ESSAI D'INTERPRÉTATION PHYLÉTIQUE DES CYCLES ÉVOLUTIFS CHEZ LES NÉMATODES PARASITES DE VERTÈBRES. CONCLUSIONS TAXONOMIQUES

Par Alain G. CHABAUD

Introduction.

CHAPITRE I. — Lois générales.

- A. Loi des quatre mues.
- B. Enkystement et loi du troisième stade infestant :
Phasmidiens et Aphasmiens.
Encapsulement.
- C. Notion de séclusion.
- D. Migrations :
Migrations du troisième stade.
Migrations du deuxième stade.
Migrations de l'adulte.

CHAPITRE II. — Phasmidiens.

I. VIE LIBRE ÉTENDUE JUSQU' AUX STADES ADULTES :

Origine	<i>Alloionema.</i>
Type primitif	<i>Rhabdias.</i>
Variations	<ul style="list-style-type: none"> a) Reproduction de la femelle parasite. b) Voies d'infestation. c) Homogonie.

II. VIE PRÉINFESTANTE ENTIÈREMENT LIBRE :

Origine	
Type primitif	<i>Ancylostoma.</i>
Variations	<ul style="list-style-type: none"> a) Voies d'infestation. <i>Hæmonchus.</i> <i>Cosmocercoides.</i> b) Perte des migrations. <i>Longistriata.</i> <i>Strongylus.</i> <i>Stephanurus.</i>

III. VIE PRÉINFESTANTE LIBRE, PLUS OU MOINS RACCOURCIE
PAR L'EXISTENCE DE MUES A L'INTÉRIEUR DE L'ŒUF :

Origine *Ostertagia*.
Type du cycle *Nematodirus*.
Variations

- a) Eclosion plus précoce de la larve.
Strongylacantha.
Dictyocaulus.
- b) Eclosion dans l'utérus de la mère.
Ollulanus.
- c) Acquisition d'un hôte d'encapsu-
lement plus ou moins obligatoire.
Syngamus.

IV. VIE PRÉINFESTANTE S'EFFECTUANT ENTIÈREMENT A L'IN-
TÉRIEUR DE L'ŒUF :

Origine
Type du cycle *Passalurus*.
Variations

- a) Maturation simultanée de tous les
œufs.
Enterobius.
- b) Modes de fixation des formes juvé-
niles.
Dermatoxys.
Oxyuris equi.
- c) Evolution sans passage par le mi-
lieu extérieur.
Tachygonetria.
Probstmayria.

V. ACQUISITION D'UN HÔTE INTERMÉDIAIRE A SÉCLUSION
FAIBLE :

Origine *Protostrongylus*.
Type du cycle *Metastrongylus*.
Variations Nomenclature.

VI. PREMIÈRE MUE DANS L'ŒUF ET FIN DE LA VIE PRÉINFES-
TANTE CHEZ UN HÔTE A SÉCLUSION FORTE.

VI^a. CYCLES AQUATIQUES AVEC HÔTES INVERTÉBRÉS FACULTA-
TIFS OU OBLIGATOIRES :

Origine
Type du cycle *Raphidascaris*, *Contracæcum*.
Variations

- a) Suppression du Vertébré hôte in-
termédiaire.
Porrocaecum crassum.

- b) Cas spécial des *Gnathostomatidæ*.
Spiroxys.
Gnathostoma.

VI^b. CYCLES TERRESTRES SANS HÔTES INVERTÉBRÉS :

Origine

Type du cycle *Ascaris devosi*.

Variations

- a) Hôte intermédiaire vertébré devenant facultatif.

Toxocara.

- b) Suppression du vertébré hôte intermédiaire.

A. lumbricoides.

- c) Perte de la migration du deuxième stade.

Heterakis.

Ascaridia.

VII. TOUTE LA VIE PRÉINFESTANTE A LIEU CHEZ UN HÔTE INTERMÉDIAIRE A SÉCLUSION FORTE :

Origine

Type du cycle *Physocephalus*.

Variations

CHAPITRE III. — Aphasmiens.

A. CYCLES PRIMITIFS :

Capillaria obsignata.

B. CYCLES MONOXÈNES COMPLEXES :

a) *Trichocephalus vulpis*.

b) *Capillaria hepatica*.

c) *Muspicea borreli*.

d) *Trichinella spiralis*.

C. CYCLES HÉTÉROXÈNES :

a) *Capillaria plica*.

b) *Cystoopsis*.

c) *Diectophyma* ?

Conclusions. Systématique et biologie.

— Phasmiens et Aphasmiens.

— *Physalopteroidea*.

— *Oxyuroidea* et *Ascaridioidea*.

RÉSUMÉ.

BIBLIOGRAPHIE.

Introduction

Les cycles évolutifs de Nématodes parasites ont la réputation d'être très complexes, variés et presque anarchiques, car les quelques cycles habituellement cités sont ceux de parasites humains tels que la Trichine, l'Oxyure ou la Filaire de Bancroft, et ce sont précisément des cycles très évolués et très spéciaux, appartenant à des groupes complètement opposés.

Il nous semble, au contraire, que le principal intérêt de l'étude biologique des Nématodes parasites réside dans le fait que presque tous les cycles, et même les plus complexes, paraissent appartenir à un même phénomène évolutif qui relie le *Rhabditis* libre à la Filaire par une très riche suite d'échelons. On retrouve, tout au long de cette belle série évolutive, un certain nombre d'éléments constants, de lois précises, qui, ainsi que le remarque Seurat (1920), constituent un véritable fil conducteur dans l'étude des cycles évolutifs.

Nous chercherons donc, dans les pages qui suivent, à établir une ligne évolutive, allant du Nématode libre aux cycles les plus spécialisés ; sur cette ligne axiale se grefferont de nombreuses adaptations, très variées dans le détail, mais conservant pourtant une base commune avec le processus évolutif général.

La réalité du phénomène nous paraît être très fortement étayée par la confrontation avec les classifications morphologiques. Nous verrons en effet que chaque étape biologique correspond en gros à une étape morphologique (c'est-à-dire à une superfamille, un sous-ordre ou un ordre), et la sériation morphologique admise par Chitwood (1950) correspond très exactement à la sériation biologique que nous proposons ici.

Chapitre I : Lois générales

A. — Loi des quatre mues

Les travaux de Maupas (1899-1900) ont montré que le développement postembryonnaire des Nématodes libres comprend cinq stades, le 5^e étant l'adulte. Chaque stade est séparé du précédent par le phénomène de la mue. La cuticule et les évaginations qu'elle envoie dans la cavité buccale et dans le rectum se décollent et sont expulsées. Cette loi s'applique à tous les Nématodes libres.

Chez les Nématodes parasites de Vertébrés, un certain nombre

d'auteurs ont décrit, dans différents groupes, un cycle évolutif avec seulement trois mues (*Syngame*, *Nippostrongylus*, *Camallanus*, etc...), mais des études ultérieures ont toujours montré l'existence d'une quatrième mue, qui rétablit la règle.

A notre connaissance, la seule exception actuellement connue est celle de *Spirura rytipleurites seurati* : dans les genres voisins, les quatre mues sont très faciles à voir, mais pour cette dernière espèce, malgré un matériel très abondant, nous n'avons jamais pu en voir que trois ; il y a un développement anormal du troisième stade larvaire chez l'hôte intermédiaire, et nous avons été amené à admettre (1954) que le quatrième stade larvaire était sexué. Il y a donc là un raccourcissement du cycle, ne respectant pas la loi des quatre mues ; mais cette adaptation très particulière n'enlève rien à la valeur générale de cette loi.

Inversement, plusieurs auteurs ont admis dans certains cycles évolutifs un nombre de mues supérieur à quatre (*Trichine*, etc...). Ici encore, les études ultérieures ont permis de rétablir les faits, et de vérifier l'exactitude de la loi générale. Il n'y a que le cycle de *Contracæcum spiculigerum*, exposé par Thomas (1947 b) dans de brèves notes sans figures, qui paraît faire exception ; mais ce cycle n'a pas été vérifié, et nous croyons pouvoir supposer qu'il s'agit d'une erreur d'interprétation.

B. — Enkystement et loi du 3^e stade infestant

Les Rhabditides étudiés par Maupas (1899) présentent des phénomènes d'enkystement qui leur donnent une grande résistance. Placées dans de mauvaises conditions, et tout particulièrement sous l'action de la disette d'aliments, les larves du 1^{er}, 3^e et 4^e stades meurent d'inanition. Au contraire, les larves du second stade sont susceptibles de muer, sans cependant se débarrasser de la cuticule précédente. A l'abri de cette mue, les larves « enkystées » (qui sont donc des larves au début du troisième stade) sont douées d'une résistance extraordinaire et peuvent mener une vie latente.

Maupas a su comprendre toute l'importance de cette découverte, car, dans une annexe à son travail « Modes et formes de reproduction des Nématodes », publiée l'année suivante, il précise l'extension probable de cette propriété à toutes les formes d'attente de Nématodes parasites.

Cette loi du troisième stade larvaire infestant a paru perdre sa valeur à la suite de la découverte de différents cycles évolutifs et a généralement été oubliée dans les travaux modernes.

Nous avons été conduit au contraire à la prendre comme base de travail et nous cherchons à montrer son entière validité chez tous les Phasmidiens parasites, bien qu'elle soit parfois masquée par des adaptations récentes.

En revanche, elle est manifestement fausse chez les Aphasmiens parasites.

Nous proposons donc de scinder complètement l'étude des cycles évolutifs chez les Phasmidiens et les Aphasmiens.

PHASMIDIENS ET APHASMIDIENS

Nous croyons pouvoir formuler l'hypothèse suivante : Les Nématodes parasites de la classe des *Phasmidiens* sont issus de Nématodes libres du type *Rhabditis*, qui sont doués de la propriété d'enkystement au début du 3^e stade larvaire. Cette propriété se conserve dans toute l'évolution du groupe, et il en résulte que, chez les Phasmidiens parasites, la larve infestante pour l'hôte définitif est au début du troisième stade. Nous verrons que, dans les cas où le parasite arrive plus précocement chez l'hôte définitif, celui-ci remplace phylogéniquement l'hôte intermédiaire, et en joue effectivement le rôle jusqu'au moment de la seconde mue.

Les Nématodes parasites de la classe des Aphasmiens sont au contraire issus de Nématodes libres, dépourvus de la propriété d'enkystement. Ils ont donc une biologie fondamentalement différente de celle des Phasmidiens, et n'obéissent pas à la loi du troisième stade infestant.

ENCAPSULEMENT

On sait que, chez de nombreux parasites, la larve infestante, lorsqu'elle est ingérée par un animal qui n'est pas l'hôte définitif, est susceptible de traverser la paroi digestive et de vivre à l'état latent chez le nouvel hôte. Celui-ci forme une réaction conjonctive, et la larve est encapsulée. Le phénomène peut se reproduire un certain nombre de fois, jusqu'à ce que la larve encapsulée rencontre l'hôte favorable chez lequel elle peut devenir adulte.

L'hôte de réencapsulation est donc très différent de l'hôte intermédiaire : l'hôte intermédiaire s'infeste avec le 1^{er} ou le 2^e stade et la larve y subit un développement qui est généralement indispensable à son cycle évolutif.

L'hôte de réencapsulation ne s'infeste qu'avec le 3^e stade infestant ; la larve n'y subit habituellement aucun développement ; il est donc un élément facultatif dans le cycle évolutif.

Il existe pourtant des cas où l'hôte intermédiaire est facultatif, alors qu'au contraire, chez certains Syngames, l'hôte de réencapsulation semble devenir presque obligatoire. La confusion devient donc possible et il faut baser la définition uniquement sur le stade larvaire, car la distinction phylogénique entre les deux sortes de cycles reste très importante.

C. — Notion de séclusion (1)

Ce sont les Nématodes adultes qui se sont adaptés primitivement à la vie parasitaire chez les Vertébrés ; mais il est remarquable de constater que l'évolution biologique paraît tendre à une séclusion de plus en plus forte dans la vie larvaire préinfestante (c'est-à-dire à une adaptation des larves à un milieu de plus en plus éloigné du milieu extérieur). Nous avons cherché à développer cette notion dans un travail antérieur (1954) concernant les Spirurides, mais nous croyons pouvoir l'étendre à tous les Nématodes parasites de Vertébrés.

Le processus évolutif paraît admettre la sériation suivante :

- 1° larves libres ;
- 2° larves effectuant leurs mues à l'intérieur de l'œuf ;
- 3° larves se développant chez un hôte intermédiaire à séclusion faible ;
- 4° larves se développant chez un hôte intermédiaire à séclusion forte.

Il existe de nombreuses formes de transition entre ces différentes catégories.

D. — Migrations

Alors que l'évolution de la vie larvaire préinfestante paraît se faire vers une séclusion de plus en plus forte, ce qui entraîne parfois un cycle biologique complexe, nous admettrons au contraire

(1) Le terme de séclusion est apparu à différentes reprises dans la littérature, et nous remercions notre ami Claude Delamare-Deboutville des références qu'il nous a indiquées.

Pour E. G. RACOVITZA (*Evolutia si problemele ei. Clesj* (Roumanie), *Bibl. Asira*, VI, 1929, 183 p.), les séclusions sont des réactions indirectes par lesquelles les organismes tendent à se soustraire aux influences du milieu extérieur.

Pour R. JEANNEL (*Genèse des faunes terrestres*, P.U.F., Paris, 1942), les séclusions sont toutes les auto-régulations, les caractères morphologiques ou physiologiques qui isolent l'être vivant de son milieu, le rendent indépendant et lui procurent des possibilités nouvelles... Telle espèce aura son milieu intérieur totalement imperméabilisé pour un facteur déterminé, tout en restant perméable à d'autres.

que les processus évolutifs, déterminant la vie postinfestante chez l'hôte définitif, sont caractérisés essentiellement par une perte des migrations, qui entraîne finalement une simplification du cycle.

