Cycle biologique
de *Subulura williaminglisi* Quentin, 1965
Ontogénèse des structures céphaliques.

Valeur phylogénétique de ce caractère
dans la classification des Nématodes *Subuluridae*

par Jean-Claude QUENTIN

[Station Expérimentale de La Maboké (République Centrafricaine),
Laboratoire de Zoologie (Vers) associé au C.N.R.S. Museum National d'Histoire Naturelle
57, rue Cuvier, F 75 - Paris-5^e]

Résumé

Cycle biologique du Nématode *Ascaridida* : *Subulura williaminglisi*. Les trois premiers stades larvaires du parasite sont obtenus par l'infestation expérimentale de Dermaptères. Son évolution chez l'hôte définitif est suivie chez différents Rongeurs *Muridae* africains.

L'ontogénèse des régions céphaliques du parasite récapitule, au cours du cycle biologique, les structures pharyngiennes de différentes sous-familles qui ont d'ailleurs pour la plupart été clairement individualisées par Inglis dans sa classification des *Subuluridae* de 1958.

La classification de cette famille est remaniée en se fondant sur l'évolution de ces structures. Elle isole les genres *Labiobulura* et *Tarsubulura* caractérisés par des portions pharyngées essentiellement cuticulaires en une nouvelle sous-famille des *Labiobulurinae* n. sub-fam. Les autres sous-familles : *Allodapinae* Inglis, 1958, *Parasubulurinae* Berghe et Vuylsteke, 1938 fam., *Leipoanematinae* Chabaud, 1957 et *Subulurinae* Travassos, 1914, dont les portions pharyngées d'abord simples deviennent pro-

gressivement musculaires, lobées et hélicoïdales, sont classées dans leur ordre phylogénétique probable.

Des différenciations labiales élaborées secondairement autour des ouvertures buccales justifient des divisions subgénériques :

— genre *Labiobulura* : sous-genres *Archeobulura* n. subgen. et *Labiobulura* s. str. ;

— genre *Allodapa* : sous-genres *Allodapa* s. str. et *Labiodapa* n. subgen. ;

— genre *Primasubulura* : sous-genres *Platysubulura* n. subgen. et *Primasubulura* s. str. ;

— genre *Subulura* : sous-genres *Subulura* s. str. *Murisubulura* n. subgen.

La répartition de ces groupes systématiques est confrontée à la place zoologique des Vertébrés qu'ils parasitent.

Summary

Life cycle of the Nematod *Ascaridida* : *Subulura williaminglisi*. The three first larval stages of the parasite are obtained by experimental infection of Dermaptera. The evolution in the definitive host is followed in various african Muridae.

During the life cycle, the ontogenesis of the cephalic region of the parasite recapitulates the pharyngeal structures of various subfamily. Most of these were already clearly individualised by Inglis in his 1958 classification of the *Subuluridae*.

The classification of this family is rebuilt according to the evolution of these structures. The genera *Labiobulura* and *Tarsubulura* are isolated in a new subfamily : *Labiobulurinae* n. subfam. They are characterised by pharyngeal structures which are mainly cuticular.

The other subfamilies : *Allodapinae* Inglis, 1958, *Parasubulurinae* Berghe & Vuylsteke, 1938, fam., *Leipoanematinae* Chaubaud, 1957 and *Subulurinae* Travassos, 1914, which pharyngeal structure are simple in the primitive forms, then alter progressively into muscular, lobate and helicoïdal formations, are classified in their presumed phylogenetic order. The labial differentiation which appear later around the buccal openings enable subgeneric divisions :

— genus *Labiobulura* : subgenus *Archeobulura* n. subgen. and *Labiobulura* s. str. ;

— genus *Allodapa* : subgenus *Allodapa* s. str. and *Labiodapa* n. subgen.

— genus *Primasubulura* : subgenus *Platysubulura* n. subgen.
and *Primasubulura* s. str. ;

— genus *Subulura* s. str. and *Murisubulura* n. subgen.

The author tries to explain the hosts list in relation to
his proposed taxonomy.

PLAN

INTRODUCTION :

Cycles biologiques réalisés chez les *Subuluridae*,
Différentes classifications des *Subuluridae*,
Phénomène de récapitulation ontogénique chez les Nématodes,
Exposé des recherches personnelles.

I. CYCLE BIOLOGIQUE.

Récolte du matériel,
Evolution chez l'Insecte,
Evolution chez le Rongeur,
Comparaison avec les cycles d'autres espèces.

II. ONTOGÉNÈSE DES STRUCTURES CÉPHALIQUES,

Description,
Valeur des caractères labiaux et pharyngiens.

III. DISCUSSION DES CRITÈRES DE CLASSIFICATION.

Structure pharyngienne,
Section de la capsule buccale,
Néoformations labiales,
Ornements caudales du mâle.

IV. SYSTÉMATIQUE DE LA FAMILLE DES *Subuluridae* TRAVASSOS, 1914.

Données évolutives,
Classification proposée,
— sous-famille des *Allodapinae* Inglis, 1958.
— sous-famille des *Labiobulurinae*, n. sub. fam.
— sous-famille des *Parasubulurinae* (Berghe et Vuylsteke 1938, fam.).
— sous-famille des *Leipoanematinae* Chabaud, 1967.
— sous-famille des *Subulurinae* Travassos, 1911.
Modifications apportées à la classification d'Inglis, 1958.

V. CORRÉLATIONS ENTRE LES CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES DES SUBULURES ET LES GROUPES ZOOLOGIQUES PARASITÉS.

Evolution des caractères morphologiques des Subulures,
Répartition de la famille.

INTRODUCTION

La superfamille des *Subuluroidea* (Travassos, 1930) comprend les deux familles des *Subuluridae* (Travassos, 1944) Yorke et Maplestone, 1928 et des *Maupasinidae* (Lopez Neyra, 1945 sub. fam.) Inglis, 1959. Elle constitue dans l'ordre des *Ascaridida* un groupe bien individualisé par sa biologie qui est différente de celle des autres *Ascarides* et identique à celles des *Spirurides* et par la morphologie de ses espèces.

La biologie des *Subuluridae* est actuellement connue chez différentes espèces :

— *Allodapa suctoria* (Molin, 1860) = *A. brumpti* (Lopez Neyra, 1922), Barus, Busa Rysavy et Lorenzo Hernandez, 1967, parasite du poulet, évolue à l'état larvaire chez des Coléoptères, Orthoptères et Dermaptères (Alicata, 1939), (Cuckler et Alicata, 1944), (Alicata 1947), (Abdou et Selim, 1957-1963), (Barus et coll. 1967).

— *Allodapa bolivari* Lopez Neyra, 1922, parasite de la Chevêche, évolue expérimentalement chez des Coléoptères (Chabaud, 1954).

— *Primasubulura jacchi* (Marcel, 1857), parasite d'un Ouistiti brésilien *Hapale jacchus* (L.), évolue expérimentalement chez la Blatte *Blaberus fusca* (Thumb.). Les trois premiers stades larvaires du parasite sont décrits par Chabaud et Larivière, 1955.

— *Primasubulura distans* (Rudolphi, 1809) infeste spontanément la Blatte germanique (A. J. Petter, 1960).

— *Subulura otolicni* (Van Beneden, 1890), parasite de Lémuriens infeste expérimentalement des Dermaptères. Les trois premiers stades larvaires chez l'Insecte ainsi que le quatrième stade obtenu par infestation de souris de laboratoire sont décrits par Quentin et Tchérakoff, 1969.

Basée sur les caractères morphologiques des adultes, la systématique des *Subuluridae* a été revue à différentes reprises : Lopez Neyra, 1945, Skrjabin et Schikhobalova, 1949.

Elle est améliorée par Inglis, 1958, qui par l'étude comparée des caractères des parties pharyngiennes et buccales de nombreuses espèces, divise les *Subulures* en trois principaux groupes. Inglis attribue à chacun d'eux la valeur de sous-famille.

— Les *Allodapinae* Inglis, 1958 possèdent trois portions pharyngées simples portant des bourrelets cuticulaires sur leur face interne. La cavité buccale est circulaire. Cette sous-famille inclut les genres *Allodapa* Diesing, 1961, et *Aulonocephalus* Chandler, 1933.

Les portions pharyngées sont lobées et hélicoïdales chez les Subulures des deux autres sous-familles qui se différencient essentiellement par la section de la cavité buccale.

— Les *Subulurinae* Travassos, 1914 ont une section circulaire et regroupent les genres *Subulura* Molin, 1860, *Labiobulura* Skrjabin et Schikhobalova, 1948, *Oxynema* Linstow, 1899.

