bol. Biol. S.-Paulo*, Fasc. 15, 1929, 1-15, fig. 1-26.
- WELLER (T. H.). — Description of *Rhabdochona ovifilamenta* n. sp. (*Nematoda : Thelaziidae*) with a note on the life-history. *J. Parasit.*, XXIV, 1938, 403-408.
- WILLIAMS (R. W.) et BROWN (H. W.). — The development of *Litomosoides carinii*, filariid parasite of the cotton rat in the tropical rat mice. *Science*, CII, 1945, 482-483.
- WILLIAMS (R. W.). — Studies on the life cycle of *Litomosoides carinii*, filariid parasite of the cotton rat, *Sigmodon hispidus litoralis*. *J. Parasit.*, XXXIV, 1948, 24-43 + Pl. I-II.
- WITENBERG (G.) et GERICHTER (Ch.). — The morphology and life history of *Foleyella duboisi* with remarks on allied filariids of *Amphibia*. *J. Parasit.*, XXX, 1944, 245-256, Pl. I-II.
- YORKE (W.) et MAPLESTONE (P. A.). — The nematodes parasites of vertebrates. Londres, 1926, x + 536 pp., fig. 1-307 F.
- ZWALUWENBURG (R. H. Van). — The interrelationships of insects and roundworms. *Bull. Exper. Stat. Hawaiian Sugar Plant. Ass.*, Bull. n° 20, 1928, 68 pp.