Il est utile de distinguer plusieurs sortes de migrations :

a) Migration du troisième stade larvaire

Lorsque l'infestation se fait par voie cutanée, les larves doivent nécessairement effectuer une migration pour atteindre la localisation de l'adulte. Dans la même série évolutive, l'infestation cutanée fait place à l'infestation buccale, et la migration devient inutile. Cependant, la perte du pouvoir migratoire paraît se faire de façon très progressive, et, parmi les espèces infestantes par voie buccale, les plus primitives conservent une migration d'origine ancestrale ; l'espèce paraît d'autant plus évoluée que sa migration devient plus faible.

b) Migration du deuxième stade larvaire

Cette migration, caractéristique des *Ascaridina*, n'a pu être comprise que récemment, grâce aux travaux de Sprent (1943). Les Ascarides primitifs, parasites de Carnivores, effectuent au cours du 2^e stade larvaire, chez le Vertébré hôte intermédiaire, une migration nécessaire pour répartir les larves dans les tissus avant l'encapsulation du 3^e stade. Chez les Ascarides plus évolués, le Vertébré hôte intermédiaire disparaît, et c'est l'hôte définitif qui joue son rôle. Donc, d'une part, l'hôte définitif va s'infester avec la larve au 2^e stade, et, d'autre part, la migration habituelle va avoir lieu. Ici encore, cette migration devenue secondairement inutile se perd lentement au cours de l'évolution et, seuls, les Ascarides très spécialisés y échappent.

c) Migration de l'adulte

A ces deux sortes de migration, que nous interprétons comme des rappels de cycles plus archaïques, et qui toutes deux sont en voie de réduction chez les espèces plus spécialisées, nous croyons qu'il est possible d'opposer le processus qui conduit certaines espèces à quitter le tube digestif et à coloniser de nouveaux milieux offerts par l'organisme de l'hôte. Ce dernier cas est un indice de spécialisation qui s'observe essentiellement chez les *Spirurida*.

Chapitre II : Etude des Phasmiidiens

A. — Hypothèses sur la filiation des cycles biologiques

Schéma général

Dans le chapitre précédent, nous avons cherché à démontrer que les Nématodes Phasmiidiens, parasites de Vertébrés, sont soumis à un certain nombre de lois qui se vérifient dans tous les groupes, et que les différents types de cycles biologiques paraissent se succéder dans l'échelle évolutive en obéissant à des processus généraux relativement simples et constants :

1° Il y a toujours quatre stades larvaires et un stade adulte.

2° C'est le début du troisième stade larvaire qui est infestant pour l'hôte définitif, et, si la larve parvient plus précocement chez lui, il se comporte comme un hôte intermédiaire jusqu'au moment où la larve effectue sa seconde mue.

3° Au cours de l'évolution, la vie des larves aux différents stades préinfestants se spécialise en s'éloignant de plus en plus des conditions du milieu extérieur. Les principales étapes de ce processus sont : larves libres, larves évoluant à l'intérieur de l'œuf, larves évoluant chez un hôte intermédiaire. Le phénomène entraîne souvent une plus grande complexité du cycle.

4° Inversement, les cycles évolutifs semblent avoir tendance à se simplifier au cours de la vie postinfestante du parasite. La migration consécutive à la pénétration cutanée (migration du troisième stade), ou la migration consécutive à l'encapsulement chez le Vertébré hôte intermédiaire (migration du deuxième stade), paraissent se conserver comme un souvenir ancestral lorsque le cycle s'est modifié, et que les migrations sont devenues inutiles. Elles ne se simplifient que très progressivement au cours de l'évolution.

Dans quelques groupes, les Nématodes intestinaux ont tendance à coloniser les différents tissus de l'hôte (migration de l'adulte) et ici, contrairement aux deux cas précédents, le phénomène s'observe chez les espèces les plus spécialisées.

Si l'on veut bien admettre ces différentes notions, la phylogénie des cycles évolutifs de Phasmiidiens parasites de Vertébrés peut être schématisée hypothétiquement de façon assez simple (figure). Nous commenterons brièvement ce schéma avant d'aborder l'étude particulière des différents cycles.

Nous prenons pour point de départ le cycle évolutif d'un *Rhabdias* d'Amphibien ou du *Strongyloides stercoralis* de l'homme, car

la vie libre reste très importante dans le cycle hétérogonique de ces parasites (L 1-5/L 1-3). Le cycle homogonique des mêmes espèces, qui supprime les adultes libres, nous paraît être une première étape vers un parasitisme plus strict et conduit directement au cycle du type Ankylostome avec trois stades libres (L 1/L 2/L 3) et à l'infestation de l'hôte définitif par voie cutanée.

L'infestation par voie buccale succède à la précédente. Elle est possible avec des larves libres pendant toute leur vie préinfestante, mais également avec des larves qui se spécialisent en perdant une partie (W 1/L 2-W 2/L 3) ou finalement la totalité (W 1/W 2/W 3) de leur vie libre, grâce à une ou deux mues à l'intérieur de l'œuf. La migration, qui était nécessaire à la suite de l'infestation cutanée pour que la larve atteigne l'intestin, est rendue inutile grâce à l'infestation buccale, et l'on assiste dans la série évolutive à une perte progressive du phénomène pour aboutir à des cycles du type *Graphidium*.

La vie préinfestante s'effectuant entièrement à l'intérieur de l'œuf (W 1/W 2/W 3), rare chez les Strongylides, est au contraire un élément fondamental dans la biologie des Oxyures. Le cycle évolutif de ceux-ci nous paraît donc très spécialisé, bien qu'il soit souvent considéré comme primitif à cause de sa simplicité.

La première étape de la vie hétéroxène (I 1/I 2/I 3) s'observe chez les Métastrongylides. Les hôtes intermédiaires (Mollusques, Annélides) ont une séclusion faible et, dans certains cas, le développement larvaire correspond presque à un ectoparasitisme.

L'hétéroxénie se développe en deux directions très différentes chez les Ascarides et les Spirurides.

Chez les Ascarides, l'hétéroxénie ne couvre que la fin de la vie préinfestante. La première mue s'effectue dans l'œuf et l'hôte intermédiaire s'infeste avec le 2^e stade. Cet hôte intermédiaire est presque toujours un Vertébré (W 1/V 2/V 3), mais il est des cas où un Invertébré peut s'intercaler dans le cycle, tout au moins à titre facultatif (W 1/I 2-V 2/V 3). Nous supposons ici que le cycle de *Porrocæcum crassum*, qui s'effectue chez un Invertébré (W 1/I 2/I 3), est secondaire au cycle banal, par suppression du Vertébré hôte intermédiaire.

Les cycles hétéroxènes complexes des Ascarides vont se simplifier au cours de l'évolution. C'est ainsi que, chez les espèces spécialisées, le Vertébré hôte intermédiaire disparaît. C'est l'hôte définitif qui ingère le 2^e stade (W 1/W 2-D 2/D 3). La migration, qui chez l'hôte intermédiaire conduisait la larve dans les tissus pour qu'elle s'encapsule au 3^e stade infestant, subsiste au début (cycle de l'*Ascaris*

humain), puis se perd progressivement, et l'on arrive à des cycles très simplifiés du type *Heterakis*.

Chez les Spirurides (et chez certains Ascarides spécialisés : les *Sulbulures*), l'hétéroxénie va suivre une évolution très différente : a) l'infestation de l'hôte intermédiaire a lieu avec le 1^{er} stade (I 1/I 2/I 3) ; b) l'hôte intermédiaire est cette fois un Invertébré à séclusion forte (Arthropode) ; c) le cycle, enfin, n'a aucune tendance à se simplifier ; il s'établit au contraire des migrations tardives qui vont conduire les adultes dans les différents tissus de l'hôte définitif.

Les cycles des *Gnathostomatidæ* [*Spiroxy*s (W 1/I 2/I 3) et *Gnathostoma* (W 1/I 2-V 2/V 3)] restent difficiles à interpréter ; mais, quelle que soit l'origine qu'on veuille leur attribuer, ils possèdent des éléments biologiques primitifs qui paraissent incompatibles avec la place systématique qu'on leur assigne habituellement.

B. — Interprétation particulière des différents cycles

I. — VIE LIBRE ÉTENDUE JUSQU' AUX STADES ADULTES

Type : *Rhabdias*

Origine : Pour Seurat (1920), le cycle du type *Rhabdias* dérive de celui d'*Alloionema appendiculatum* Schneider, étudié par Maupas (1899). L'*Alloionema* présente plusieurs générations rhabditoïdes libres à évolution courte et rapide. Quand le milieu de culture s'épuise, les larves s'enkystent dans la mue du 2^e stade, mais, contrairement aux *Rhabditis*, elles se refusent à sortir de leur kyste lorsqu'on les place au milieu d'une nourriture abondante ; elles doivent, pour continuer leur évolution, pénétrer dans le corps de Limaces où elles se désenkystent et atteignent le 4^e stade. La dernière mue s'effectue dans le milieu extérieur et l'adulte reste libre. Le parasitisme est donc limité au quatrième stade larvaire, et il reste facultatif puisque les générations rhabditoïdes libres peuvent se succéder.

Chez les *Rhabdias* de Vertébrés, le parasitisme intéresse le stade adulte et devient obligatoire. On va observer le phénomène d'hétérogonie, c'est-à-dire l'alternance régulière d'une génération libre et d'une génération parasite.

Type du cycle : Le cycle le plus primitif (1) qui, comme l'observe Travassos (1926), se voit surtout chez les parasites d'Amphibiens et de Lacertiliens, ne comprend que le cycle hétérogonique. Les

(1) Leichtenstern (1899) a déjà soutenu l'hypothèse du cycle hétérogonique primitif, donnant secondairement naissance au cycle homogonique.

femelles parthénogénétiques (ou, dans certaines espèces, hermaphrodites protérandriques) vivent dans les poumons et pondent des œufs. Ceux-ci montent vers la trachée et passent par l'œsophage et l'intestin. L'éclosion s'effectue dans le milieu extérieur. Les larves vivent en saprophytes, effectuent les quatre mues normales et deviennent des adultes libres. Après l'accouplement, un certain nombre de larves éclosent et vivent en saprophytes ou aux dépens des tissus maternels. Après deux mues, les larves sont infestantes et l'évolution ne peut se poursuivre que chez le Vertébré. Elles pénètrent à travers la peau et gagnent le poumon pour y devenir adultes.

Variations : Ce cycle, qui nous paraît former la base commune à tous les *Rhabdiasidæ* et *Strongyloididæ*, va se diversifier de nombreuses manières.

a) Reproduction de la femelle parasite. — La femelle peut être hermaphrodite protérandrique, avec un réceptacle séminal bien développé (certains *Rhabdias*), ou parthénogénétiques [*Entomelas dujardini* (Maupas) de l'Orvet, *Strongyloides stercoralis* (Bavay) de l'homme]. Dans d'autres cas (*Parastrongyloides winchesi* Morgan), il existe un mâle parasite qui a le même aspect filariforme que la femelle. Les observations de Kreis et de Faust sur l'existence de mâles parasites chez *S. stercoralis* sont fausses. Alors que les *Rhabdiasidæ* deviennent adultes dans le poumon, les *Strongyloididæ* retournent à l'intestin et ne mûrissent habituellement que dans la muqueuse duodénale.

b) Voie d'infestation. — L'infestation cutanée primitive, qui s'observe par exemple chez *S. stercoralis*, peut faire place à l'infestation par voie buccale. Goodey (1924), chez *R. fuscovenosa* (Railliet), décrit une pénétration digestive et une migration directe aux poumons, sans passage par les vaisseaux sanguins. Maupas (*in* Seurat, 1920) et Fülleborn (1928) pensent à l'intervention d'hôtes de transport (Limaces, Vers de terre, petites Grenouilles) pour le passage des larves infestantes enkystées chez l'hôte définitif.

c) Homogonie. — L'acquisition de l'homogonie, c'est-à-dire d'un cycle direct avec suppression des adultes rhabditoïdes libres, se fait en deux étapes morphologiques. Chez les *Rhabdias*, les larves infestantes du 3^e stade conservent l'aspect rhabditoïde lorsqu'elles proviennent du cycle direct, et ce sont seulement les larves issues des adultes libres qui ont une anatomie plus spécialisée, de type filaroïde. Chez *Strongyloides*, au contraire, les larves infestantes, qu'elles proviennent du cycle indirect ou du cycle direct, ont toujours le type filaroïde.

L'intrication des cycles homogoniques (directs) et des cycles hétérogoniques (indirects) est très variable suivant les espèces et même, dans une même espèce, suivant les souches. L'homogonie pure prise comme type primitif dans notre interprétation s'observe plutôt chez les *Rhabdias* parasites d'Amphibiens et de Lézards, mais Chu (1936) cite un bon nombre d'exceptions. Chez *R. fuscovenosa catanensis* (Rizzo), l'homogonie existe seule, mais quelques adultes libres peuvent apparaître si le milieu de culture est très riche. Les larves issues du cycle hétérogonique paraissent pourtant ne pas pouvoir infester le Serpent, hôte définitif.

Dans la plupart des espèces, les deux types de cycles coexistent et les éléments qui déterminent l'évolution vers l'un ou l'autre cycle ont fait l'objet de très nombreux travaux, dont certains mettent en valeur l'influence exercée par les conditions du milieu (cf. par exemple dans les travaux récents, H. Galliard, 1950-1951), et dont d'autres mettent de mieux en mieux en évidence l'influence prépondérante des facteurs génétiques (cf. Nigon et Roman, 1952).