— Les *Parasubulurinae* (Berghe et Vuylsteke, 1938 fam.) dont la section de la cavité buccale est hexagonale ou triangulaire comprennent les genres *Parasubulura* Berghe et Vuylsteke, 1938, *Primasubulura* Inglis, 1958, *Tarsubulura* Inglis, 1958 et *Leipoanema* Johnston et Mawson, 1948. Ce dernier est isolé en une nouvelle sous-famille des *Leipoanematinae* par Chabaud, 1957 en raison des caractères céphaliques particuliers de l'espèce *L. ellisi* Johnston et Mawson, 1942.

Considérant la morphologie des structures labiales, Inglis, 1960, fait remarquer que chaque lignée présente un étroit parallélisme évolutif car l'ouverture buccale simple et hexagonale chez les espèces les plus primitives se différencie en lobes labiaux chez les espèces qui paraissent les plus évoluées mieux adaptées à la préhension des particules alimentaires.

Inglis suggère, en outre, que les espèces parasites de Primates dont les bouches et les capsules buccales sont triangulaires sont les plus spécialisées.

Dans leur monographie des *Subuluridae* de 1964, Skrjabin, Schikhobalova et Lagodskaja ne retiennent que les sous-familles des *Subulurinae* et des *Leipoanematinae* et restaurent la famille des *Parasubuluridae* Berghe et Vuylsteke, 1938.

Chabaud 1965, in Grassé, reprend les divisions systématiques d'Inglis en mentionnant toutefois quelques objections : la section des capsules buccales de certaines espèces ne concorde pas avec celle définie pour la sous-famille correspondante ; il n'existe aucune transition entre les groupes isolés par Inglis, la torsion des portions pharyngées semble se manifester dès les *Allodapinae* ; les bouches et les capsules buccales triangulaires des Nématodes sont généralement plus primitives que celles qui sont hexagonales ou circulaires alors qu'Inglis admet l'évolution inverse chez les Subulures. Chabaud ajoute toutefois « il est très possible que cela soit exact, mais cette exception ne pourra être définitivement admise que lorsque l'étude morphogénétique des larves aura été faite. »

En effet, des études de ce type ont déjà permis dans différents groupes de Nématodes de mettre en évidence, au cours de la vie larvaire des espèces les plus évoluées, une série évolutive complète entre les formes les plus simples et les formes les plus complexes.

Ainsi dans l'ordre des *Ascaridida* la systématique de la superfamille des *Ascaroidea* est fondée sur l'ontogénèse de la structure labiale des lèvres (Osche 1958).

Au cours du cycle biologique de *Subulura williaminglisi* les caractères pharyngiens des larves évoluent et s'identifient successivement aux structures définies par Inglis chez différentes sous-familles de *Subuluridae*.

Nous proposons donc d'ordonner les divisions systématiques mises en évidence par Inglis, en fonction de l'apparition ontogénique des structures pharyngiennes.

I. CYCLE BIOLOGIQUE

L'espèce *Subulura williaminglisi* Quentin, 1965, est parasite du caecum de divers Rongeurs *Muridae* et *Cricetidae* : *Hybomys univittatus* (Peters), *Thamnomys rutilans* Peters, *Cricetomys gambianus* Waterhouse, piégés dans les localités voisines de la station expérimentale de la Makobé (R.C.A.).

Le parasite est particulièrement fréquent chez *Hobomys univittatus* où son taux d'infestation atteint 35 %.

A. Récolte du matériel.

Les autopsies de Rongeurs à la station de la Maboké en juillet, août et septembre 1968 ont permis la récolte d'un nombre suffisant de *Subulures* pour l'infestation expérimentale de plusieurs lots de Dermaptères appartenant aux espèces : *Anisolabis annulipes* Lucas, *Diaperasticus erythrocephalus* Olivier et *Labidura riparia* Pallas (1). Ces Insectes sont maintenus à une température ambiante moyenne de 22° C.

17 Forficules sur 22 disséquées, sont parasitées chacune par 1 à 23 larves de *Subulures*.

B. Évolution chez l'Insecte.

1) ALLURE DU DÉVELOPPEMENT.

Les œufs embryonnés mesurent 60 à 85 μ sur 60 à 65 μ et renferment une larve du premier stade, longue de 250 μ environ (fig. 1, A). 14 h après l'infestation, cette larve libérée dans le tube digestif de l'Insecte se replie fréquemment sur elle-même par une contraction dorsale du corps. Le huitième jour de l'évolution, trois larves dans l'hémocoel mesurent 360 à 370 μ de long, 27 μ de large (fig. 1, C). Le onzième jour, aucune larve n'est observée dans la cavité générale. Par contre une larve est encapsulée dans la paroi intestinale en avant des tubes de Malpighi. Libérée par dissection, elle mesure 450 μ de long, 43 μ de large (fig. 1, D).

Entre le onzième et le quatorzième jour survient la première mue. La larve âgée de quatorze jours est un deuxième stade, long de 860 μ , large de 75 μ (fig. 2, A). Sa croissance est rapide. Le vingt-et-unième jour elle atteint 1.450 μ de long, 140 μ de large (fig. 2, D-E).

(1) M. le Pr Chopard du Muséum National d'Histoire Naturelle a bien voulu déterminer les Insectes parasités. Nous l'en remercions vivement.

FIG. 1. — 1^{er} stade larvaire. A : larve du 1^{er} stade dans l'œuf. B : larve libérée dans la lumière intestinale de l'Insecte. C : larve 8 jours après l'infestation. D : larve 11 jours après l'infestation. A, B, C, D : éch. 50 μ

La seconde mue a lieu du vingt-et-unième au vingt-troisième jour, la larve opère une transformation brutale de sa morphologie. Elle devient gobuleuse, d'un diamètre de 360 à 400 μ , la queue est repliée sous la tête.

Ces larves sont toujours localisées dans la paroi intestinale en avant des tubes de Malpighi.

2) MORPHOLOGIE DES STADES LARVAIRES.

La description des structures céphaliques des différents stades larvaires est exposée dans le chapitre suivant.

Premier stade : La larve du premier stade présente une épine cuticulaire, deux glandes céphaliques, une extrémité caudale dilatée et arrondie.

Chez la larve de 14 h, les deux glandes céphaliques pénètrent à 60 μ de l'apex. Cette larve mesure 320-340 μ de long, 36 μ de large. Les longueurs de l'œsophage, de l'intestin et de la queue sont respectivement de 120, 140 et 60 μ .

A huit jours, la larve s'est allongée, elle ne possède pas d'ailes latérales. L'œsophage présente une dilatation médiane, un renflement postérieur, les cellules excrétrices et génitales sont différenciées.

Ses dimensions sont : longueur, 366 μ , largeur, 27 μ , longueur des glandes céphaliques, 75 μ , pore excréteur situé à 124 μ de l'apex, longueurs de l'œsophage et de l'intestin, respectivement de 174 μ et 135 μ . Cellule génitale située à 180 μ de l'apex, longueur de la queue, 54 μ .

La larve âgée de onze jours est caractérisée par la différenciation de l'anneau nerveux, l'allongement de l'intestin dont les cellules deviennent fusiformes, l'apparition de trois grosses cellules rectales.

Ses dimensions sont : longueur, 450 μ , largeur, 43 μ , anneau nerveux, pore excréteur situés respectivement à 95 et 117 μ de l'apex, longueur de l'œsophage, 140 μ , de l'intestin, 230 μ , ébauche génitale située à 260 μ de l'apex, longueur de la queue, 88 μ .

Deuxième stade : La larve du deuxième stade acquiert dans la région céphalique une symétrie triradiaire : (fig. 2, C). La queue est allongée et pointue (fig. 2, B).

Les dimensions d'une larve de 14 jours sont : longueur, 860 μ , largeur, 80 μ , anneau nerveux et pore excréteur à 160 μ de l'apex, pharynx profond de 10 μ , longueurs de l'œsophage et de l'intestin respectivement de 230 et 500 μ . Ebauche génitale située à 640 μ de l'apex. Longueur de la queue, 120 à 140 μ .

FIG. 2. — 2^e stade larvaire. A : larve 14 jours après l'infestation extraite de sa capsule. B : détail de la pointe caudale de cette larve. C : détail de la région céphalique, vue latérale. D et E : extrémités antérieure et caudale d'une larve 21 jours après l'infestation, l'exuvie du 2^e stade se décolle aux deux extrémités. A : éch. 100 μ . B, C : éch. 50 μ . D, E : éch. 150 μ .

FIG. 3. — 3^e stade larvaire chez l'Insecte. A: larve du 3^e stade repliée sur elle-même, extraite de sa capsule. B: détail de l'extrémité céphalique. C: extrémité caudale. A C: éch. 100 μ. B: éch. 50 μ

A 21 jours la larve se prépare à muer, la cuticule est décollée dans les régions céphalique et caudale (fig. 2, D-E). Le bulbe œsophagien n'est pas encore valvulé, la paroi intestinale est devenue granuleuse.

Les dimensions sont : longueur, 1.450 μ , largeur, 146 μ , anneau nerveux et pore excréteur, respectivement situés à 140 μ et 215 μ de l'apex, longueur de l'œsophage, 300 μ , de l'intestin, 1.030 μ , cellule génitale visible à 850 μ de l'apex, longueur de la queue, 132 μ .