Quel que soit le cycle, les travaux de Basir (1950) sur *S. papillosus* (Wedl) montrent bien que la loi des quatre mues est parfaitement respectée.

A côté de l'homogonie, quelques autres variantes du cycle ont été publiées. L'une qui pourrait être considérée comme très primitive, et formant transition avec l'*Alloionema*, consiste en l'existence de plusieurs générations libres successives chez certaines souches de *S. stercoralis* (Beach, 1935 ; Kouri et coll., 1936). Ces travaux n'ont pas été récemment confirmés.

Au contraire, l'existence d'un cycle homogonique raccourci, bien que rare, semble nettement démontrée. Il s'agit de formes hyperinfestantes de *S. stercoralis* qui évoluent très rapidement et deviennent infestantes au cours du transit intestinal chez le sujet porteur. Il y a donc auto-infestation.

II. — VIE PRÉINFESTANTE ENTIÈREMENT LIBRE

Type : *Ankylostome*

Origine : Ce genre de cycle pourrait dériver directement du cycle homogonique du *Strongyloides*, car la vie libre et les migrations chez l'hôte définitif sont identiques.

Type du cycle : Nous supposons que, dans le cycle le plus primitif, l'infestation se fait par voie cutanée. Chez l'*Ancylostoma duodenale* Dubini, par exemple, les œufs pondus par les femelles arrivent dans le milieu extérieur et s'y segmentent. La larve du premier

stade, de type rhabditoïde, éclôt et vit librement. La première mue libère un deuxième stade, de type strongyloïde, qui mue à son tour, sans cependant se débarrasser de la cuticule. Le 3^e stade larvaire infestant est donc inclus dans la mue du 2^e stade, exactement comme chez les *Rhabditis* libres. Un certain nombre de tropismes favorisent la contamination de l'homme par voie cutanée, bien que la contamination buccale soit possible. Les larves perdent leur étui cuticulaire en pénétrant dans le derme. Elles gagnent par voie lymphatique ou sanguine le cœur droit et sont envoyées dans le poumon, puis montent par la trachée, sont dégluties et arrivent au duodénum. La 3^e mue paraît se faire seulement dans le tube digestif. Le 4^e stade larvaire, pourvu d'une capsule buccale provisoire, mue une dernière fois pour donner les mâles et les femelles adultes avec leur capsule buccale définitive.

Lorsque l'infestation se fait accidentellement par voie buccale, certains auteurs estiment que la migration pulmonaire reste indispensable comme chez *S. stercoralis* ou *S. agoutii* Griffiths ; d'autres auteurs, au contraire, et en particulier Foster et Cross (1934), affirment, avec juste raison, semble-t-il, que tout le développement peut s'effectuer dans l'intestin et que la migration peut ne pas avoir lieu.

Variations :

a) Voies d'infestations. — Le cycle du type Ankylostome, comprenant une infestation cutanée, se voit chez la plupart des *Ancylostomatidæ* et chez certains Strongylides et Trichostrongylides [*Stephanurus dentatus* Diesing, *Nippostrongylus muris* (Yokogawa), *Longistriata musculi* Dikmans, *Trichostrongylus calcaratus* Ransom, *T. tenuis* (Mehlis)], mais il semble qu'il y ait peu d'espèces pour lesquelles l'infestation buccale soit strictement impossible ; ce serait pourtant le cas de *Gaigeria pachyscelis* Railliet et Henry. Au contraire, la plupart des espèces parmi les Strongylides et les Trichostrongylides, et même parmi certains Ancylostomatidés, comme *Bunocephalum trigonocephalum* (Rud.), ont habituellement une voie d'infestation essentiellement buccale, et l'infestation par voie cutanée devient impossible. Nous arrivons alors aux cycles du type *Hæmonchus contortus* (Rud.) du mouton, pour lesquels la migration pulmonaire est conservée, tout au moins expérimentalement chez le cobaye.

Il est très intéressant d'avoir à placer ici le cycle d'une famille d'Ascarides très primitifs : les *Cosmocercidæ*.

Dans le genre *Cosmocercoides*, certaines espèces ont la particularité remarquable d'avoir pour hôte définitif, tantôt des Mollus-

ques, tantôt des Amphibiens. C'est le cas de *C. dukæ* (Holl.), dont le cycle a été élucidé par Harwood (1930) chez l'Amphibien et par Ogren (1953) chez le Mollusque. L'espèce vit dans le mucus, entre coquille et manteau, chez des Gastéropodes terrestres américains ; la femelle est ovovivipare ; le premier stade larvaire, à œsophage rhabditoïde, mue deux fois et devient une larve infestante, à œsophage strongyloïde, qui est incluse dans les deux mues précédentes. La première et parfois la deuxième mue ont lieu dans l'utérus de la mère. Tous les stades évolutifs peuvent se trouver chez le Mollusque, et le mucus éliminé à l'extérieur contient des adultes aussi bien que des larves. La voie d'infestation paraît directe, car les larves pénètrent entre le manteau et la coquille, ou par le pore respiratoire.

Chez l'Amphibien, la même espèce, ou une variété biologique, est ovipare. Harwood ne décrit que deux stades larvaires libres, mais il est possible qu'une mue lui ait échappé. L'infestation de l'Amphibien se fait par voie buccale et il existe une migration pulmonaire déjà connue chez certains *Cosmocerca*.

Bien qu'imparfaitement connu, ce cycle a donc un très grand intérêt, car il nous montre un lien étroit entre le cycle des *Strongylina* et celui des *Ascaridina* primitifs. Peut-être également faut-il faire un rapprochement entre l'extraordinaire manque de spécificité du *Cosmocercoides* et la curieuse répartition des Oxyures, qu'on connaît tantôt chez les Arthropodes, tantôt chez les Amphibiens, les Reptiles, les Rongeurs ou les Primates.

b) Pertes des migrations. — Chez les espèces qui conservent une infestation cutanée, un petit nombre peut échapper à la migration pulmonaire. C'est ainsi que, pour Schwartz et Alicata (1936), les larves du 3^e stade de *Longistriata musculi* apparaissent dans le tube digestif quelques heures après l'infestation et ne passent par aucun viscère. Lorsque l'infestation par voie buccale est acquise, la perte plus ou moins complète des migrations devient très fréquente.

Strongylus vulgaris (Loos), réétudié récemment par Enigk (1950 b), perd son étui cuticulaire dans l'estomac et dans l'intestin grêle. La larve du 3^e stade pénètre dans la sous-muqueuse cœcale et y subit une mue. Celle du 4^e stade envahit les artérioles et migre dans l'artère mésentérique et ses ramifications, où elle se fixe aux environs du 15^e jour. Elle y séjourne très longtemps, y mue pour donner le stade adulte qui gagne enfin la muqueuse, puis la lumière du cæcum et du côlon. D'autres espèces de *Strongylus* évoluent dans des kystes péritonéaux, ou encore dans un viscère, mais ils sem-

blent tous conserver une large migration, bien que l'étape pulmonaire soit supprimée. *Stephanurus dentatus* Diesing accomplit également une migration complexe par les vaisseaux sanguins, le foie et le péritoine, avant de s'établir dans les uretères pour y effectuer sa ponte.

Dans les étapes suivantes, la migration se limite à un enfouissement larvaire plus ou moins prolongé dans la sous-muqueuse, où la larve forme habituellement des nodules, puis l'adulte revient dans la lumière intestinale (Ésophagostomes, Cyathostomes). D'autres espèces, enfin, n'ont plus aucune migration, et tout le développement larvaire postinfestant s'effectue dans le tube digestif. Cela semble vrai pour beaucoup de Trichostrongylides et même probablement pour certains Strongylides, mais il est très vraisemblable qu'un bon nombre d'espèces effectuent une migration transitoire qui échappe facilement aux observateurs et qui n'est pas encore connue. *Nematospiroides dubius* Baylis, étudié par Ehrenford (1954), pénètre dans la muqueuse intestinale au 4^e stade larvaire.

III. — VIE PRÉINFESTANTE LIBRE PLUS OU MOINS RACCOURCIE

PAR L'EXISTENCE DE MUES À L'INTÉRIEUR DE L'ŒUF

Type : *Nematodirus*

Origine : Cette première étape dans la séclusion de la larve dérive évidemment des cycles précédents ; on peut voir, par exemple, dans le même genre *Ostertagia*, une espèce (*O. circumcincta* Stadelmann) qui éclôt au premier stade larvaire, comme un Ankylostome, alors que l'*O. marshalli* Ransom mue une fois à l'intérieur de l'œuf ; la larve éclôt même à la fin du second stade, car elle s'enkyste deux à trois jours après sans avoir pris aucune nourriture.

Type du cycle : Le cycle de *Nematodirus filicollis*, parasite du mouton, est très proche de celui d'*O. marshalli*, mais la séclusion y est encore plus marquée, puisque la larve n'éclôt qu'au 3^e stade enkysté. La forte spécialisation du cycle est traduite par l'aspect du tractus digestif ; l'intestin de cette larve infestante est en effet formé par un massif de huit grandes cellules, sans aucune lumière axiale, et il est incapable de toute digestion (Seurat, 1920). Une autre marque de spécialisation réside dans le fait que les migrations chez l'hôte définitif paraissent très réduites, et presque tout le développement postinfestant s'effectue dans le tube digestif (cf. Herlich, 1954, pour le cycle de *N. helvetianus* May.).

Ce genre de cycles paraît assez fréquent chez certains Tricho-

strongylides [la plupart des *Nematodirus*, *Oswaldocruzia filiformis* (Göze)], mais il subit des modifications importantes dans d'autres groupes.

Variations :

a) **Ecllosion plus précoce de la larve.** — Ce genre de cycle correspond exactement au précédent, car toute la vie préinfestante se fait aux dépens des réserves vitellines, mais ici l'écllosion est plus précoce. Chez *Strongylacantha glycirrhiza* Beneden, étudié par Seurat (1920 b), les larves éclosent au premier stade, mais les deux mues successives se font sans qu'aucune alimentation extérieure n'intervienne. La larve infestante est plus petite que la larve du 1^{er} stade et elle est recouverte par deux étuis cuticulaires qui correspondent aux mues des 1^{er} et 2^e stades.

Le phénomène est identique chez les Dictyocaulus ; chez ces derniers, les larves infestantes peuvent être véhiculées par des vers de terre, mais ce ne sont que des hôtes d'attente facultatifs.

b) **Ecllosion dans l'utérus de la mère.** — Le cycle particulier de l'*Ollulanus tricuspis* Leuckart, parasite du chat, publié par Cameron (1927), semble pouvoir être rattaché au précédent. Les œufs éclosent dans l'utérus maternel et y subissent au moins une mue. Les larves au 2^e ou au 3^e stade sont pondues dans l'estomac de l'hôte définitif et sont rejetées par un vomissement ; elles ne continuent leur évolution que si elles sont ingérées par un autre chat. Cameron pense que l'auto-infestation est rendue impossible grâce à une substance stomacale qui inhiberait la croissance des larves n'ayant pas encore séjourné dans le milieu extérieur.

c) **Acquisition d'un hôte d'encapsulement plus ou moins obligatoire.** — Contrairement aux précédents, le cycle des Syngames nécessite une migration pulmonaire, puisque le poumon est la localisation de l'adulte, mais le cycle doit être classé dans cette section, car il comporte deux mues à l'intérieur de l'œuf. L'infestation de l'hôte définitif se fait par ingestion de la larve infestante qui peut être dans l'œuf, éclore dans le milieu extérieur, ou encore encapsulée chez un Invertébré quelconque. Il est très intéressant de constater que cet hôte d'attente semble devenir presque obligatoire chez certaines espèces. Clapham (1939) démontre que, pour *Syngamus trachea* (Montagu), l'infestation peut encore se faire directement, mais qu'elle est plus facile à réussir expérimentalement si on utilise les larves hébergées par un ver de terre. Pour *Mammomonogamus ierei* (Buckley), Buckley (1934) n'a pu réussir l'infestation directe du chat. L'hôte d'attente pourrait donc, dans certains cas, être devenu indispensable pour la réalisation du cycle.

IV. — VIE PRÉINFESTANTE S'EFFECTUANT ENTIÈREMENT

A L'INTÉRIEUR DE L'ŒUF

Type : *Passalurus ambiguus*

Origine : La biologie des Oxyures est souvent donnée comme exemple d'un cycle biologique très simple et primitif. L'organisation tardive du premier stade, les formes globuleuses que prennent fréquemment les deuxièmes stades, la finesse des mues indiquent au contraire que la vie préinfestante de ce groupe est très largement séparée de la vie saprophytique et très fortement spécialisée.

Nous verrons plus bas que le cycle des Oxyures doit être nettement séparé de celui des Ascarides, à l'exception peut-être du cycle des *Cosmocercidæ*, qui pourrait marquer une étape entre leur biologie et celle de leurs ancêtres libres.

Type du cycle : *Passalurus ambiguus* (Rud.), Oxyure très commun chez le lapin, a été étudié récemment par Boecker (1953). Les œufs sont pondus au stade de blastula dans le rectum. Les deux mues s'effectuent très rapidement, en 18 à 24 heures, et l'œuf devient infestant. Au contraire, s'il passe trop rapidement dans le milieu extérieur, encore au stade blastula, il meurt habituellement très vite. Les lapins s'infestent par voie orale et le 3^e stade ne peut éclore qu'après un séjour gastrique. Les deux dernières mues s'effectuent dans la lumière ou dans la muqueuse intestinale.