Troisième stade : La larve du troisième stade est globuleuse et présente deux fines ailes latérales (fig. 3, A), une ouverture buccale étroite (fig. 3, B), une queue conique et pointue (fig. 3, C). Le bulbe œsophagien est muni de valvules chitinoïdes, l'intestin chargé de réserves est replié sur lui-même.

Les dimensions d'une larve de 23 jours sont : longueur mesurée sur le champ latéral, 1.165 μ , largeur maximum, 190 μ , anneau nerveux et pore excréteur situés respectivement à 95 et 150 μ de l'apex. Longueur totale de l'œsophage, 330 μ , longueur de l'intestin, 850 μ , longueur de la queue, 126 μ . Taille et morphologie ne varient pas chez les stades larvaires récoltés après 23 jours d'évolution chez l'Insecte.

C. Évolution chez les Rongeurs.

Les larves infestantes de *Subulures* recueillies par dissection sont données par voie buccale à différents Rongeurs. L'évolution du parasite chez l'hôte définitif est étudiée durant les deux premières semaines à La Maboké chez les *Muridae* maintenus auparavant en captivité depuis vingt jours, puis à Paris chez des Rongeurs africains nés en Laboratoire.

Les résultats des autopsies et les dimensions en μ du Nématode au cours de sa croissance sont résumées dans le tableau ci-contre.

Interprétation.

Troisième stade : Après trois heures chez l'hôte définitif, deux des cinq larves infestantes sont retrouvées : l'une au niveau de l'estomac conserve sa forme sphérique ; la seconde dans le duodénum s'est allongée (fig. 4, A).

Six heures : trois larves sur cinq sont récoltées au niveau du caecum, l'ouverture buccale de ces larves reste étroite et profonde. Les trois dents qui naissent de la région antérieure de l'œsophage sont droites et dirigées vers l'apex (fig. 4, B-C).

Quarante-huit heures : deux larves au niveau du caecum présentent les deux fines ailes latérales des larves du troisième stade. L'augmentation de la longueur de la larve s'accompagne d'un amincissement du corps si bien qu'il ne semble pas y avoir de croissance chez cette larve du troisième stade.

	3 ^e stade				4 ^e stade				4 ^e mue				Adulte				
	T.r.	O.h.	O.h.		M.s.	T.r.	T.r.	T.r.	T.r.	T.r.	T.r.	T.r.	H.u.	T.r.	T.r.		
Hôte définitif																	
Durée de développement du parasite . .	3 h.	6 h.	48 h.		4 j.	6 j.	6 j.	10 j.	14 j.	14 j.	14 j.	15 j.		20 j.	26 j.	30 j.	50 j.
Nombre de larves infestantes	5	5	5		5	7		5	5			5		1	3	3	2
Nombre de subulures retrouvés	2	3	2		1 ♀	1 ♂	2 ♀	3 ♀	2 ♂	2 ♀	2 ♀	1 ♂		1 ♂	3 ♂	2 ♂	1 ♂
Longueur	1.435	1.650	2.150		3.000	3.200	3.800	6.400	8.750	9.600	9.600	6.750		6.900	12.640	12.500	10.500
Largeur	150	125	112		120	130	125	250	300	360	360	210		270	320	260	310
Distance apex antérieur	110	114	142		135	154	164	180	280	240	210			300	340	350	300
Distance apex pore excréteur	160	165	200		200	268	256	315	432	350	340			410	480	550	500
Profondeur cavité buccale et pharynx . .	14	14	30		24	24	26	30	40	50	55			50	75	90	70
Longueur totale de l'œsophage	270	290	425		600	600	610	625	875	800	670			1.180	1.480	1.450	1.300
Distance apex — ébauche génitale ou vulve	950	950	1.160		1.225		1.940	2.900									
Longueur de la queue	130	135	215		300	190	315	525	250	650	230			250	270	300	280
Longueur des spicules et du gubernaculum														1.170 et 180	1.100 et 180	1.100 et 190	

T.r. = *Thamnomys rutilans* ; O.h. = *Oenomys hypoxanthus* ; M.s. = *Mastomys* sp. ; H.u. = *Hybomys univittatus*.

T.r. = *Thamnomys rutilans*; O.h. = *Oenomys hypoxanthus*; M.s. = *Mastomys* sp.; H.u. = *Hybomys univittatus*.

Evolution de *Subulura williamingli* chez l'hôte définitif.

FIG. 4. — 3^e stade larvaire chez le Rongeur. A : larve du 3^e stade après 3 h d'évolution chez l'hôte définitif. B : larve du 3^e stade après 6 h d'évolution. C : détail de la région céphalique de cette larve, vue latérale. D : région céphalique d'une larve de 48 h, vue latérale. A, B : éch. 200 μ. C, D : éch. 50 μ.

FIG. 5. — 4^e stade larvaire. A et B : extrémités antérieure et postérieure d'une larve de six jours. C : région céphalique, vue latérale gauche. D : ébauche de l'ovjecteur sur la larve de six jours. E : ovjecteur, larve d'14 jours. F : pointe caudale d'une larve mâle de dix jours. A, B : éch. 250 μ. C, D, E : éch. 50 μ. F : éch. 100 μ.

La profondeur du pharynx s'est accentuée. Les trois portions pharyngées sont légèrement hélicoïdales (fig. 4, D).

Quatrième stade : (fig. 5). Après quatre jours d'évolution : la larve récoltée est une larve femelle au quatrième stade débarrassée de son exuvie du troisième stade. Les deux ailes latérales ont disparu. L'ovéjecteur est ébauché sous la cuticule. La structure céphalique est différente : la bouche ouverte et hexagonale assure avec les portions pharyngées hélicoïdales la nutrition de la larve.

Une différenciation phénotypique des sexes est visible sur les larves mâles et femelles de six jours. La larve mâle est plus petite et son extrémité caudale est proportionnellement plus courte.

Ces différences vont s'accroître jusqu'au quatorzième jour où les larves auront triplé de longueur par rapport à leur taille de quatre jours.

Dès le sixième jour, les deux utérus sont ébauchés chez la femelle. L'ovéjecteur s'allonge sur la larve âgée de dix jours et présente le sphincter asymétrique caractéristique des *Subuluridae* au quatorzième jour.

Adulte : L'exuvie du quatrième stade est décollée dans les régions céphaliques et caudales d'un jeune mâle âgé de vingt jours.

Sous la mue des lobes labiaux sont différenciés autour de la bouche.

Les infestations effectuées sur des Rongeurs *Muridae* africains nés et élevés en laboratoire à Paris n'ont permis de récolter que des mâles lors des autopsies réalisées après une durée de trente à cinquante jours.

D. Comparaison avec les cycles d'autres espèces.

— La morphologie et la taille des larves infestantes de *Subulures* sont actuellement connues dans plusieurs genres.

1) TAILLE DES LARVES : Les larves de troisième stade sont de petites dimensions chez l'espèce *Allodapa suctorior* (Molin 1860) = *A. brumpti* (Lopez Neyra, 1922). Elles mesurent 450-465 μ de long sur 126 à 135- μ de large, d'après Alicata, 1939 ; 340-390 μ $\times$ 90-109 μ d'après Cuckler et Alicata, 1944 ; 460 μ $\times$ 280 μ d'après Abdou et Sélim, 1957 ; 335-390 μ $\times$ 128-148 μ d'après Barus et coll., 1967.

La larve du troisième stade d'*Allodapa bolivari* (Lopez Neyra, 1927) coïncide selon Chabaud, 1954, très exactement par son anatomie et ses dimensions à la description du troisième stade larvaire de *S. brumpti* donnée par Alicata en 1939.

— Les larves du troisième stade ont des dimensions plus importantes dans les genres *Primasubulura* et *Subulura*.

— *Primasubulura jacchi* (Marcel, 1857) est caractérisé par des larves infestantes sphériques, longues d'environ 1 mm, larges de 200 μ (Chabaud et Larivière, 1955).

— *P. distans* (Rud., 1809). La larve du troisième stade sphérique, mesure 1.250 μ de long, 300 μ de large (A. J. Petter, 1960).

— *Subulura otolicni* (V. Beneden, 1890). La larve infestante peu contractée, mesure 1.300 μ de long, 220 μ de large (Quentin et Tchéprakoff, 1969). *S. williaminglisi* présente des larves infestantes sphériques dont les dimensions 1.165 μ de long sur 190 μ de large sont voisines de celles des autres espèces des genres *Primasubulura* et *Subulura*.

Il est donc possible de différencier les *Subulures* en deux groupes, selon les dimensions de leurs stades larvaires. Le premier correspond aux *Allodapinae* dont les larves sont de petite taille.

Le second regroupe les genres *Subulura* et *Primasubulura* dont les larves infestantes ont une taille trois fois plus grande que celles des *Allopada*.