L'exemple du *Passalurus* avec ses deux mues à l'intérieur de l'œuf ne doit pas être considéré comme une exception chez les Oxyures. La plupart des espèces sont, en effet, décrites comme n'ayant qu'une seule mue dans l'œuf, et l'on admet souvent que, pour les Ascarides et les Oxyures, c'est le 2^e stade larvaire qui est infestant. Nous croyons qu'il y a en réalité deux phénomènes très différents.

Chez les Ascarides, il n'y a effectivement qu'une seule mue dans l'œuf, et celui-ci, lorsqu'il est mûr, contient un jeune 2^e stade qui, comme nous le verrons plus bas, grandit et évolue chez l'hôte intermédiaire.

Chez les Oxyures, l'œuf mûr contient soit un jeune 3^e stade, soit, ce qui revient au même, la fin du 2^e stade. Le phénomène est bien évident par exemple chez *Leidynema appendiculatum* (Leidy), parasite de Blattes. Dobrovolny et Ackert ont étudié, en 1934, le développement de l'œuf. Ils décrivent la segmentation et la formation d'un embryon mobile en 24 heures. Au bout de 3 à 7 jours, l'embryon développe son tractus digestif et perd sa motilité ; c'est le « resting stage », que les auteurs désignent comme stade infestant.

Les travaux plus récents de Todd (1944) sur le même sujet montrent la signification précise du phénomène. L'embryon mobile est le 1^{er} stade larvaire qui, après une mue, donne le 2^e stade. Le « resting stage » est en réalité la fin de ce 2^e stade, car l'éclosion et la mue libérant le 3^e stade sont immédiats dans l'intestin de la Blatte. Il est même possible d'obtenir le phénomène *in vitro* en traitant l'œuf par une solution diluée de protéines ; la 2^e mue s'effectue aussitôt et l'embryon s'allonge et redevient mobile à l'intérieur de l'œuf. La règle concernant le stade infestant habituel à tous les Phasmiidiens (début du 3^e stade avec mue effective) s'applique en réalité aux Oxyures (même état avec mue généralement encore non décollée).

Il y a donc une différence qui nous paraît fondamentale et qui doit être utilisée systématiquement pour séparer les *Ascaroidea* et les *Oxyuroidea* :

Les *Oxyuroidea* sont des parasites monoxènes. L'œuf mûr contient une larve du 3^e stade, ou, ce qui revient physiologiquement au même, une larve à la fin du 2^e stade.

Les *Ascaroidea*, à l'exception des *Cosmocercidæ* (groupe plus primitif) et des *Subuluridæ* (groupe plus spécialisé), sont des parasites fondamentalement hétéroxènes. L'œuf mûr contient une larve au début du 2^e stade (1).

Variations :

a) Maturation simultanée de tous les œufs. — Chez l'Oxyure humain, *Enterobius vermicularis* (L.), ou chez d'autres espèces spécialisées [cf. Enigk (1949), pour *Oxyuris equi* (Schrank)], la femelle, au lieu de pondre ses œufs un à un dans le cæcum, va descendre dans le rectum, et se fixer à la marge de l'anus, où elle éclate en libérant en une fois tous ses œufs qui sont au même stade de développement et deviennent infestants après un délai de six heures (Cram, 1943).

La rétrofection (c'est-à-dire la possibilité d'infestation par éclosion de larves au niveau de l'anus et par pénétration rétrograde dans le rectum), soutenue par Schuffner (1949), ne paraît pas devoir être retenue.

b) Modes de fixations des formes juvéniles. — Au quatrième stade, beaucoup d'Oxyures pénètrent assez profondément dans la muqueuse digestive, et certaines espèces ont même des structures très spécialisées pour s'accrocher à la muqueuse [œsophage anté-

(1) Autant qu'on en puisse juger par les cycles déjà connus, cette théorie ne s'accorde pas avec les classifications de Yorke et Maplestone (1926), de Neveu-Lemaire (1926), de Lopez-Neyra (1947), de Hyman (1951) ou de Skrjabin (1952). Par contre, elle coïncide bien avec celle de Chitwood (1950).

rieur d'*O. equi*, crochets céphaliques de *Dermatoxys veligera* (Rud.)). Ce ne sont pas de véritables migrations, comparables à celles des Ascarides, mais probablement une adaptation pour lutter contre une expulsion prématurée hors de l'intestin.

c) Evolution sans passage par le milieu extérieur. — Seurat a publié, en 1913, le cycle du *Tachygonetria vivipara* Wedl., remarquable par la coexistence de deux formes femelles vivant ensemble dans le cæcum des *Uromastix* et qui ne diffèrent que par le mode d'évolution des œufs : une forme ovipare, dont les utérus contiennent une vingtaine de gros œufs à coque épaisse, et une forme larvipare, où il se trouve seulement un petit nombre d'œufs, entourés d'une mince membrane vitelline, qui évoluent dans l'utérus maternel jusqu'au 3^e stade. Ces larves sont libérées dans le cæcum et parviennent à l'état adulte sans passer par le milieu extérieur. Les œufs de la forme ovipare, au contraire, n'évoluent pas immédiatement ; ils sont rejetés avec les fèces et assurent la transmission d'un *Uromastix* à l'autre.

L'étape suivante semble être réalisée chez *Probstmayria vivipara* (Probstmayr), parasite du cheval, car la forme ovipare a disparu et la multiplication s'effectue uniquement dans l'organisme de l'hôte. La contamination d'un cheval neuf pourrait se faire par ingestion de stades quelconques, entraînés accidentellement avec les matières fécales.

Ce genre de cycle n'est peut-être pas exceptionnel pour les Oxyures qui vivent dans les volumineux cæcums de Léporides (cf. Penso, 1932) et de Reptiles herbivores ; mais nous ne pensons pas, ainsi que le suggèrent Chandler et coll. (1941, p. 267), que le cycle de *Probstmayria* puisse être primitif. La multiplication à l'intérieur d'un même hôte apparaît chez tous les Métazoaires comme un phénomène extrêmement rare et spécialisé, et nous partageons entièrement l'opinion de Seurat concernant le *Tachygonetria* : « La forme primitive de ce Nématode est la forme ovipare, la forme larvipare devant être considérée comme le résultat d'une adaptation secondaire. »

V. — ACQUISITION D'UN HÔTE INTERMÉDIAIRE INVERTÉBRÉ A SÉCLUSION FAIBLE (MOLLUSQUE, ANNÉLIDE)

Type : *Metastrongylus*

Origine : On pourrait concevoir l'origine de l'hôte intermédiaire comme dérivant du phénomène d'encapsulement du 3^e stade larvaire, devenu obligatoire comme chez certains Syngames, et s'éten-

dant progressivement aux stades larvaires plus jeunes ; mais il semble plutôt que ce soit un phénomène primitif, distinct du précédent.

Dans le cas des Protostrongylinés, les œufs sont pondus dans les alvéoles pulmonaires et l'éclosion est généralement précoce. Le premier stade larvaire monte vers la trachée, est dégluti et passe par l'intestin ; il peut survivre longtemps dans le milieu extérieur, mais il est incapable d'y poursuivre son évolution. Les larves sont attirées par le mucus des Mollusques et pénètrent à travers le pied pour s'enfouir dans le tissu conjonctif où elles s'encapsulent. L'évolution larvaire avec ses deux mues s'y effectue, et le cycle se ferme lorsque le Vertébré ingère les Mollusques contenant des larves infestantes. Au contraire, les larves qui passent chez le Mollusque par voie digestive sont éliminées.

La migration chez l'hôte définitif peut rester très importante. Mackerras et Sandars (1954) signalent un développement larvaire dans le tissu cérébral du rat chez *Angiostrongylus cantonensis* (Chen).

L'adaptation à l'hôte intermédiaire semble très primitive et Hobmaier (1934) insiste bien sur le caractère presque externe de ce parasitisme qui paraît provenir d'une adaptation à la lutte contre la dessiccation.

Ce type de cycle va faire place à un parasitisme larvaire complètement interne chez les *Metastrongylus*.

Type du cycle : *Metastrongylus elongatus* Duj. et d'autres espèces parasites du Porc ont été spécialement bien étudiées par Schwartz et Alicata (1934). Les œufs n'éclosent généralement que lorsqu'ils sont ingérés par un ver de terre. Les larves du premier stade traversent la paroi digestive et envahissent plus ou moins vite le système sanguin ; elles s'accumulent souvent dans le cœur et peuvent même atteindre le vaisseau dorsal. Les deux mues préinfestantes s'effectuent chez le ver de terre. Chez le Porc, qui s'est infesté en mangeant les Oligochètes, les larves traversent l'intestin, suivent la voie lymphatique et gagnent les poumons, probablement par le cœur droit.

Variations : Les *Metastrongyloidea* paraissent se répartir de façon bien stricte entre trois cycles évolutifs : a) le cycle du Dictyocaulus (classé parfois parmi les Trichostrongylides), où il n'y a pas d'hôte intermédiaire ; b) le cycle *Protostrongylus*, étudié chez de nombreux genres : *Protostrongylus*, *Cystocaulus*, *Crenosoma*, *Troglostrongylus*, *Aerulostrongylus*, *Anafilaroides*, *Muellerius*, *Lep-tostrongylus*, *Elaphostrongylus*, *Angiostrongylus* (cf. les travaux

récents de Gerichter, 1948, 49, 51 ; Cheatun, 1948 ; Joyeux et Gaud, 1946), où l'évolution se fait par pénétration cutanée chez un Mollusque ; c) le cycle *Metastrongylus*, avec une évolution plus complexe dans la cavité générale des Oligochètes.

La spécificité parasitaire est habituellement très faible, bien que l'évolution soit beaucoup plus rapide, si le Nématode est bien adapté à l'espèce du Mollusque.

La nomenclature des stades larvaires a donné lieu à quelques divergences. Joyeux et Baer (1951 a) parlent de 4^e stade larvaire chez le Mollusque. Il y a, probablement chez toutes ces espèces, l'élimination d'une membrane vitelline, bien figurée par Seurat (1920, p. 133) pour le Strongle filaire. Mais cette membrane qui double la coque de l'œuf et n'épouse pas la forme de la larve ne peut être considérée comme une cuticule. De son côté, Gerichter, surtout dans sa première communication (1948), insiste sur les métamorphoses subies par le 3^e stade ; il distingue le « stade préinfestant » du « stade infestant », et parle donc d'un stade libre et de trois stades parasites chez le Mollusque. C'est là, nous semble-t-il, un abus de langage, car aucune mue ne sépare le stade préinfestant du stade infestant. Le stade préinfestant (ainsi que le prouve sa fragilité) doit être considéré comme la fin d'un 2^e stade larvaire, dont la mue s'est décollée très précocement. La loi du 3^e stade larvaire infestant nous paraît donc parfaitement vérifiée pour toutes ces espèces.

VI. — PREMIÈRE MUE DANS L'ŒUF ET FIN DE LA VIE PRÉINFESTANTE CHEZ UN HÔTE A SÉCLUSION FORTE

Il existe toujours une première mue dans l'œuf, et celui-ci, lorsqu'il est mûr, contient un deuxième stade jeune qui effectue son développement chez un Vertébré jusqu'à la mue suivante, libérant le troisième stade infestant ; mais, dans certains cas, un nouvel hôte intermédiaire invertébré s'intercale dans le cycle et assure une partie du développement du 2^e stade. Il est intéressant de constater que, dans les cycles connus jusqu'à maintenant, l'Invertébré n'intervient que dans les espèces aquatiques. Nous diviserons donc le chapitre en deux sections parallèles : l'une concernant les cycles terrestres évoluant seulement chez des Vertébrés, l'autre concernant les cycles aquatiques ayant, en plus, un hôte intermédiaire invertébré, facultatif ou obligatoire. Une récente revue des cycles d'*Ascarides*, publiée par Sprent (1954), indique bien que les cycles aquatiques sont plus primitifs et nous suivons cette hypothèse :

VIa. — CYCLES AQUATIQUES AVEC HÔTES INVERTÉBRÉS
FACULTATIFS OU OBLIGATOIRES

Type : *Raphidascaris canadensis*

Origine : Ce cycle, qui nécessite pour la maturation de la larve l'intervention d'un premier hôte invertébré et d'un deuxième hôte vertébré, est évidemment le plus compliqué, mais cela n'implique nullement qu'il soit le plus évolué. Un cycle très comparable semble bien être le type d'évolution le plus primitif connu chez les Cestodes (Joyeux et Baer, 1951 b), et nous retrouvons dans les deux groupes un phénomène semblable qui conduit à un raccourcissement et une simplification progressive du cycle.

L'origine de ce cycle complexe paraît donc très ancienne, et il est difficile d'en préciser la genèse. Un point pourtant qui paraît bien établi chez les Nématodes est que l'hôte le plus ancien est l'animal qui héberge le parasite adulte. Les hôtes intermédiaires sont des acquisitions relativement récentes : on trouve ainsi une spécificité forte dans le choix de l'hôte définitif, qui contraste avec le peu de spécificité des larves dans le choix des hôtes intermédiaires. Sprent (1954) place l'origine des Ascarides chez des Arthropodes marins (1). Cette hypothèse paraît très intéressante, mais nous croyons que ce serait une erreur de supposer que les cycles s'effectuant primitivement chez les Arthropodes puissent avoir donné, par acquisition secondaire d'un Vertébré, les cycles hétéroxènes. L'hôte définitif, même lorsque c'est un Invertébré, n'héberge que la fin du 3^e stade, le 4^e stade et l'adulte. Il ne semble donc y avoir aucune filiation directe possible entre les cycles où l'Invertébré est hôte définitif et les cycles hétéroxènes où l'Invertébré est hôte intermédiaire, et où il héberge les 1^{er}, 2^e et début du 3^e stade.

Nous croyons donc que l'origine des cycles d'Ascarides doit être recherchée dans des cycles du type *Cosmocercoides*, qui montrent bien que, contrairement aux Strongylides et aux Spirurides, les *Ascaridina* s'adaptent à l'état adulte aussi bien à des Invertébrés qu'à des Vertébrés. L'hétéroxénie s'établit à partir de ces cycles monoxènes, puis, de façon très curieuse, évolue vers une nouvelle monoxénie qui s'établit secondairement.

Il est intéressant également de constater que, dans les cycles hétéroxènes les plus primitifs, le premier stade larvaire, riche en réserves vitellines, est indépendant de l'hôte intermédiaire ; la

(1) Il est difficile de savoir si la présence d'un *Contracaecum* adulte chez une Crevette (Margolis et Butler, 1954) vient à l'appui de cette théorie, ou s'il s'agit seulement d'une évolution anormale chez l'hôte intermédiaire.

première mue s'effectue dans l'œuf. Ce n'est que dans les cycles hétéroxènes spécialisés que l'hôte intermédiaire devient nécessaire à la croissance du premier stade. Donc, bien que très ancienne, l'hétéroxénie semble s'être greffée sur des cycles monoxènes déjà spécialisés et à séclusion relativement forte.

Type du cycle : Pour *Raphidascaris canadensis* Smedley, parasite du Brochet, étudié par Thomas (1937), il existe une mue initiale à l'intérieur de l'œuf. Le 2^e stade est infestant pour l'hôte intermédiaire ; si l'œuf est ingéré par une nymphe d'Odonate, la larve y éclôt, et le 2^e stade y entreprend sa croissance. La larve n'est cependant pas infestante pour l'hôte définitif ; il semble qu'elle ne puisse atteindre le 3^e stade que si la libellule est mangée par un petit poisson. Thomas a montré que l'Invertébré n'est pas nécessaire pour boucler le cycle ; toute l'évolution larvaire peut se faire chez le Vertébré hôte intermédiaire. De même, l'évolution de *Contracaecum spiculigerum* (Rud.), parasite du Cormoran, a été réussie par Thomas (1937 b), en utilisant uniquement de petits Vertébrés (Têtards, Poissons).

Nous ne connaissons pas encore d'exemple de cycles d'*Anisakidæ* pour lesquels les deux hôtes intermédiaires, invertébré, puis vertébré, soient nécessaires, mais il y a en réalité très peu de cycles qui soient élucidés dans le groupe. Il est possible, comme le pensait Wulker (1929), que l'Invertébré soit obligatoire dans certains cycles ; il semble en tout cas intervenir fréquemment dans les conditions naturelles. C'est ainsi que l'infestation naturelle de *Diapatomus* par le 2^e stade de *Gœzia spinulosa* (Diesing) est signalée par Teixeira de Freitas et Lent (1946), et les larves d'*Anisakides* sont fréquemment trouvées dans le Plancton marin.

Variations :

a) **Suppression du Vertébré hôte intermédiaire.** — Le cycle de *Porrocaecum crassum* (Deslongchamps), parasite du Canard, a été élucidé par Mozgovoï (1952). Les larves de *P. crassum* muent une première fois à l'intérieur de l'œuf, mais celui-ci n'est pas infestant pour le Canard. Au contraire, ces œufs éclosent dans l'intestin de Vers de terre, les larves migrent dans les vaisseaux, muent et atteignent le stade infestant chez l'Invertébré.

Ce cycle peut donc être interprété comme dérivant des précédents par perte du Vertébré hôte intermédiaire, mais, alors que, chez les Ascarides, il est remplacé par l'hôte définitif, chez cet *Anisakide*, il est remplacé par l'Invertébré qui assume toute la fin du développement préinfestant. On pourrait, au contraire, inter-

prêter ce type biologique comme dérivant de cycles plus simples, sans aucune intervention de Vertébrés dans la vie larvaire, mais nous préférons provisoirement notre première interprétation, car, chez toutes les espèces proches, c'est le Vertébré qui joue le rôle essentiel dans la maturation de la larve.

b) Cas spécial des Gnathostomatidæ — Nous retrouvons un problème très comparable dans un groupe très différent : celui des Gnathostomes. Le cycle du Gnathostome est proche de celui de *Raphidascaris*, et le cycle de *Spiroxyys* proche de celui de *P. crassum*.

La biologie de *Gnathostoma spinigerum* Owen, parasite du Chat, élucidée surtout grâce aux travaux de Prommas et Doengsvang (1936), a été précisée récemment par Miazaki (1952-1954). La première mue a lieu dans l'œuf ; le 2^e stade évolue chez un Copépode ; le 3^e stade ne se forme que chez un Poisson, 2^e hôte intermédiaire obligatoire. Le cycle ne diffère de celui de *Raphidascaris* que par l'intervention obligatoire de l'Invertébré premier hôte et par l'existence des migrations du 4^e stade chez l'hôte définitif, qui sont fréquentes chez les Spirurides.

La biologie de *Spiroxyys contortus* (Rud.), parasite de Tortues, a été étudiée par Hedrick (1935). Le 2^e stade sort de l'œuf et continue son évolution jusqu'au 3^e stade infestant lorsqu'il est ingéré par un *Cyclops*. Il existe des migrations des stades âgés, comme chez les Gnathostomes, mais le cycle reste du même type que celui de *P. crassum*.

Nous avons supposé, dans le précédent paragraphe, que le cycle de *P. crassum* était secondaire par rapport à celui de *Raphidascaris*, car le rôle du Vertébré était prépondérant dans les cycles voisins, mais, chez les Spirurides, le problème est inverse, et, autant qu'on puisse avoir une conviction dans des questions aussi hypothétiques, nous serions tenté d'interpréter au contraire le cycle de *Spiroxyys* comme plus ancien et le cycle du Gnathostome comme plus récent. L'Invertébré serait primitif et le Vertébré secondaire dans l'évolution larvaire des Spirurides, et, au contraire, le Vertébré primitif et l'Invertébré secondaire dans l'évolution larvaire des Anisakides.

Dans les cycles hétéroxènes, l'existence d'une mue à l'intérieur de l'œuf nous paraît être un élément primitif. Cette mue, qui existe chez tous les Ascarides, ne s'observe habituellement pas chez les Spirurides ; pourtant, même dans le cas où les deux premières mues se font chez l'hôte intermédiaire, il subsiste des différences importantes : chez les Spirurides les plus primitifs (Camallanides

en particulier), la larve qui pénètre chez l'hôte intermédiaire est à la fin du 1^{er} stade, et la première mue est très précoce. Chez les Spirurides plus spécialisés, la maturation du 1^{er} stade est relativement beaucoup plus longue ; elle couvre souvent la moitié du temps de maturation total de la larve.

Le groupe Spiroxys-Gnathostome nous paraît donc avoir certains éléments biologiques archaïques. Nous retrouvons d'ailleurs la même notion dans le peu que nous connaissons sur le cycle des Echinocéphales, car, contrairement à tous les autres Spirurides, les larves sont connues chez des hôtes à séclusion faible (Mollusques, Oursins).

VI b. — CYCLES TERRESTRES SANS HÔTES INVERTÉBRÉS

Type : *Ascaris devosi*

Origine : On ne connaît pas de cycles où des larves saprophytes s'adaptent à un hôte intermédiaire vertébré. Peut-être ces cycles n'ont-ils plus de représentants actuels, ou peut-être, plus simplement, ne sont-ils pas encore connus. Mais il est possible également que l'adaptation au Vertébré comme hôte intermédiaire nécessite au préalable une séclusion forte. Nous nous rallions donc entièrement à l'hypothèse de Sprent (1954) qui pense que les cycles d'Ascarides terrestres dérivent de cycles d'Ascarides aquatiques dont le premier hôte intermédiaire invertébré aurait disparu.

Type du cycle : Fülleborn (1927) était arrivé à la conclusion que les migrations pulmonaires de l'*Ascaris lumbricoides* L. chez l'hôte définitif correspondaient phylogénétiquement à une migration chez un hôte intermédiaire qui aurait disparu. Tiner apporte en 1949 un très bon argument à cette thèse en montrant que, pour *A. columnaris* Leidy, le Carnivore, hôte définitif, peut s'infester en ingérant des Souris, mais une preuve encore beaucoup plus convaincante est donnée par Sprent (1952) lorsqu'il montre que, chez l'*A. devosi* Sprent, du Furet, le Vertébré hôte intermédiaire est obligatoire et que le cycle direct est impossible.

L'œuf se segmente dans le milieu extérieur ; il contient une larve mobile le 6^e jour. La première mue a lieu aux environs du 12^e jour et le 2^e stade est infestant pour l'hôte intermédiaire. Ingéré par une Souris, l'œuf éclôt dans l'intestin, la larve traverse la paroi digestive et évolue dans les muscles ou les viscères ; elle grandit, mue et atteint le 3^e stade infestant. Le jeune Furet s'infeste en mangeant

des Souris et les deux dernières mues s'effectuent dans l'intestin sans qu'il y ait de migrations (1).

Variations :

a) Hôte intermédiaire vertébré devenant facultatif. — A côté du cycle type *A. devosi* ou *A. columnaris*, où le Vertébré hôte intermédiaire est obligatoire, *Toxocara canis* (Werner) évolue de la même façon chez la Souris, et le Chien peut s'infester avec la Souris (Sprent, 1953), mais l'espèce est fréquemment citée comme ayant un cycle direct. Peut-être, dans ce cas, le Vertébré hôte intermédiaire est-il seulement facultatif. *Toxascaris leonina* (Linst.) et *T. transfuga* (Rud.) ont un cycle comparable chez la Souris, mais la maturation du 2^e stade se fait cette fois dans l'épaisseur de la paroi intestinale. *T. leonina* a été transmis au Chat à partir de la Souris (Sprent, 1953) (1).

b) Suppression du vertébré hôte intermédiaire. — Chez *A. lumbricoides* L., *Neoascaris vitulorum* (Göze), *Parascaris equorum* (Göze), etc..., il y a un retour complet à la monoxénie. L'hôte définitif s'infeste avec le début du 2^e stade et joue le rôle d'hôte intermédiaire. La migration qui conduit la larve au poumon correspond à la migration qui s'effectue chez la Souris dans le cas de l'*A. devosi*.

La croissance du 2^e stade est rapide et la larve qui mue aux envi-

(1) *Ophidascaris filaria* (Dujardin) évolue aussi chez la Souris (surtout dans le foie) (Sprent, 1953) et le cycle indirect paraît évident.

Avec un *Hexametra* sp., parasite de la Vipère en France, nous avons pu obtenir un développement expérimental chez des Vipères neuves. Des œufs embryonnés ayant été introduits dans l'estomac par sondage, nous trouvons chez une première Vipère morte au bout d'un mois des larves longues de 500 μ en grand nombre, plus ou moins enfoncées dans les parois stomacale et intestinale et quelques larves dans la cavité générale. Au bout de quatre mois, chez un second spécimen, de nombreuses larves longues d'environ 3 cm. ont été retrouvées appliquées sur les organes ou les parois du corps dans toute la cavité générale. Une larve est trouvée dans la trachée, mais aucune dans la lumière intestinale. D'après l'état des ébauches génitales, les larves semblent être au 3^e stade. (Expérience faite en été, à 25° environ).

Ce résultat n'est pas probant, car on peut supposer que si la Vipère avait vécu plus longtemps, les larves seraient devenues adultes ; pourtant, étant donné les délais de maturation connus chez d'autres Ascarides, nous croyons que le développement des larves s'est trouvé bloqué au 3^e stade et que le cycle direct est impossible. Ainsi, un même animal paraît être hôte intermédiaire s'il est contaminé avec des œufs (larves au 2^e stade), ou hôte définitif s'il est contaminé par ingestion de Vertébrés (larves au 3^e stade).

Dans les conditions naturelles, on trouve fréquemment à la dissection de Poissons marins un Nématode adulte dans l'intestin et la même espèce encapsulée à l'état larvaire dans le péritoine. Cela ne signifie pas forcément l'existence d'une migration dans l'organisme, mais plutôt le fait qu'il y a eu une double infestation par des œufs et par des larves encapsulées. (Cf. Markowski, 1937). Un phénomène comparable est décrit par Degiusti (1949) chez l'Acanthocéphale : *Leptorhynchoides thecalus* (Linton).

(1) Le Professeur Sprent, que nous remercions vivement, a bien voulu nous signaler que tout récemment, il a pu faire évoluer une espèce, tantôt par cycle direct, tantôt par cycle indirect.

rons du 6^e jour atteint presque 1 mm. Elle est donc incapable de passer dans la circulation comme pour les espèces hétéroxènes qui, arrivant plus précocement aux poumons, sont plus petites et sont capables de passer dans la circulation pulmonaire artérielle (Sprent, 1952). Chez l'*A. lumbricoides*, la larve séjourne plus longtemps dans le poumon ; la 3^e mue s'y produit aux environs du 12^e jour, puis les larves montent dans la trachée, sont dégluties et arrivent enfin à l'intestin, où s'effectue la 4^e et dernière mue vers le 30^e jour (Roberts, 1934). *T. canis* et *N. vitulorum* peuvent également être transmis au fœtus par migration des larves à travers le placenta de l'hôte. Sprent (1954) considère cette migration comme une seconde modification adaptatrice des cycles chez des hôtes non carnivores.