2) ALLURE DU DÉVELOPPEMENT : L'évolution chez l'Insecte de *Subulura williaminglisi* est comparable à celle de *S. otolicni* (Van Beneden, 1890), réalisée dans des conditions expérimentales identiques.

— Les larves du premier stade de *S. williaminglisi* s'encapsulent dans la paroi intestinale de Dermaptères. A 22° C, la première mue survient entre le onzième et le quatorzième jour qui suivent l'infestation et la seconde mue vers le vingt-et-unième jour.

— Chez l'hôte définitif l'évolution complète d'un *Subuluridae* : *A. suctoria* (Molin, 1860) a été étudiée par Cuckler et Alicata, 1944. Chez le poulet, les troisième et quatrième mues du parasite ont lieu respectivement le douzième et le dix-huitième jour.

— Chez les Rongeurs les larves de *S. williaminglisi* gagnent le caecum entre les troisième et sixième heures qui suivent l'infestation. Les troisième et quatrième mues se produisent respectivement vers le troisième et le vingtième jour de l'évolution.

La durée du troisième stade de *S. williaminglisi* chez le Rongeur est donc plus brève que pour l'espèce *Allodapa suctoria*.

La larve du troisième stade de *S. williaminglisi* représente une forme de résistance. La croissance larvaire s'effectue essentiellement durant les deuxième et quatrième stades.

3) STRUCTURES CÉPHALIQUES : Lors de l'ontogénèse des structures céphaliques les portions pharyngiennes sont identiques chez les larves infestantes d'*Allodapa* de *Subulura* ou de *Primasubulura*. L'ouverture buccale de l'adulte de *Subulura otolicni* est semblable à celle de sa larve du quatrième stade.

La différenciation péribuccale se poursuit du quatrième stade à l'adulte chez *S. williaminglisi* par la néoformation de six lobes labiaux.

II. ONTOGENESE DES STRUCTURES CEPHALIQUES

A. Description.

Premier stade (fig. 6, I). La larve est caractérisée par une épine cuticulaire subapicale, une bouche subventrale où aboutissent les deux conduits des glandes céphaliques.

Crochets et glandes sont des organes adaptatifs larvaires qui permettent vraisemblablement la pénétration de la larve dans le corps de l'Insecte.

Deuxième stade (fig. 6, II). La tête de la larve présente une symétrie triradiaire, six terminaisons nerveuses entourent la dépression buccale triangulaire. En profondeur trois formations pharyngées sont ébauchées à l'extrémité de l'œsophage.

Troisième stade (fig. 6, III). La larve du troisième stade est un organisme de résistance. Sa contraction entraîne une invagination des régions céphaliques. Une formation labiale, larvaire et transitoire (1), obture les cavités buccales et pharyngiennes, dont les structures préfigurant celles de l'adulte, se différencient en profondeur.

L'apex, la cavité buccale, le pharynx évoluent différemment chez l'Insecte et chez l'hôte définitif.

— Larve du troisième stade chez l'Insecte.

Apex : Sur le mamelon labial qui obture la cavité buccale aboutissent six terminaisons nerveuses. Elles correspondent aux papilles labiales internes qui apparaissent en profondeur. La tête porte en outre deux amphides et quatre papilles doubles (fusion des quatre papilles céphaliques et des quatre papilles labiales externes).

Capsule buccale : Son contour externe est circulaire. Elle est entourée du cycle labial interne qui naît à son niveau. Sa lumière étroite paraît triangulaire.

Région pharyngienne : Les trois portions pharyngées nettement individualisées ont une structure semblable à celle des espèces du genre *Allodapa* (cf. Inglis, 1964).

— Larve du troisième stade chez l'hôte définitif.

L'apex ne subit aucune modification.

La paroi de la cavité buccale s'allonge, sa section devient progressivement hexagonale par l'adjonction de stries intermédiaires sur la face interne de la paroi.

Les portions pharyngées rectilignes augmentent de hauteur dans les premières heures de l'évolution chez l'hôte définitif puis amorcent une légère torsion hélicoïdale après 48 h d'évolution chez cet hôte.

Quatrième stade (fig. 6, IV).

La 3^e mue entraîne la perte des formations labiales de la larve du 3^e stade. La tête de la larve du 4^e stade se caractérise par une ouverture buccale d'emblée hexagonale, une capsule buccale de section hexagonale ou circulaire. Les portions pharyngées sont lobées et hélicoïdales, les lobes chordeaux se joignent sans se recouvrir. Cette structure céphalique fonctionnelle assure la croissance de la larve du 4^e au 20^e jour chez le Rongeur.

Elle ne subit aucune modification durant la durée du 4^e stade malgré l'épaississement du corps du Nématode.

(1) Nous n'attribuons pas comme notre collègue A.-J. Petter, 1960, une signification évolutive à l'ouverture buccale de cette larve du 3^e stade car elle résulte, selon nous, de formations labiales transitoires qui disparaissent au 4^e stade. La poussée d'arrière en avant des tissus post-céphaliques, qui conduit à l'apparition de lobes labiaux ou de 3 lèvres néoformées, s'effectue du 4^e stade à l'adulte.

FIG. 6. — Ontogénèse des structures céphaliques de *Subulura williaminglisi* Quentin, 1965. — I : tête de larve du 1^{er} stade avec crochet cuticulaire, vues latérale et ventrale. — II : tête de larve du 2^e stade, vues dorsale, apicale, au niveau pharyngien. — III : têtes de larves du 3^e stade. a) Chez l'insecte,

La structure céphalique de ce 4^e stade larvaire est semblable à celle de l'adulte de *Subulura otolici* (Van Beneden, 1890).

Adulte (fig. 6, V-VI).

La bouche est entourée de six lobes labiaux néoformés. Chacun d'entre eux est dilaté à son extrémité par une papille labiale interne.

La capsule buccale dont l'épaisseur est variable selon la hauteur présente au sommet une section hexagonale due à la flexure des six lobes péri-buccaux. La section est circulaire dans la partie moyenne et devient plus triangulaire en profondeur.

La structure pharyngée est complexe. Les portions pharyngées sont lobées et hélicoïdales. Les lobes périphériques radiaux et chordaux sont essentiellement musculaires. Ils sont cuticulaires en surface. Les lobes chordaux recouvrent les portions voisines.

B. Valeur des caractères labiaux et pharyngiens.

Durant l'ontogénèse des structures céphaliques certains caractères ne sont qu'adaptatifs et fonctionnels au cours de la vie larvaire : crochet cuticulaire des larves du premier stade, mamelon labial des larves du troisième stade.

Par contre, l'évolution des portions pharyngées, dont la complexité s'accroît au cours du cycle biologique, évoque à différentes étapes, les structures céphaliques d'adultes de *Subuluridae* classés en diverses sous-familles. Ce caractère a, par conséquent, une valeur phylogénétique.

La structure pharyngienne de la larve du troisième stade chez l'Insecte, et dans les premières heures de son évolution chez les Rongeurs correspond à celle définie par Inglis pour la sous-famille des *Allodapinae* Inglis, 1958 qui doit donc, en fonction de ce critère ontogénétique, être placée à la base de l'évolution des *Subuluridae*.

Fin du troisième stade : Les trois portions pharyngées non lobées amorcent une faible torsion hélicoïdale semblable à celle observée dans le genre *Parasubulura* (*Parasubulurinae*).

Quatrième stade : ouverture buccale hexagonale, portions pharyngées musculaires lobées et hélicoïdales. Cette structure est semblable à celle de *Subulura otolici* (*Subulurinae*).

vues dorsale, apicale, au niveau supérieur de la capsule buccale au niveau pharyngien. b) Après 6 h d'évolution chez le Rongeur, vues dorsale, apicale, au niveau supérieur de la capsule buccale, au niveau pharyngien. c) Après 48 h d'évolution chez le Rongeur, vues dorsale, apicale, au niveau supérieur de la capsule buccale, au niveau pharyngien. — IV : têtes de larves du 4^e stade. a) 4^e stade venant de muer après quatre jours d'évolution chez le Rongeur, vues dorsale, apicale (ouverture buccale hexagonale et section hexagonale de la cavité buccale en profondeur), niveau des portions pharyngées. b) Larve après quatorze jours d'évolution chez le Rongeur, vues dorsale, apicale (ouverture buccale hexagonale et section arrondie de la cavité buccale en profondeur), niveau des portions pharyngées. — V : tête de l'adulte, vue dorsale, vue de l'ouverture buccale (en pointillé, section de la cavité buccale sous les lobes labiaux), niveau des portions pharyngées. — VI : a) Lobes labiaux d'un jeune mâle venant de muer. b) Lobes labiaux d'une femelle gravide

Adulte : ouverture buccale complexe et lobée, portions pharyngées musculaires lobées et hélicoïdales : *Subulura williaminglisi* (*Subulurinae*).

III. DISCUSSION DES CRITERES DE CLASSIFICATION

A. Structures pharyngiennes

Ce caractère dont l'évolution a été mise en évidence au cours de la vie larvaire nous paraît être essentiel pour différencier entre elles les sous-familles des *Subuluridae*.

B. Section de la capsule buccale.

Sa morphologie ne nous semble pas avoir une valeur systématique suffisante pour permettre des séparations au niveau des sous-familles.

Chabaud, 1965, remarque qu'*Oxynema numidica* (Seurat, 1915), *Subulurinae*, a une section buccale triangulaire et non circulaire, le côté dorsal de la capsule buccale est déporté vers la droite entraîné par la torsion hélicoïdale des portions pharyngées.

Nous avons, d'autre part, observé que chez une même espèce *S. williaminglisi* la section de la capsule buccale peut devenir triangulaire lorsque les lobes labiaux sont étirés vers le sommet.

Ce caractère dépend donc de l'interférence de plusieurs facteurs : épaisseur de la paroi, torsion pharyngienne plus ou moins prononcée, et de l'état de mobilité des pièces labiales lors de leur fixation. L'allure géométrique de la section de la capsule buccale est donc d'interprétation délicate et nous n'attribuons pas à ce caractère une signification systématique.

C. Néoformations labiales.

Dans un même genre, les espèces peuvent présenter deux ouvertures buccales différentes :

- bouche simple hexagonale ou triangulaire,
- bouche complexe entourée de lobes labiaux.

En accord avec Inglis, nous pensons que cette seconde morphologie labiale est un caractère évolutif apparu secondairement et de façon parallèle dans plusieurs lignées. Nous lui conférons une valeur subgénérique.

D. Ornementation caudale du mâle.

Des différenciations particulières de la bourse caudale du mâle : ventouse précloacale ornée de lamelles radiales, absence de mucron terminal, spicules faiblement chitinisés..., individualisent morphologiquement certains groupes parasites, qui, en raison de cet isolement, acquièrent la valeur de sous-famille.

IV. — SYSTEMATIQUE DE LA FAMILLE DES SUBULURIDAE TRAVASSOS, 1914

A. Données évolutives.

La structure pharyngienne la plus simple qui apparaît dès le début du troisième stade du cycle biologique de *Subulura williaminglisi* est constituée par trois portions pharyngées indépendantes rectilignes, ornées sur leur face interne de sillons cuticulaires. Elle caractérise les Subulures de la sous-famille des *Allodapinae* que nous plaçons à l'origine de l'évolution des *Subuluridae*. Cette sous-famille comprend deux genres :

— Le genre *Allodapa* que nous divisons en deux sous-genres d'après la morphologie buccale : ouverture buccale hexagonale ou circulaire : sous-genre *Allodapa* ; ouverture buccale ornée de lobes labiaux : sous-genre *Labiodapa*.

— Le genre *Aulonocephalus* est caractérisé par une ouverture buccale dont les six lobes labiaux sont séparés par des gouttières cuticulaires.

A partir de cette structure pharyngienne simple l'évolution des *Subuluridae* se réalise selon deux directions fondamentales.

Dans la première, les trois portions pharyngées restent essentiellement cuticulaires, les lobes périphériques, radiaux et chordaux sont indépendants les uns des autres et verticaux. Nous réunissons les genres *Labiobulura* et *Tarsubulura* qui présentent en commun ces caractères dans une nouvelle sous-famille des *Labiobulurinae*.

Les lobes pharyngiens sont étroits dans les genres *Tarsubulura*, foliacés dans le genre *Labiobulura* dans lequel nous distinguons deux sous-genres selon l'ornementation labiale :

— bouche entourée de six lobes labiaux, pas d'interlabia : sous-genre *Archeobulura*.

— bouche entourée de six lobes labiaux séparés par six interlabia : sous-genre *Labiobulura*.

Dans la seconde direction, les lobes des trois portions pharyngées sont essentiellement musculaires et sont tout d'abord indistinguables les uns des autres. Le lobe chordal s'individualise progressivement, devient hélicoïdal et hémisphérique. Le lobe radial issu du lobe périphérique se superpose au lobe chordal. Ce dernier accentue sa

torsion en spirale et recouvre en partie le lobe voisin donnant ainsi l'aspect d'une hélice complexe aux portions pharyngées des espèces les plus évoluées.

Nous plaçons successivement sur ce second rameau évolutif les différentes sous-familles de *Subuluridae* selon la complexité croissante de leur structure pharyngienne.

Parasubulurinae. Cette sous-famille n'est représentée selon nous que par le genre *Parasubulura*. Les portions pharyngées sont muscu'aires, les lobes périphériques et radiaux sont indistinguables. Les lobes chordeaux spiralés ne recouvrent pas les portions voisines.

Le genre *Parasubulura* s'individualise du rameau principal en raison de la morphologie particulière de la ventouse précloacale du mâle.

Leipoanematinae. Le genre monospécifique *Leipoanema* qui la constitue présente la structure pharyngienne suivante : lobes chordeaux simples et hémisphériques.

L'espèce *L. ellisi* Johnston et Mawson, 1942 s'écarte du rameau principal par les trois grandes lèvres de son plateau facial et par l'absence de mucron terminal à l'extrémité caudale du mâle.

Subulurinae. Cette sous-famille regroupe les espèces les plus différenciées dans l'évolution spiralée des portions pharyngées. Celles-ci sont à la fois musculaires, lobées et hélicoïdales. Les lobes radiaux sont distincts, les lobes chordeaux recouvrent en partie leur portion voisine. Trois genres présentent ces caractères : *Subulura*, *Oxynema*, *Primasubulura*, et se différencient les uns des autres par la géométrie de leur ouverture buccale et les caractères des spicules des mâles. L'ouverture buccale triangulaire du genre *Primasubulura* paraît dériver d'une ouverture buccale hexagonale.

Dans chacun des genres *Subulura* et *Primasubulura* des néoformations labiales déjà observées dans le genre *Allodapa* entraînent des subdivisions :

- genre *Subulura*,
ouverture buccale simple et hexagonale : sous-genre *Subulura*,
ouverture buccale entourée de six lobes labiaux : sous-genre *Murisubulura* ;
- genre *Primasubulura*,
ouverture buccale simple et triangulaire : sous-genre *Platysubulura*,
ouverture buccale triangulaire bordée de lèvres ou de lobes labiaux : sous-genre *Primasubulura*.

B. Classification des Nématodes de la famille des *Subuluridae*

Nous conservons autant que possible les définitions proposées par Inglis dans sa classification de 1958.

FAMILLE DES *SUBULURIDAE* (Travassos, 1914) Yorke et Maplestone, 1926.

Définition : *Subuluroidea* ; bouche hexagonale triangulaire ou arrondie, simple ou complexe ; capsule buccale formée d'une seule pièce qui peut être circulaire, hexagonale ou triangulaire en section transversale ; trois portions pharyngées de structure complexe.

— Mâle : ventouse précloacale généralement allongée et sans rebord défini. Normalement dix paires de papilles cloacales sessiles.

— Femelle : vulve dans la région moyenne du corps s'ouvrant en un ovéjecteur complexe dirigé vers l'avant, œufs embryonnés in utero.

GENRE TYPE : *Subulura* Molin, 1860.

1) SOUS-FAMILLE DES *ALLODAPINAE*, Inglis, 1958.

Définition : *Subuluridae* ; portions pharyngées simples non lobées, droites ou faiblement spiralées, avec épaisissements cuticulaires internes préfigurant les lobes ; cavité buccale circulaire ; ouverture buccale, soit simple et hexagonale, soit complexe et différenciée en lobes labiaux qui peuvent être séparés par des gouttières cuticulaires.

— Mâle : ventouse précloacale allongée sans élaborations cuticulaires.

HÔTES : Oiseaux d'ordres variés et Marsupiaux américains.

DISTRIBUTION : cosmopolite.

DEUX GENRES : *Allodapa*, *Aulonocephalus*.

a) Genre *Allodapa* Diesing, 1861

Définition : *Allodapinae* ; ouverture buccale, soit simple et hexagonale, soit complexe et lobée ; Absence de gouttières cuticulaires entre les lobes labiaux ; ailes cervicales généralement présentes.

ESPÈCE TYPE : *Allodapa allodapa* (Creplin, 1853), (Seurat, 1914).

Ce genre doit être divisé en fonction de l'évolution des structures labiales en deux sous-genres classés dans leur ordre phylogénétique probable :

— Sous-genre *Allodapa* s. str.

Définition : *Allodapa* ; ouverture buccale simple.

ESPÈCE TYPE : *Allodapa (Allodapa) allodapa* (Creplin, 1853).

HÔTES : Oiseaux d'ordres variés et Marsupiaux américains.

DISTRIBUTION : cosmopolite.

AUTRES ESPÈCES (1) : cf. Inglis 1958.

— Sous-genre *Labiodapa* n. sub. gen.