Nous avons vu chez les Strongylides une migration, devenue secondairement inutile, disparaître chez les espèces plus spécialisées, et nous assistons exactement au même phénomène chez les Ascarides.

c) *Perte de la migration du 2^e stade.* — Dans notre interprétation, les cycles d'*Heterakidæ* et d'*Ascarididæ* dérivent du cycle précédent et non du cycle des Oxyures comme on l'admet habituellement. Plusieurs travaux récents nous paraissent d'ailleurs venir à l'appui de cette hypothèse.

D'une part, ils montrent que, contrairement aux Oxyures, l'œuf mûr contient un jeune 2^e stade qui subira un développement important chez le Vertébré.

D'autre part, la migration transitoire dans la muqueuse qui s'effectue chez la plupart des espèces est une migration très précoce, intéressant surtout le 2^e stade ; la migration dont nous avons parlé chez les Oxyures a une signification différente et n'intéresse guère que le 4^e stade.

Smith (1953) montre, par exemple, que chez *Heterakis spumosa* Schneider, c'est seulement le 2^e stade qui effectue une courte migration dans la muqueuse. Chez *Ascaridia galli* (Schränk), étudié récemment par Tugwell et Ackert (1952), cette migration est devenue inutile. Du 1^{er} au 14^e jour (c'est-à-dire pendant les 2^e et 3^e stades), la croissance est identique pour les larves qui ont migré et pour celles qui sont restées libres dans l'intestin, mais ensuite (c'est-à-dire pour le 4^e stade) la migration devient nuisible ; les larves grandissent plus vite dans la lumière que dans la muqueuse intestinale.

Nous croyons donc que ces genres de cycles qui, *a priori*, paraissent si simples, sont en réalité le résultat d'une longue évolution et qu'ils dérivent de cycles plus complexes.

VII. — TOUTE LA VIE PRÉINFESTANTE A LIEU
CHEZ UN HÔTE INTERMÉDIAIRE A SÉCLUSION FORTE (ARTHROPODE)

Type : *Physocephalus*

Origine : Ce genre d'évolution diffère peu du cycle d'un *Metastrongylus*, mais il est intéressant de voir que, parmi tous les cycles hétéroxènes connus jusqu'à maintenant chez les *Strongylina*, aucun n'accepte d'Arthropode comme hôte intermédiaire, alors qu'à l'exception d'*Echinocephalus*, l'inverse est vrai pour tout l'ordre des *Spirurida*, et probablement aussi pour tous les Subulures (Alicata, 1939).

Type du cycle : L'adulte du *Physocephalus sexalatus* (Molin), localisé dans l'estomac et l'intestin grêle du Porc, pond des œufs embryonnés à coque épaisse, qui sont rejetés avec les excréments. Les œufs ne peuvent évoluer que lorsqu'ils sont ingérés par des Coléoptères coprophages. La larve éclôt, traverse le tube digestif et s'encapsule dans la cavité générale de l'Arthropode ; elle y subit deux mues et le 3^e stade larvaire est infestant. Le réencapsulement peut s'observer chez de très nombreux Vertébrés, et l'hôte définitif s'infeste en mangeant un Coléoptère ou un petit Vertébré. Le développement s'achève par les deux mues habituelles dans l'estomac du Porc, sans aucune migration.

Variations : L'évolution des cycles se fait vers une séclusion de plus en plus forte lorsque l'on s'élève dans l'échelle zoologique.

Nous insisterons peu sur ce chapitre, car nous l'avons longuement développé dans un travail récent (1954). Nous avons cherché à montrer que, depuis le Camallanide, le plus primitif, jusqu'à la Filaire, la plus spécialisée, il existe une longue chaîne évolutive, dont chaque maillon correspond à une biologie de plus en plus indépendante du milieu extérieur, à la fois par la nature de l'hôte intermédiaire et par la localisation de la larve chez cet hôte. C'est ainsi que, très progressivement, en passant par des Spirurides à cycles très spécialisés (Acuarides, Thélazies, Habronèmes) et par des Filaires primitives qui pondent des œufs à coque épaisse, on arrive aux cycles les plus complexes de Filaires (*Dipetalonematidae*), où le premier stade larvaire circule dans le sang de l'hôte sous forme de microfilaire, et où l'évolution larvaire s'effectue dans les muscles thoraciques de Nématocères hématophages.

La durée de maturation de la larve chez l'hôte intermédiaire est d'autant plus courte que le métabolisme du milieu est plus élevé

(séclosion plus forte), et cela nous permet de constater que le phénomène de la séclosion s'effectue suivant une sériation biologique coïncidant étroitement avec la classification morphologique.

Chapitre III : Aphasmiens

Introduction

L'évolution des Aphasmiens diffère profondément de celle des Phasmiens.

Le premier stade larvaire pouvant être infestant pour l'hôte définitif, on observe des cycles primitifs beaucoup plus simples, où les quatre mues s'effectuent chez le même hôte.

Un autre élément assez particulier aux Aphasmiens est « l'organotropisme » de Vogel : on observe souvent parmi les espèces les plus primitives une remarquable tendance à quitter le tube digestif pour coloniser les différents viscères de l'organisme. Ce phénomène existe aussi chez les Phasmiens, mais se révèle plutôt en fin de phylum, particulièrement chez les Spirurides (migrations du 4^e stade). Chez les Aphasmiens, au contraire, le phénomène apparaît d'emblée et il va conduire à des cycles évolutifs particuliers, car les œufs ne pouvant plus dans certains cas être éliminés dans le milieu extérieur, la transmission à un nouvel hôte s'effectue par cannibalisme.

Il semble donc qu'il faille distinguer deux lignées évolutives dans les cycles biologiques des Aphasmiens :

1° cycles par cannibalisme, se spécialisant progressivement pour aboutir au cycle de la Trichine ;

2° cycles par hétéroxénie, qui, bien que partant d'un type différent de celui des Phasmiens, ont une évolution assez parallèle et aboutissent à des cycles également complexes, comme celui du Diocotophyme.

Nous diviserons donc les cycles en trois groupes : a) cycles primitifs ; b) cycles monoxènes complexes ; c) cycles hétéroxènes.

A. — Cycles primitifs

Capillaria obsignata Madsen, étudié par Wehr (1939), vit à l'état adulte plus ou moins enfoncé dans la muqueuse de différents oiseaux. Les œufs rejetés avec les matières fécales se segmentent à l'extérieur, et le premier stade infestant est atteint en six jours.

Lorsque l'œuf est ingéré par un nouvel oiseau, le premier stade larvaire, pourvu d'un harpon céphalique comme tous les Aphasmiens, éclôt dans l'intestin grêle, et tout le développement s'effectue sur place. Les quatre mues se suivent rapidement et des adultes mûrs sont retrouvés dès le 15^e jour.

Ce cycle correspond à celui de *Trichuris muris* Schrank, vu récemment par Fahmy (1954), et très probablement à celui du Trichocéphale humain.

B. — Cycles monoxènes complexes

a) *Trichocephalus vulpis* Froelich. — L'organotropisme se manifeste de façon plus ou moins discrète chez de nombreuses espèces qui conservent pourtant un cycle simple. Par exemple, chez *T. vulpis*, étudié par Miller (1947), la larve pénètre rapidement dans la muqueuse et s'enfonce profondément ; elle ne retourne dans la lumière intestinale que 10 jours plus tard.

Chez beaucoup d'espèces, le cycle est aussi simple, mais la larve, au lieu de revenir dans l'intestin, migre par voie sanguine dans un organe creux, qui permet une expulsion des œufs dans le milieu extérieur ; c'est le cas de *Capillaria aerophila* (Creplin) du poumon du Renard, étudié par Christenson (1938), ou de *Trichosomoides crassicauda* (Bellingham) de la vessie du Rat, étudié par Thomas (1924).

b) *Capillaria hepatica* (Bancroft). — Chez *C. hepatica*, le cycle devient plus complexe, car l'espèce migre dans le foie, et il semble que la mort de l'hôte soit indispensable pour que les œufs soient libérés.

Le maintien de l'espèce par cannibalisme simple paraît *a priori* difficile, car tous les œufs étant localisés dans un espace réduit, la transmission à partir d'un animal infesté ne pourrait guère se faire qu'à un seul animal neuf, qui aurait une infestation absolument massive. En réalité, la segmentation des œufs est bloquée dans le foie.

Fain (1953) a montré que l'infestation de Souris neuves, impossible avec des œufs non segmentés, s'obtient régulièrement avec des œufs ayant séjourné un temps suffisant dans l'eau, ou à sec, ou encore après le passage par l'intestin d'un Chien. Mais ce passage intestinal n'est nullement nécessaire et n'accélère pas l'évolution des œufs.

c) *Muspicea borreli* Sambon. — Le cycle étudié par Brumpt (1939) paraît déjà beaucoup plus proche de celui de la Trichine.

Les embryons libres dans les tissus de la Souris n'évoluent pas dans le milieu extérieur, ni chez un hôte intermédiaire. L'infestation semble se faire quand la Souris lèche les larves rejetées à la surface de la peau ou qu'elle ingère de la chair parasitée.

Il en est de même pour *Robertdolfusa paradoxa*, décrit par Chabaud et Campana (1949) dans l'œil du Corbeau. Les embryons pondus par les femelles ont une taille relativement énorme et sont très fragiles. La transmission se fait très vraisemblablement par cannibalisme.

d) Trichinella spiralis (Owen). — Le cycle classique de la Trichine reste difficile à interpréter, car, malgré un certain nombre de travaux, on ignore encore le rythme des mues.

Le développement des larves dans l'intestin est extrêmement rapide, le stade adulte est atteint dès le 3^e jour ; les femelles s'enfoncent ensuite profondément dans la muqueuse et commencent à pondre dès le 5^e jour. Les larves passent dans la circulation, sont réparties dans tous les muscles striés de l'organisme et s'encapsulent ; elles sont infestantes à partir du 20^e jour, lorsqu'elles sont ingérées par un nouvel hôte.

La conservation de l'espèce est rendue possible par le seul phénomène du cannibalisme, car d'une part l'espèce est très peu spécifique et d'autre part les kystes étant répartis dans tout l'organisme, il y a possibilité de contamination pour plusieurs animaux neufs à partir d'un seul cadavre.

C. — Cycles hétéroxènes

a) Capillaria plica (Rud.). — L'hétéroxénie s'établit de façon progressive chez certains *Capillaria*. Wehr (1952) montre, par exemple, que *C. contorta* (Creplin) peut être transmis par l'Oligochète *Eiseria foetida*, bien que la transmission directe par ingestion des œufs soit également possible.

D'autres espèces, au contraire, paraissent complètement adaptées à l'hétéroxénie. *C. plica*, étudié par Enigk (1950 a), est parasite du tractus urinaire des Canards. Les œufs éclosent chez différents Oligochètes ; les larves pénètrent à travers la paroi intestinale et vont se fixer dans le tissu conjonctif de la cavité générale ; elles deviennent infestantes au bout de 24 heures. Les larves du 2^e stade se développent dans la paroi de l'intestin grêle de l'hôte définitif en 8 à 10 jours et les larves du 3^e stade se retrouvent dans la vessie au bout de 30 jours environ. Elles s'y transforment en 4^e stade, puis en adultes.

b) *Cystoopsis acipenseris* Wagner. — Les adultes vivent par couple dans des kystes sous-cutanés chez de jeunes Esturgeons. Il est probable que l'évacuation des œufs dans l'eau se fait, comme pour la Filaire de Médine, par la rupture du corps de la femelle. Les œufs ingérés par un Arthropode aquatique [larve de *Simulie* (Zykoff, 1902), ou Amphipode (Janicki et Rasin, 1930)] éclosent, et les larves se développent dans la cavité générale suivant un cycle qui paraît comparable à celui des Spirurides.

c) *Dioctophyme renale* (Gœze). — D'après Woodhead (1950), le cycle serait le suivant : le 1^{er} stade éclôt dans le tube digestif d'une Annélide (Branchiobdellide, parasite d'Ecrevisse), pénètre dans les tissus et y effectue la première mue. Le 2^e stade, qui ressemble exactement à une larve de Gordien, continue son évolution, lorsque la Branchiobdelle est ingérée par un Poisson. Chez celui-ci, le 2^e stade migre dans le mésentère, grandit et mue en un 3^e stade également gordiforme. Une nouvelle mue chez le Poisson donne naissance au 4^e stade, long de 4 mm. Ce dernier peut être infestant pour l'hôte définitif, ou bien, s'il reste longtemps chez le Poisson, il mue une dernière fois en une forme préadulte, longue de 10 mm., qui est également infestante.

L'hôte définitif (Chien ou autre Mammifère) s'infeste en ingérant le Poisson, et le *Dioctophyme* migre dans le rein, où il atteint souvent une taille considérable (plus d'un mètre de long).

L'existence de larves d'Aphasmiens identiques à celles des Gordiens est bien difficile à admettre, et ces résultats paraissent trop extraordinaires pour pouvoir être admis sans vérification ultérieure.

L'hétéroxénie du *Dioctophyme* ne fait cependant pas de doute.

Conclusions : Biologie et systématique

La loi des quatre mues de Maupas, vraie pour tous les Nématodes, et la loi du 3^e stade infestant, vraie pour tous les Phasmiens parasites de Vertébrés, paraissent les meilleurs fils conducteurs pour interpréter les cycles évolutifs.

Ayant pris pour base quelques hypothèses simples : a) vie préinfestante évoluant vers une séclusion de plus en plus forte ; b) perte progressive des migrations devenues secondairement inutiles, nous avons obtenu une sériation des cycles évolutifs, ne pouvant naturellement donner qu'une image très hypothétique et imprécise sur les processus évolutifs qui ont donné naissance aux cycles les plus spécialisés.