Définition : *Allodapa* ; ouverture buccale bordée de six lobes labiaux.

ESPÈCE TYPE : *Allodapa (Labiodapa) baylisi* (Lopez Neyra, 1946) Inglis, 1958.

(1) Espèces rattachées par l'auteur au sous-genre *Allodapa* après examen de spécimens autres que les types ou de leurs publications : *A. lanigeri* (Forster, 1939) nov. comb. *A. subuluta* (Rud., 1819) nov. comb. *A. travassosi* (Barreto, 1918) nov. comb.

HÔTES : *Galliformes*, *Ralliformes*, *Passeriformes*.

DISTRIBUTION : paléarctique et éthiopienne.

AUTRES ESPÈCES : cf. Inglis 1958-60 : *Allodapa* du groupe *baylisi*.

b) Genre *Aulonocephalus* Chandler, 1935

Définition : *Allodapinae* ; ouverture buccale complexe ; lobes labiaux séparés par des gouttières cuticulaires ; ailes cervicales présentes.

HÔTES : Oiseaux *Phasianidae*.

DISTRIBUTION : cosmopolite.

AUTRES ESPÈCES : cf. Inglis, 1958.

2) SOUS-FAMILLE DES *LABIOBULURINAE* n. Subfam.

Définition : *Subuluridae* ; portions pharyngées lobées, essentiellement cuticulaires ; lobes périphériques radiaux et chordeaux indépendants et allongés verticalement ; cavité buccale circulaire ou hexagonale en section transversale ; ouverture buccale complexe et lobée.

— Mâle : ventouse précloacale allongée sans rebord ni élaboration cuticulaires.

GENRE TYPE : *Labiobulura* Skrjabin et Schikhobalova, 1948.

HÔTES ET DISTRIBUTION : Marsupiaux australiens et Tarsiers asiatiques.

DEUX GENRES : *Labiobulura* et *Tarsubulura*.

a) Genre *Labiobulura* Skrjabin et Schikhobalova, 1948

Définition : *Labiobulurinae* : lobes des portions pharyngées foliacés ; ouverture buccale lobée ; ailes cervicales présentes.

ESPÈCE TYPE : *L. peramelis* (Baylis, 1930) Skrjabin et Schikhobalova, 1948.

HÔTES ET DISTRIBUTION : Marsupiaux australiens.

Ce genre est divisé en fonction des structures labiales en deux sous-genres :

— Sous-genre *Archeobulura* n. subgen.

Définition : *Labiobulura* ; ouverture buccale entourée de six lobes labiaux sans interlabia.

ESPÈCE TYPE : *L. (Archeobulura) peragale* (Johnston et Mawson, 1940).

HÔTES ET DISTRIBUTION : Marsupiaux australiens du genre *Thalacomys*.

— Sous-genre *Labiobulura* s. str.

Définition : *Labiobulura* ; ouverture buccale entourée de six lobes labiaux séparés par six interlabia.

ESPÈCE TYPE : *L. (Labiobulura) peramelis* (Baylis, 1930).

HÔTES ET DISTRIBUTION : Marsupiaux australiens des genres *Isoodon* et *Perameles*

AUTRES ESPÈCES : *L. baylisi* Mawson, 1960, *L. inglisi* Mawson, 1960.

b) Genre *Tarsubulura* Inglis, 1958

Définition : *Labiobulurinae*; lobes des portions pharyngées étroits et allongés verticalement; ouverture buccale entourée de six lobes labiaux; ailes cervicales bien développées.

ESPÈCE TYPE : *T. perarmata* (Ratzel, 1868) Inglis, 1958. Synonymie d'après Inglis 1960 : *Subulura indica* Khera, 1956, *Filaria sarsasinorum* Meyer, 1896.

HÔTES ET DISTRIBUTION : *Tarsioides* asiatiques.

3) SOUS-FAMILLE DES *PARASUBULURINAE* (Berghe et Vuylsteke, 1938 fam.).

Définition : *Subuluridae*; lobes périphériques et radiaux des portions pharyngées fortement musculaires et indistinguables; les lobes chordaux petits n'atteignent pas les portions voisines.

GENRE TYPE : *Parasubulura* Berghe et Vuylsteke, 1938.

HÔTES ET DISTRIBUTION : *Macroscelides* africains.

Genre *Parasubulura* Berghe et Vuylsteke, 1938

Définition : *Parasubulurinae*; ouverture buccale simple et hexagonale; section de la cavité buccale hexagonale; ailes cervicales présentes ou non.

ESPÈCE TYPE : *P. gerardi* Berghe et Vuylsteke, 1938.

AUTRES ESPÈCES : cf. Inglis, 1958.

4) SOUS-FAMILLE DES *LEIPOANEMATINAE* Chabaud, 1957.

Définition : *Subuluridae*; lobes périphériques et radiaux musculaires, incomplètement séparés; les lobes chordaux sont simples, presque parfaitement hémisphériques et hélicoïdaux.

HÔTES ET DISTRIBUTION : Galliforme australien.

Genre *Leipoanema* Johnston et Mawson, 1942

Définition : *Leipoanematinae*; ouverture buccale triangulaire entourée de trois grandes lèvres séparées postérieurement du corps par un sillon; capsule buccale triangulaire.

— Mâle : ventouse précloacale allongée sans rebord ni autres élaborations cuticulaires, absence de mucron terminal.

ESPÈCE TYPE : *L. ellisi* Johnson et Mawson, 1942.

5) SOUS-FAMILLE DES *SUBULURINAE*, Travassos, 1914.

Définition : *Subuluridae* ; structure pharyngienne complexe, les trois portions pharyngées sont musculaires, lobes périphériques et radiaux distincts, les lobes chordeaux hélicoïdaux recouvrent en partie les portions adjacentes ; section de la cavité buccale circulaire hexagonale ou triangulaire ; ouverture buccale, soit simple et hexagonale ou triangulaire, soit complexe et différenciée en lobes labiaux.

— Mâle : ventouse précloacale allongée sans rebord défini.

GENRE TYPE : *Subulura* Molin, 1860.

HÔTES : Oiseaux et Mammifères : Primates, Carnivores et Rongeurs.

DISTRIBUTION : cosmopolite.

TROIS GENRES : *Subulura*, *Oxynema* et *Primasubulura*.

a) Genre *Subulura* Molin, 1860

Définition : *Subulurinae* ; section de la capsule buccale circulaire ou hexagonale, présence ou non d'ailes cervicales ; spicules bien chitinisés.

ESPÈCE TYPE : *Subulura acutissima* Molin, 1860.

HÔTES ET DISTRIBUTION : Oiseaux cosmopolites, Lémuriens africains et malgaches, Rongeurs africains, *Gerbillidae*, *Sciuridae* et *Muridae*.

Ce genre doit être divisé en fonction de l'évolution des structures labiales en deux sous-genres :

— Sous-genre *Subulura* s. str.

Définition : *Subulura* ; ouverture buccale simple hexagonale ou circulaire.

ESPÈCE TYPE : *S. (Subulura) acutissima* Molin, 1860.

HÔTES ET DISTRIBUTION : Oiseaux *Cucullidae* et *Phasianidae* cosmopolites. Lémuriens africains et malgaches Rongeurs *Sciuridae* et *Gerbillidae* africains.

AUTRES ESPÈCES (1) : cf. Inglis, 1958.

— Sous-genre *Murisubulura* n. subgen.

Définition : *Subulura* ; ouverture buccale entourée de six lobes labiaux.

ESPÈCE TYPE : *Subulura (Murisubulura) ortleppi* Inglis, 1960.

HÔTES ET DISTRIBUTION : Rongeurs *Muridae* d'Afrique.

AUTRES ESPÈCES : *S. williaminglisi* Quentin, 1965.

(1) Nous ajoutons dans ce sous-genre, à la liste des espèces citées par Inglis, 1958, dans le genre *Subulura*, les espèces *Subulura baeri* Chabaud Brygoo et Petter, 1965, et *Subulura otolienii* (Van Beneden, 1890) Railliet et Henry, 1913. Nous retirons cette dernière espèce du genre *Primasubulura* Inglis, 1958.

b) Genre *Oxynema* Linstow, 1899

Définition : *Subulurinae* ; ouverture buccale simple et hexagonale ; section de la cavité buccale circulaire.

— Mâle : ventouse précloacale entourée d'ornementations cuticulaires disposées en rangées régulières, lèvre postérieure du cloaque développée et ornée de bosses cuticulaires. Spicules larges, le gauche est faiblement chitinisé.

ESPÈCE TYPE : *Oxynema crassispiculum* (Sonsino, 1880) Barreto, 1919.

HÔTES : Carnivores *Viverridae*, *Mustellidae*, *Canidae* et Rongeurs *Sciuridae*.

DISTRIBUTION : Afrique et Inde.

LISTE DES ESPÈCES : cf. Inglis, 1958-1960.

c) Genre *Primasubula* Inglis, 1958

Définition : *Subulurinae* ; ouverture buccale triangulaire simple ou complexe qui paraît dériver d'une ouverture hexagonale ; section de la capsule buccale triangulaire.

ESPÈCE TYPE : *P. distans* (Rud. 1809).

HÔTES : Simiens, Platyrrhiniens et Catarrhiniens.

DISTRIBUTION : Amérique, Afrique, Inde.

Ce genre doit être divisé en deux sous-genres selon le degré de différenciation labiale :

— Sous-genre *Platysubulura* n. subgen.

Définition : *Primasubulura* ; ouverture buccale triangulaire et simple.

ESPÈCE TYPE : *Primasubulura* (*Platysubulura*) *jacchi* (Marcel, 1857),

HÔTES : Simiens Platyrrhiniens.

— Sous-genre *Primasubulura* s. str.

Définition : *Primasubulura* ; ouverture buccale triangulaire bordée de lèvres ou de lobes labiaux.

ESPÈCE TYPE : *Primasubulura* (*Primasubulura*) *distans* (Rud. 1809) = *P. prosimiae* (Baer 1935) Chabaud, Brygoo, Pétter, 1965.

HÔTES : Simiens Catarrhiniens.

Autres espèces du genre non classées : cf. Inglis, 1958 à l'exception de l'espèce *otolici* que nous plaçons dans le genre *Subulura*.

C. Modifications apportées à la classification d'Inglis, 1958

Les divisions systématiques essentielles proposées par Inglis, 1958, sont respectées dans cette nouvelle classification qui comprend les sous-familles des *Subulurinae* Travassos, 1914, des *Parasubulurinae* (Berghe et Vuylsteke, 1938) des *Allodapinae* Inglis, 1958 et des *Leipoanematinae* Chabaud, 1957.

Aucune transformation générique n'intervient dans la sous-famille des *Allodapinae* qui regroupe les genres *Allodapa* et *Aulonocephalus* et dans celle des *Leipoanematinae* qui correspond au genre *Leipoanema*.

Des modifications sont proposées dans la composition des sous-familles des *Subulurinae* et des *Parasubulurinae*. Les *Subulurinae* comprennent trois genres *Subulura*, *Oxy-nema* et *Primasubulura*. Ce dernier est retiré de la sous-famille des *Parasubulurinae*.

Les *Parasubulurinae* ne sont plus représentés que par le genre *Parasubulura*.

Le genre *Labiobulura* retiré de la sous-famille des *Subulurinae* constitue, avec le genre *Tarsubulura* retiré des *Parasubulurinae*, une nouvelle sous-famille des *Labiobulurinae* n. subfam.

V. CORRELATIONS ENTRE LES CARACTERES MORPHOLOGIQUES DES SUBULURES ET LES GROUPES ZOOLOGIQUES PARASITES

A. Évolution des caractères morphologiques des Subulures

La famille des *Subuluridae* est à l'origine un phylum fondamentalement parasite d'Oiseaux. La base de son arbre phylétique est en effet occupé par le groupe synthétique des *Allodapinae* qui, par ses trois portions pharyngées droites, non lobées ou faiblement hélicoïdales à la naissance des lobes chordaux, représente la structure pharyngienne la plus simple.

Cette sous-famille comprend le genre *Allodapa* parasite d'Oiseaux d'ordres variés, et de Marsupiaux américains, et le genre *Aulonocephalus* plus spécialisé dans sa morphologie labiale et restreint à la famille des *Phasianidae*.

— Le rameau évolutif le plus important part des *Allodapinae* et aboutit aux *Subulurinae*. Il acquiert une complexité croissante des portions pharyngées. Celles-ci essentiellement musculaires présentent une torsion hélicoïdale des lobes progressive.

Différentes sous-familles divergent de ce rameau principal en raison de l'isolement phylétique ou géographique de leurs hôtes.

La sous-famille des *Labiobulurinae* n. subfam. s'est détachée très tôt dès la base de l'arbre phylétique. Sa structure pharyngienne est en effet différente, essentiellement cuticulaire et non musculaire, les lobes périphériques, radiaux et chordaux sont indépendants les uns des autres et dirigés verticalement. Les genres *Labiobulura* et *Tarsubulura* qui la composent sont inféodés à deux groupes archaïques : Marsupiaux australiens et Tarsiers asiatiques.

— La sous-famille des *Parasubulurinae* a une structure pharyngienne de type *Allodapa*. Elle s'individualise avec le genre *Parasubulura* par la présence chez le mâle d'une ventouse précloacale cuticulaire ornée de lamelles radiales concentriques. Ce genre n'est représenté que chez les Macroscélides : Insectivores africains.

— La sous-famille des *Leipoanematinae* malgré une structure pharyngienne déjà différenciée s'isole nettement des autres *Subulurinae* en raison de sa région céphalique

FIG. 7. — Arbre phylétique des Nématodes de la famille des *Subuluridae*. Les modifications des structures pharyngées correspondent aux différentes trames. Dans les genres *Labiobulura*, *Allodapa*, *Primasubulura* et *Subulura* les flèches schématisent les différenciations labiales élaborées secondairement. L'astérix représente la place phylétique occupée par l'espèce *Subulura williaminglisi*.

complexe, comportant trois lèvres séparées. Le genre monospécifique *Leipoanema* parasite un Galliforme *Megapodidae* australien.

— Au sommet de l'arbre phylétique, la sous-famille des *Subulurinae* présente la structure pharyngienne la plus élaborée. Elle comporte trois genres :

- le genre *Subulura* paraît le plus primitif des trois par l'ouverture buccale hexagonale. Il parasite des Oiseaux, des Lémuriens et des Rongeurs *Gerbillidae* et *Muridae*.

- Le genre *Oxynema* possède une ouverture buccale hexagonale, mais l'ornementation caudale chez le mâle est plus différenciée. Ce genre est restreint aux Carnivores *Viverridae*, *Mustellidae* et *Canidae* et aux Rongeurs *Sciuridae*.

- Le genre *Primasubulura* dont l'ouverture buccale triangulaire semble dériver d'une ouverture hexagonale ne parasite que des Simiens s. str.

A différentes étapes de l'évolution pharyngienne, un étroit parallélisme dans l'élaboration secondaire des lobes labiaux, traduit dans différents genres de Subulures l'adaptation à des groupes zoologiques plus limités.

Ebauchée dans le genre *Allodapa* chez certains Subulures parasites de *Phasianidae*, de Ralliformes *Turnicidae* et de Passériformes *Ploceidae*, cette différenciation labiale se précise par l'adjonction d'interlabia chez les *Labiobulura* parasites de Marsupiaux des genres *Isoodon* et *Perameles*. Dans le genre *Subulura*, l'ornementation labiale n'est connue que chez les espèces *S. ortleppi* et *S. williaminglisi* toutes deux parasites de *Muridae* africains. Elle n'existe dans le genre *Primasubulura* que chez les Subulures parasites des Simiens catarrhiniens.

B. Répartition de la famille.

Les *Subuluridae* sont répartis principalement chez les Oiseaux et les Primates. Les Oiseaux sont parasités par les genres *Allodapa*, *Aulonocephalus*, *Leipoanema* et *Subulura*. Les Primates sont parasités aux différents échelons zoologiques : les sous-ordres des *Tarsioidea*, des *Lemuroidea* et des *Simioidea* hébergent respectivement les genres *Tarsubulura*, *Subulura* et *Primasubulura*.

La dispersion du phylum est faible dans les autres groupes de Mammifères : *Allodapa* et *Labiobulura* sont respectivement parasites de Marsupiaux américains et australiens. *Oxynema* est parasite de Carnivores et de Rongeurs *Sciuridae*. *Parasubulura* est restreint au petit groupe des Macroscélides.

Les espèces les plus différenciées du genre *Subulura* ne sont connues que chez les *Muridae* africains.

Cette répartition est étonnante car les *Subulures* dont la première partie du cycle biologique s'effectue chez des Coléoptères, des Blattes, et des Dermaptères, n'existent pas chez les Insectivores à l'exception du petit groupe des Macroscélides.

Le phénomène est identique chez les Oiseaux où les espèces strictement Insectivores sont faiblement parasitées par les Subulures.

Ainsi donc, l'éthologie de l'hôte ne suffit pas seule à expliquer ce parasitisme, et il faut tenir compte dans cette répartition de la présence et de la taille des caecums intestinaux des hôtes, nécessaires au développement normal du parasite.

Dans la série des Oiseaux une étude morphologique détaillée des caecums a été effectuée par Pinchon en 1942.

Les Subulures *Allodapinae* sont, en effet, essentiellement répartis chez les *Phasianidae* et aussi chez les *Strigidae* et *Otididae*, les *Caprimulgidae*, les *Trogonidae*, les *Turnicidae* et les *Cucullidae*.