Nous espérons pourtant que cette sériation est plus naturelle que celles qui étaient proposées antérieurement, car elle coïncide bien avec la classification morphologique de Chitwood (1950).

Nous voyons en effet (tableau) que si l'on range les superfamilles de Phasmiens parasites dans l'ordre admis par Chitwood, et si

	<i>Rhabdit- oidea</i>	<i>Strongyl- oidea</i>	<i>Trichostr- ongyloidea</i>	<i>Metastron- gyloidea</i>	<i>Oxyuroi- dea</i>	<i>Ascaridio- idea</i>	<i>Camalla- nina</i>	<i>Physalop- teroidea</i>	Autres <i>Spirurina</i>
I....	+++								
II a..		++				+			
II b..		+	++						
III...			+	+					
IV...					•+++				
V....				++					
VI...						++	+	+	
VII..						+	++	++	+++

La séclusion de la vie larvaire préinfestante s'accroît de façon régulière lorsque l'on monte dans l'échelle zoologique. La ligne horizontale indique les grands groupes systématiques de Phasmiens parasites de Vertébrés dans l'ordre admis par Chitwood ; la ligne verticale les sept types biologiques que nous individualisons dans le texte.

l'on considère les types biologiques caractéristiques de chacun de ces groupes, on constate une coïncidence étroite entre le rang zoologique admis par Chitwood et la sériation biologique basée sur la notion de séclusion régulièrement croissante que nous admettons ici.

Il apparaît en outre que certains éléments biologiques méritent d'intervenir dans les coupures systématiques et apportent même des éléments nouveaux valables.

Nous croyons qu'il faut ajouter à la définition des Phasmiidiens parasites le fait que les larves infestantes sont au 3^e stade ou par adaptation secondaire au 2^e stade, mais jamais au 1^{er} stade, comme chez beaucoup d'Aphasmiidiens. Nous croyons que la coupure entre *Oxyuroidea* et *Ascaridioidea*, si variable selon les auteurs, doit être basée sur la biologie. Les Oxyures paraissent être des parasites fondamentalement monoxènes. L'œuf infestant contient une larve du 3^e stade ou de la fin du 2^e stade. Les Ascarides (à l'exception du groupe archaïque des *Cosmocercidæ*) sont des parasites fondamentalement hétéroxènes, et ne deviennent monoxènes que par adaptation secondaire. L'œuf infestant contient une larve au début du 2^e stade.

Il reste un seul point sur lequel les éléments biologiques ne cadrent pas avec les conceptions de Chitwood : alors que cet auteur place les Gnathostomes parmi les *Spiruroidea* les plus évolués, ils ont un cycle évolutif comportant des éléments primitifs.

Dans un travail précédent, nous avons été conduit aux mêmes conclusions pour les Physaloptères, et nous avons dû les considérer comme un phylum indépendant qui se serait séparé très brusquement et très précocement des autres Spirurides. Nous avons donc proposé de les isoler dans une nouvelle superfamille, les *Physalopteroidea*. Or, il existe des affinités morphologiques manifestes entre Gnathostomes et Physaloptères, et Chitwood place précisément les deux familles à côté l'une de l'autre.

Nous croyons donc que la superfamille des *Physalopteroidea*, qui peut être définie morphologiquement par l'insertion des papilles céphaliques du cycle externe sur les pseudo-lèvres, doit inclure les deux familles : *Gnathostomatidæ* et *Physalopteridæ*.

RÉSUMÉ

En dépit de leur grande variabilité, nous croyons que les cycles de Nématodes parasites de Vertébrés obéissent à un certain nombre de processus généraux qui gouvernent leur évolution :

- a) Il y a toujours quatre stades larvaires et un stade adulte.
- b) Chez les Phasmiens, l'hôte définitif s'infeste avec le début du 3^e stade larvaire. Si la larve pénètre plus précocement chez lui, il se comporte comme un hôte intermédiaire, jusqu'à ce qu'elle effectue sa seconde mue.
- c) Au cours de l'évolution, les larves aux différents stades pré-infestants acquièrent une séclusion de plus en plus marquée, dont les grandes étapes sont : larves libres, larves évoluant à l'intérieur de l'œuf, larves évoluant chez un hôte intermédiaire.
- d) Certains cycles évolutifs ont tendance à se simplifier. La migration consécutive à la pénétration cutanée (migration du 3^e stade des Strongylides), ou la migration consécutive à l'encapsulement chez le Vertébré hôte intermédiaire (migration du 2^e stade des Ascarides), paraissent se conserver comme un souvenir ancestral, lorsque le cycle s'est modifié et que les migrations sont devenues inutiles. Elles ne se simplifient que très progressivement au cours de l'évolution.

Contrairement aux migrations précédentes, la migration de l'adulte, qui s'observe surtout chez les Spirurides, apparaît chez les espèces spécialisées.

En appliquant ces différentes notions, nous obtenons une sériation approximative des cycles. Pour la commodité de l'exposé, et selon l'importance de la séclusion, nous les divisons en sept groupes chez les Phasmiens et en trois groupes chez les Aphasmiens.

Ce schéma s'oppose aux conceptions classiques sur beaucoup de points et nous conduit à proposer plusieurs hypothèses :

1° Il existe une différence biologique fondamentale entre Phasmiens et Aphasmiens : les premiers, issus de formes libres douées de la propriété d'enkystement, ont des larves qui sont infestantes au 3^e stade, ou par adaptation secondaire au 2^e stade. Les Aphasmiens, issus de formes libres dépourvues de la propriété d'enkystement, sont fréquemment infestants dès le premier stade larvaire.

2° La biologie la plus primitive est représentée par le cycle hétérogonique des *Rhabditoidea*. Le cycle homogonique est secondaire.

3° Les cycles de Strongylides comportant une infestation cutanée sont primitifs. La migration, qui était nécessaire dans ces cas, devient inutile lorsque l'infestation buccale est acquise ; nous supposons que la perte de la migration ne se fait que de façon progressive chez les formes les plus spécialisées.

4° Les *Cosmocercidæ*, aussi bien biologiquement que morphologiquement, paraissent être des *Ascaridina* très primitifs.

5° Le cycle des Oxyures est considéré ici comme déjà très spécialisé, et celui de *Probstmayria* semble dériver du cycle habituel des Oxyures. Nous ne pensons pas qu'il corresponde à une des premières étapes du parasitisme.

6° La maturation complète des deux premiers stades larvaires à l'intérieur de l'œuf est une règle générale pour tous les *Oxyuroidea* et leur séparation d'avec les *Ascaridioidea* doit être basée sur ce caractère.

7° La loi du 3° stade infestant est respectée chez tous les *Metastrongyloidea*.

8° Conformément aux travaux de Sprent, nous pensons que les cycles d'Ascarides primitifs sont hétéroxènes, et que, chez les Ascarides plus spécialisés, le cycle se raccourcit du fait que l'hôte définitif joue également le rôle d'hôte intermédiaire. On s'explique ainsi les deux anomalies du cycle d'*A. lumbricoides* : migration pulmonaire et larve infestante au début du 2° stade.

9° Dans le cas des Ascarides à hétéroxénie obligatoire, un même animal peut, pour une même espèce, être hôte intermédiaire s'il ingère les œufs, et hôte définitif s'il ingère les larves.

10° Les cycles d'*Heterakidæ* et d'*Ascaridinæ* nous paraissent dériver des cycles d'Ascarides monoxènes par suppression progressive des migrations, et s'opposer ainsi aux cycles des Oxyures ; l'œuf est donc infestant lorsqu'il contient une larve au début du 2° stade.

11° A titre purement hypothétique, le cycle de *Porrocaecum crasum* est supposé dériver des cycles des autres Anisakides ; le Vétébré hôte intermédiaire serait remplacé par un Invertébré.

12° Le cycle des *Gnathostomatidæ* a plusieurs éléments très primitifs (intervention d'un Mollusque pour *Echinocephalus*, première mue dans l'œuf chez la plupart des espèces...). Nous proposons donc de rattacher la famille aux *Physalopteroidea*, qui avaient été séparés des *Spiruroidea* précisément pour la même raison.

13° L'hétéroxénie des Spirurides, différente dès l'origine de celle des Ascarides, suit une évolution très différente. Au lieu de se simplifier, les cycles se compliquent par l'existence de migrations tardives qui conduisent les adultes dans les différents tissus de l'hôte.

14° Chez les Aphasmiens, on suppose l'existence d'un cycle primitif, où les quatre mues se font chez l'hôte définitif ; les cycles se diversifieraient en deux directions : l'une par cannibalisme, aboutissant au cycle de la Trichine ; l'autre par hétéroxénie, aboutissant au cycle du *Cystoopsis*.

En dernier lieu, la comparaison entre la sériation biologique ainsi proposée et la classification morphologique de Chitwood montre une coïncidence étroite qui laisse espérer que toutes ces hypothèses ne sont pas purement artificielles.

Nous proposons donc quelques éléments biologiques pour compléter ou préciser la diagnose de certains grands groupes systématiques :

Distinction biologique entre Phasmiens et Aphasmiens.

Coupure entre *Oxyuroidea* et *Ascaridioidea*.

Isolement des *Physalopteroidea*.

BIBLIOGRAPHIE (1)

- 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.
- BASIR (M. A.). — The morphology and development of the sheep nematode, *Strongyloides papillosus* (Wedl, 1856). *Canad. J. of Research*, D, XXVIII, 1950, 173-196, fig. 1-4.

(1) Une excellente bibliographie sur le sujet a été donnée en 1941 par Chandler, Alicata et Chitwood. De nombreuses références sur les cycles des *Spirurida* ont été publiées récemment (Chabaud, 1954). La présente bibliographie concerne donc essentiellement les travaux postérieurs à 1941 et portant sur d'autres Nématodes que les Spirurides.

- BEACH (T. D.). — The experimental propagation of *Strongyloides* in culture. *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.*, XXXII, 1935, 1484-1486.
- BOECKER (H.). — Die Entwicklung des Kaninchenoxyuren *Passalurus ambiguus*. *Zeits. f. Parasit.*, XV, 1953, 491-518, fig. 1-8.
- BRUMPT (E.). — *Muspicea borreli*, Sambon, 1925, et cancers des souris. *Ann. Parasit.*, VIII, 1930, 309-343, fig. 1-10 + pl. XI-XIV.
- BUCKLEY (J. J. C.). — On *Syngamus ierei* sp. nov. from domestic cats, with some observations on its life cycle. *J. Helm.*, XII, 1934, 89-98, fig. 1-14.
- CAMERON (T. W. M.). — Observations on the life history of *Ollulanus tricuspis* Leuck., the stomach worm of the cat. *J. Helm.*, V, 1927, 67-80, fig. 1-11.
- CHABAUD (A.-G.). — Sur le cycle évolutif des Spirurides et de Nématodes ayant une biologie comparable. Valeur systématique des caractères biologiques. *Ann. Parasit.*, XXIX, 1954, 42-88, 206-249, 358-425, fig. 1-52.
- et CAMPANA (Y.). — Nouveau parasite remarquable par l'atrophie de ses organes : *Robertdollfus paradoxus* (Nematoda, incertae sedis). *Ann. Parasit.*, XXV, 1950, 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.
- CHEATUM (F. L.). — A contribution to the life history of the deer lungworm *Leptostrogylus alpenae* (Nematoda : Metastrongylidae) with observations on its incidence and biology. *Dissertation, University of Michigan*, 1948, 83 pp. (Analyse in *Helminth. Abstr.*).
- CHITWOOD (B. G.) et CHITWOOD (M. B.). — *An introduction to Nematodology*, Sect. I, Anatomy, 213 pp., fig. 1-145, NN. Baltimore, 1950.
- CHRISTENSON (R. O.). — Life history and epidemiological studies on the fox lungworm, *Capillaria aërophila* (Creplin, 1839). *Liv. Jub. Pr. Lauro Travassos*, 1938, 119-136, fig. 1-3.
- CHU (T. C.). — Studies on the life history of *Rhabdias fuscovenosa* var. *cata-nensis* (Rizzo, 1902). *J. Parasit.*, XXII, 1936, 140-160, fig. 1-8.
- CLAPHAM (P. A.). — On Flies as intermediate hosts of *Syngamus trachea*. *J. Helminth.*, XVII, 1939, 61-64.
- CRAM (E. B.). — Studies on Oxyuriasis, XXVIII. Summary and conclusions. *Amer. Jl. of Diseases of Children*, LXV, 1943 46-59.
- DEBROVOLNY (C. G.) et ACKERT (J. E.). — The life history of *Leidynema appendiculatum* (Leidy), a Nematode of Cockroaches. *Parasit.*, XXVI, 1934, 468-480, fig. 1-10 + pl. XXIII.
- DEGIUSTI (D. L.). — The life cycle of *Leptorhynchoides thecatus* (Linton), an Acanthocephalan of fish. *J. Parasit.*, XXXV, 1949, 437-460, fig. 1-40.
- EHRENFORD (F. A.). — The life cycle of *Nematospiroides dubius* Baylis (Nematoda : Heligmosomidae). *J. Parasit.*, XL, 1954, 480-481.
- ENIGK (K.). — Zur Biologie und Bekämpfung von *Oxyuris equi*. *Zeitschr. f. Tropenmed. u. Parasit.*, I, 1949, 259-272, fig. 1-8.
- Die Biologie von *Capillaria plica* (Trichurcoidea, Nematodes). *Zeitsch. f. Tropenmed. u. Parasit.*, I, 1950a, 560-570, fig. 1-2.

- Zur Entwicklung von *Strongylus vulgaris* (Nematodes) im Wirtstier. *Zeitsch. f. Tropenmed. u. Parasit.*, II, 1950b, 287-306, fig. 1-7.
- FAHMY (M. A. M.). — An investigation on the life cycle of *Trichuris muris*. *Parasit.*, XLIV, 1954, 50-57, fig. 1-7.
- FAIN (A.). — Observations sur *Hepaticola hepatica* (Bancroft, 1893), Hall, 1916, au Congo belge. *Ann. Soc. Belge Med. Trop.*, XXXIII, 1953, 107-117 + 2 pl.
- FOSTER (A. O.) et CROSS (S. X.). — The direct developement of hookworms after oral infection. *The Amer. J. Trop. Med.*, XIV, 1934, 565-573.
- FÜLLEBORN (F.). — Ueber das Verhalten der Larven von *Strongyloides stercoralis*, Hakenwürmern und *Ascaris lumbricoides* im Körper des Wirtes und ein Versuch, es biologisch zu deuten. *Archiv Schiffs-u. Tropenhyg.*, XXXI, 1927, Beiheft 2, 151-202, fig. 1-5.
- Ueber den Infektionsweg bei *Rhabdias bufonis* (*Rhabdonema nigrovenosum*) des Frosches nebst Versuchen über die Lymphzirkulation des letzteren. *Centralbl. f. Bakt.*, Abt. I, Orig., CIX, 1928, 444-462, fig. 1-3 + 1 planche.
- GALLIARD (H.). — Recherches sur l'infestation expérimentale à *Strongyloides stercoralis* au Tonkin. *Ann. Parasit.*, XXV, 1950, 441-473, XXVI, 1951, 67-84, 201-227, fig. 1-5.
- GERICHTER (Ch. B.). — Observations on the life history of lung nematodes using snails as intermediate hosts. *Amer. J. of Veter. Research*, IX, 1948, 109-112.
- Studies on the nematodes parasitic in the lungs of Felidae in Palestine. *Parasit.*, XXXIX, 1949, 251-262, fig. 1-27.
- Studies on the lung nematodes of sheep and goats in the Levant. *Parasit.*, XLI, 1951, 166-183, fig. 1-49.
- GOODEY (T.). — The anatomy and life history of the nematode *Rhabdias fuscovenosa* (Railliet), from the Grass snake *Tropidonotus natrix*. *J. Helminth.*, II, 1924, 51-64, fig. 1-8.
- HARWOOD (P. D.). — A new species of *Oxysematium* (Nematoda) with some remarks on the genera *Oxysematium* and *Aplectana*, and observations on the life history. *J. Parasit.*, XVII, 1930, 61-73 + pl. VIII.
- HEDRICK (L. R.). — The life history and morphology of *Spiroxys contortus* (Rudolphi); *Nematoda Spiruridae*. *Trans. Amer. Microsc. Soc.*, LIV, 1935, 307-335, fig. 1-28.
- HERLICH (H.). — The life history of *Nematodirus helvetianus* May, 1920, a Nematode parasitic in cattle. *J. Parasit.*, XL, 1954, 60-70, pl. 1-2.
- HOBMAIER (M.). — Lungenwurmlarven in Mollusken. *Zeitsch. f. Parasit.*, VI, 1934, 642-648, fig. 1-5.
- HYMAN (L. H.). — *The Invertebrates: Acanthocephala, Aschelminthes and Entoprocta*, vol. III, McGraw-Hill Company, 1951, vi + 572 pp., fig. 1-223.
- JANICKI (C.) et RASIN (K.). — Bemerkungen über *Cystoöpsis acipenseris* des Wolga-Sterlets, sowie über die Entwicklung diese Nematoden im Zwischenwirt. *Ztschr. Wiss. Zool.*, CXXXVI, 1930, 1-37.

- JOYEUX (Ch.) et BAER (J. G.). — Recherches helminthologiques marocaines. Épidémiologie de la pneumonie vermineuse à *Cystocaulus ocreatus* (Raillet et Henry, 1907). *Archiv. Instit. Past.*, IV, 1951 a, 304-313.
- Les rapports des helminthes et de leurs hôtes. *Biol. Med. Paris*, XL, 1951 b, 230-261.
- et GAUD (J.). — Recherches helminthologiques marocaines. Études sur la pneumonie vermineuse. *Arch. Instit. Past. du Maroc*, III, 1946, 383-461, fig. 1-21.
- KOURI (P.), BASNUEVO (J. G.) et ARENAS (R.). — Contribucion al conocimiento del ciclo evolutivo del *Strongyloides stercoralis*. Nota previa. *Rev. Parasit., Clin. et Lab.*, II, 1936, 1-6.
- LEICHTENSTERN (O.). — Zur Lebensgeschichte der *Anguillula intestinalis*. *Centralbl. f. Bakt.*, Abt. I, Orig., XXV, 1899, 226-231.
- LOPEZ-NEYRA (C. R.). — *Helminths de los Vertebrados ibéricos*, vol. I, Grenade, 1947, 802 pp.
- MACKERRAS (M. J.) et SANDARS (D. F.). — Life history of the rat lung-worm and its migration through the brain of its host. (Correspondence). *Nature, London*, CLXXIII, 1954, 956-957.
- MARGOLIS (L.) et BUTLER (T. H.). — An unusual and heavy infection of a Prawn, *Pandarus borealis* Kroyer by a Nematode, *Contracaecum* sp. *J. Parasit.*, XL, 1954, 649-655, fig. 1-11.
- MARKOWSKI (S.). — Ueber die Entwicklungsgeschichte und Biologie des Nematoden *Contracaecum aduncum* (Rudolphi, 1802). *Bull. Internatl. Acad. Polon. Sc. et Lett., Ser. b, Sc. Nat.* (II), 1937, pp. 227-242, 2 pl.
- MAUPAS (E.). — La mue et l'enkystement chez les Nématodes. *Arch. Zool. Exp.*, VII, 1899, 563-632, pl. 16-18.
- Modes et formes de reproduction des Nématodes. *Arch. Zool. Exp.*, VIII, 1900, 463-624, pl. 16-26.
- MIYAZAKI (I.). — Studies on the life-history of *Gnathostoma spinigerum* Owen, 1836 in Japan (*Nematoda : Gnathostomatidae*). *Igaku Kenkyuu. Kyushu Univ.*, XXII, 1952, 1135-1144 (en japonais ; résumé en anglais). Analyse in *Helminth. Abstr.*.
- On the second stage larva of three spp. of *Gnathostoma* occurring in Japan. (*Nematoda : Gnathostomidae*). *Igaku Kenkyuu (Acta Medica)*, XXII, 1954, 1433-1441. (Analyse in *Helminth. Abstr.*).
- MILLER (M. J.). — Studies on the life-history of *Trichocephalus vulpis* the whipworm of dogs. *Canad. J. of Research*, D, 25, 1947, 1-11, fig. 1-3 + 3 pl.
- MOZGOVOI (A. A.). — The life-cycle of *Porrocaecum crassum*, nematode of aquatic birds. *Dokl. Akad. Nauk S.S.S.R.*, LXXXIII, 1952, 981-983 (en russe, analyse in *Helm. Abstr.*).
- NEVEU-LEMAIRE (M.). — *Traité d'Helminthologie médicale et vétérinaire*, Vigot, Paris, 1936, xxiii + 1514 pp., fig. 1-737.
- NIGON (V.) et ROMAN (E.). — Le déterminisme du sexe et le développement cyclique de *Strongyloides ratti*. *Bull. Biol. France et Belg.*, LXXXIV, 1952, 404-448, fig. 1, pl. 1-6.

- OGREN (R. E.). — A contribution to the life-cycle of *Cosmocercoides* in snails (*Nematoda: Cosmoceridae*. *Trans. Amer. Micros. Soc.*, LXXII, 1953, 87-91, 1 pl.
- PENSO (G.). — Présence des œufs d'Oxyures en pleine muqueuse intestinale et biologie des Oxyures. *Ann. Parasit.*, X, 1932, 271-275 + pl. vi.
- PROMMAS (C.) et DAENGSVANG (S. D.). — Further report of a study on the life-cycle of *Gnathostoma spinigerum*. *J. Parasit.*, XIX, 1933, 287-292, fig. 1-4.
- ROBERTS (F. H. S.). — The large roudworm of pigs, *Ascaris lumbricoides* L., 1758. Its life history in Queensland, economic importance and control. *The Anim. Health Stat., Yeerongpilly Brisbane*. Bull. n° 1, 1934, 81 pp., fig. 1-11 + 2 pl. + 4 dépliant.
- SCHÜFFNER (W.). — Retrograde Oxyuren-Infektion, « Retrofektion ». IV. Mitteilung. *Zentralbl. f. Bakt. Abt. 1, Orig.*, CLIV, 1949, 220-234.
- SCHWARTZ (B.) et ALICATA (J. E.). — Life history of lungworms parasitic in swine. *U.S. Dept. Agric. Tech. Bull.*, n° 456, 1934, 41 pp., fig. 1-24.
- SEURAT (L.-G.). — Sur un cas de Poecilogonie chez un Oxyure. *C.R. Soc. Biol.*, LXXIV, 1913, 1089-1092, fig. 1-4.
- *Histoire naturelle des Nématodes de la Berbérie*, Alger, 1920 a, 221 pp. + vi, fig. 1-34.
- Développement embryonnaire et évolution du *Strongylacantha glycirrhiza* Beneden (*Trichostrongylidae*). *C.R. Soc. Biol.*, LXXXIII, 1920 b, 1472-1474.
- SKRJABIN (K. I.). — *Traité des Nématodes parasites*, vol. II, *Oxyurata* et *Ascaridata*, Moscou, 1951, 631 pp., fig. 1-243 (en russe).
- SMITH (P. E.). — Life history and Host-parasite relations of *Heterakis spumosa* a nematode parasite in the colon of the rat. *Amer. J. of Hyg.*, LVII, 1953, 194-221, fig. 1-22.
- SPRENT (J. F. A.). — On an *Ascaris* parasite of the fisher and marten, *Ascaris devosi* sp. nov. *Proc. Helm. Soc. Wash.*, XIX, 1952, 27-37, fig. 1-13.
- On the life history of *Ascaris devosi* and its developement in the white mouse and the domestic ferret. *Parasit.*, XLII, 1953 a, 244-258, fig. 1-28 + pl. 4.
- Intermediate hosts in *Ascaris* infections. *J. Parasit.*, XXXIX, 1953 b, Suppl. p. 38.
- The life cycles of Nematodes in the family *Ascarididae* Blanchard, 1896. *J. Parasit.*, XL, 1954, 608-617.
- Communication personnelle, 1955.
- TEXEIRA DE FREITAS (J. F.) et LENT (H.). — Infestação de apaiaris *Astronotus ocellatus* (Agassiz) pelo Nematodeo *Goezia spinulosa* (Diesing, 1839). *Rev. Brasil. Biol.*, VI, 215-222, 1946, fig. 1-7.
- THOMAS (L. J.). — Studies on the life history of *Trichosomoides crassicauda* (Bellingham). *J. Parasit.*, X, 1924, 105-136, fig. 1 + pl. 14-18.
- Life-cycle of *Rhaphidascaris canadensis* Smedley, 1933, a nematode from the pike, *Esox lucius*. *J. Parasit.*, XXIII, 1937 a, p. 572.
- On the life-cycle of *Contracaecum spiculigerum*. *J. Parasit.*, XXIII, 1937 b, 429-431.

- TINER (J. D.). — Preliminary observations on the life history of *Ascaris colum-naris*. *J. Parasit.*, XXXV, 1949, suppl. p. 13.
- TODD (A. C.). — On the development and hatching of the eggs of *Hammersmidtella diesingi* and *Leidynema appendiculatum*, nematodes of roaches. *Trans. Amer. Microsc. Soc.*, LXIII, 1944, 54-67, fig. 1-7.
- TRAVASSOS (L.). — Entwicklung des *Rhabdias fülleborni* n. sp. *Archiv Schiffs-u. Tropenhyg.*, Orig., XXX, 1926, 594-602, fig. 1-21.
- TUGWELL (R. L.) et ACKERT (J. E.). — On the tissue phase of the life cycle of the fowl nematode *Ascaridia galli* (Schränk). *J. Parasit.*, XXXVIII, 1952, 277-288, fig. 1-2 + 2 pl.
- WEHR (E. E.). — Studies on the development of the pigeon capillariid, *Capillaria columbæ*. *U.S. Dept. Agric. Tech. Bull.*, n° 679, 1939, 19 pp., fig. 1-3.
- Recent studies on transmission of *Capillaria* spp. of poultry, with special reference to *C. contorta*. *J. Parasit.*, XXXVIII, 1952, Suppl. p. 17.
- WOODHEAD (A. E.). — Life history cycle of the giant kidney worm, *Diocotophyma renale* (Nematoda), of man and many other mammals. *Trans. Amer. Microsc. Soc.*, LXIX, 1950, 21-46, fig. 1-56.
- WULKER (G.). — Der Wirtwechsel der parasitischen Nematoden. *Verhandl. Deutsch. Zool. Gellsch.*, XXXIII, 1929, 147-157. (*Zool. Anz.*, Suppl. 4).
- YORKE (W.) et MAPLESTONE (P. A.). — *The Nematodes Parasites of Vertebrates*, Londres, 1926, x + 536 pp., fig. 1-307.
- ZYKOFF (F.). — Wo sollen wir den Zwischenwirth des *Cystoopsis acipenseri* Wagner suchen. *Biol. Centralbl.*, XXII, 1902, 229-233, 7 fig. (Cité par Seurat).

(Institut de Parasitologie, Faculté de Médecine de Paris
Directeur : Henri GALLIARD)