Les Oiseaux de ces familles ont tous des caecums sacculés, généralement bien développés, qui atteignent souvent des dimensions considérables chez les *Phasianidae*. Dans ces familles, des Oiseaux, strictement granivores à l'état adulte comme les *Phasianidae*, ingèrent au cours de leur jeune âge une très grande quantité d'Insectes.

Les Subulures parasitent peu les Oiseaux dont les caecums sont inexistantes ou pleins et lymphoïdes. Notons, cependant, quelques exceptions.

— *Allodapa allodapa* (Creplin, 1853) admet dans sa liste d'hôtes un Falconiforme du genre *Cariama*.

— *A. suctoria* (Molin, 1960), parasite des *Phasianidae* mais aussi un columbiforme du genre *Turtur*.

— *A. leachi* Kirschner, 1938 parasite un Coraciadiforme du genre *Dacelo*.

— *A. travassosi* Barreto, 1918 parasite des Passériformes du genre *Melanopsila*.

— *A. armata* Vuylsteke, 1957 est récolté chez un Passériforme du genre *Colius passer*.

— Chez les Marsupiaux, le caecum est inégalement développé selon les genres, il manque seulement chez les *Dasyuridae* et les *Tarsipes*.

Chez les Insectivores le caecum n'existe que chez les Macroscelides et les Tupaïdes.

Chez les Carnivores le caecum manque chez la plupart des *Canoidea*, mais est assez long chez les *Canidae* qui sont les hôtes principaux du genre *Oxyntema*. Il est constant chez les *Feloidea* mais généralement court et manque dans le genre *Nandinia*.

Chez les Primates et les Rongeurs le caecum est généralement bien développé.

En conclusion, les Subulures semblent avoir acquis très tôt chez les Oiseaux une large répartition géographique parasitant des groupes qui, par leur éthologie et la taille des caecums, offrent au parasite des conditions favorables de développement.

Chez les Mammifères, la complexité morphologique des Subulures paraît dépendre des époques géologiques d'apparition des groupes zoologiques parasités, puis de leur isolement phylétique ou géographique.

Enfin, dans le groupe particulier des Rongeurs *Muridae* africains, les Subulures apparaissent tardivement dans l'arbre phylétique des *Subuluridae*. La différenciation de leurs structures céphaliques est postérieure à celles des Subulures parasites de Lémuriens, de Carnivores et de Rongeurs *Sciuridae*.

Addendum

A été omis, dans le chapitre Classification des Nématodes de la famille des *Subuluridae*, sous-famille des *Subulurinae* Travassos, 1914, paragraphe a) genre *Subulura* Molin, 1860.

— Le sous-genre *Tepuinema* (Diaz-Ungria, 1913 genre).

Définition : *Subulura* ; ouverture buccale entourée de six lobes labiaux séparés par six inter-labia.

Espèce type : *Subulura (Tepuinema) verganii* (Diaz-Ungria, 1963).

Hôte et Distribution : *Mus musculus* L. Venezuela.

Bibliographie

Nous renvoyons aux publications d'Inglis de 1958-1960 pour le détail des références concernant les descriptions des différentes espèces.

- ABDOU (A. H.) et SELIM (M. K.), 1957. — On the life cycle of *Subulura sutoria*, a cecal Nematode of poultry in Egypt. *Z. f. Parasit.*, 18 (1), 20-23, fig. 1-3.
- , —, 1963. — The life-cycle of *Subulura sutoria* (Mol., 1860), Railliet et Henry, 1919, in the domestic fowl. *Ibid.*, 23 (1), p. 45-49, fig. 1-7.
- ALICATA (J. E.), 1939. — Preliminary note on the life history of *Subulura brumpti*, a common cecal Nematode of Poultry in Hawaii. *J. Parasit.*, 25 (2), p. 179-180, fig. 1.
- , 1947. — Parasites and parasitic diseases of domestic animals in the Hawaiian island. *Pacific Sc.*, 1 (2), p. 69-84.
- BARUS (V.), BUSA (V.), RYSAVY (B.) et LORENZO-HERNANDEZ (N.), 1967. — Distribution del Nematodo *Subulura sutoria* (Molin, 1860) en Cuba y observaciones de su ciclo Evolutivo. *Poeyana Inst. Biol.*, ser. A, 48, p. 1-11, fig. 1-2, tabl. 1-2.
- CHABAUD (A. G.), 1954. — Sur le cycle évolutif des Spirurides et de Nématodes ayant une biologie comparable. Valeur systématique des caractères biologiques. *Ann. Parasit. Hum. Comp.*, 29 (1-2), p. 42-88, fig. 1-120 (3) ; p. 206-249, fig. 21-46 (4) ; p. 358-425, fig. 47-52.
- , 1957. — Sur la systématique des Nématodes du sous-ordre des *Ascaridina* parasites de Vertébrés. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 82 (2-3), p. 243-253.
- in GRASSE (P.-P.), 1965. — Superfamille des *Subuluroidea*. *Traité de Zoologie*, 4 (3), p. 1016-1025, fig. 844-854.
- , BRYGOO (E. R.) et PETTER (A. J.), 1965. — Les Nématodes parasites de Lémuriens malgaches. VI. Description de six espèces nouvelles et conclusions générales. *Ann. Parasit. Hum. Comp.*, 40 (2), p. 181-214, fig. 1-7.
- et LARIVIÈRE (M.), 1955. — Cycle évolutif d'un Ascaride : *Subulura jacchi* (Marcel, 1857) parasite de Primates, chez la Blatte *Blaberus fusca*. *C.R. Soc. Biol.*, 149, p. 1416-1419, fig. A-G.

- CUCKLER (A. C.) et ALICATA (J. E.), 1944. — The life history of *Subulura brumpti*, a cecal Nematode of Poultry in Hawaii. *Trans. Amer. Micr. Soc.*, 63 (4), p. 345-357, fig. 1-23.
- DIAZ-UNGRIA (C.), 1963. — Nématodes parasites nouveaux ou intéressants du Vénézuéla. *Ann. Par. Hum. & Comp.*, 38 (6), p. 893-913, fig. 1-13.
- INGLIS (W. G.), 1958. — The comparative anatomy of the Subulurid head (Nematoda): with a consideration of its systematic importance. *Proc. Zool. Soc. London*, 130 (4), p. 577-604, fig. 1-33.
- , 1960. — Further observations on the comparative anatomy of the head in the Nematode family *Subuluridae*: with the description of a new species. *Ibid.*, 135 (1), p. 125-136, fig. 1-8.
- , 1960. — Les Nématodes de la famille des *Maupasiniidae*. *Ann. Parasit. Hum. Comp.*, 35 (1-2), p. 190-191.
- , 1964. — Functional deformation in the head of the genus *Allodapa* (Nematoda), *Journ. Helm.*, 38 (1-2), p. 31-40, fig. 1-26.
- LOPEZ-NEYRA (C. R.), 1945. — Estudios y revision de la familia « *Subuluridae* » con description de especies nuevas. *Rev. iber. Parasit.*, 5, p. 271-329.
- MAWSON (P. M.), 1960. — Nematodes belonging to the *Trichostrongylidae*, *Subuluridae*, *Rhabdiasidae* and *Trichuridae* from Bandicoots. *Austr. J. Zool.*, 8 (2), p. 261-284, fig. 1-63.
- OSCHE (G.), 1958. — Beitrage zur Morphologie, Ökologie und Phylogenie der Ascaridoidea (Nematoda) parallelen in der evolution von parasit unt wirt. *Z. f. Parasit.*, 18 (6), p. 479-572, fig. 1-15.
- PETTER (A. J.), 1960. — Sur une larve de Subuluride, parasite de la Blatte germanique (*Blatella germanica* L.). *C.R. Soc. Biol.*, 154 (2), p. 300-301, fig. A-B.
- PINCHON (R.), 1942. — Contribution à l'étude morphologique des caecums dans la série des Oiseaux. Thèse, Fac. Sc., Paris, p. 1-245, fig. 1-34.
- QUENTIN (J.-C.), 1965. — *Schneidernema chabaudi* n. sp. et *Subulura williaminglisi* n. sp., deux nouvelles espèces de Nématodes parasites de Muridae africains. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, sér., 37 (5), p. 854-860, fig. 1-3.
- et TCHEPRAKOFF (R.), 1969. — Cycle biologique de *Subulura otolicni* (Van Beneden, 1890). *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.* (sous-presse).
- SKRJABIN (K. I.) et SCHIKHOBALOVA (N. P.), 1949. — Nématodes parasites et leur rôle pathogène. *Oxyurata I*, Moscou, p. 1-613, fig. 1-217.
- , — et LAGODOVSKAJA (E. A.), 1964. — Osnovi Nematodologi. En russe. *Public. Acad. Sc. U.R.S.S.*, Moscou 1964, 13, p. 1-468, fig. 1-275.
- YORKE (W.) et MAPLESTONE (P. A.), 1926. — *The Nematode parasites of vertebrates*. London, p. 1-536, fig. 1-307.
-