Sur le cycle évolutif de
Seuratum cadarachense Desportes, 1947
et ses affinités avec ceux des Nématodes Subulures
(*Ascaridida*) et Rictulaires (*Spirurida*)

par J.-C. QUENTIN

Laboratoire de Zoologie (Vers) associé au C.N.R.S. (P^r A.-G. CHABAUD),
Muséum National d'Histoire Naturelle, 57, rue Cuvier, F 75 - Paris (5^e)

Résumé

Réalisation du cycle biologique expérimental du Nématode *Seuratum cadarachense* Desportes, 1947 (*Seuratoidea Ascaridida*), parasite intestinal du Rongeur *Gliridae Eliomys quercinus* L.

Le premier stade larvaire, chez *Locusta migratoria* L., grandit dans la lumière intestinale de l'Insecte, les 2^e et 3^e stades se développent dans la paroi de l'iléon ou entre les tubes de Malpighi. Leur évolution puis celle des 4^e stades obtenus expérimentalement chez le Lérot sont étudiées.

Divers éléments de ce cycle : allure du développement (chronologie des mues et croissance larvaire), localisation, morphogénèse larvaire, permettent d'établir d'une part — un étroit parallélisme évolutif avec les cycles de *Subuluridae (Ascaridida)*, d'autre part — une biologie et une morphologie larvaires presque identiques à celles de Nématodes *Rictulariidae (Spirurida)* réalisés dans les mêmes conditions expérimentales. Une telle parenté permet de concevoir la filiation directe entre la famille des *Seuratidae* et celle des *Rictulariidae*. Elle précise ainsi à deux niveaux essentiels *Cucullanidae* et *Seuratidae* les relations possibles entre la superfamille des *Seuratoidea* et l'ordre des *Spirurida*.

La sous-famille des *Echinoneminae* Inglis, 1967 retirée de la famille des *Schneideriematidae* Freitas, 1956 est transférée dans celle des *Seuratidae* Hall, 1916 en raison des affinités morphologiques des genres *Echinonema* et *Seuratum*.

Summary

The life-cycle of the Nematode *Seuratum cadarachense* Desportes, 1947 (*Seuratoidea Ascaridida*) has been completed experimentally. The adult is parasiting the intestine of the *Gliridae* Rodent *Eliomys quercinus* L.

The first larval stage occurs and grows in the intestinal lumen of the Insect *Locusta migratoria* L. The second and third stages undergo their development inside the ileon wall or between the Malpighian tubules. Their evolution and this of the fourth stage were experimentally obtained and studied in the Rodent.

The study of several features of this life-cycle: process of development, succession of developmental stages and larval growth rate, occurrence and larval morphogenesis have made possible to establish: first a close evolutive parallelism with the life-cycle of *Subuluridae* (*Ascaridida*), and also a biology and larval morphogenesis almost identical to those of *Rictulariidae* (*Spirurida*) Nematodes which had been completed in the same experimental conditions. Such close relationship gives significant clues to a direct affiliation between the *Seuratidae* and *Rictulariidae* families. Thus it assesses possible interrelationships between *Seuratoidea* Superfamily and the *Spirurida* order on two requisite levels i.e. the *Cucullanidae* and the *Seuratidae*.

The subfamily *Echinoneminae* Inglis, 1967 is retrieved from the *Schneidernematidae* Freitas, 1956 and is transferred to the *Seuratidae* Hall, 1916 family on account of the morphological similarities of the *Echinonema* and *Seuratum* genera.

I — OBJET DU TRAVAIL.

II — CYCLE BIOLOGIQUE DE *Seuratum cadarachense*.

- A. Recherche du parasite.
- B. Evolution chez l'hôte intermédiaire.
- C. Evolution chez le Rongeur.
- D. Ontogénèse des structures céphaliques.

III — COMPARAISON AVEC LE CYCLE DE *Seuratum nguyenvanaii* Le Van Hoa, 1964.

IV — AFFINITÉS AVEC LES CYCLES ÉVOLUTIFS DE SUBULURES ET DE RICTULAIRES.

- A. Comparaison entre les cycles de *Seuratum* et de Subulures.
- B. Comparaison entre les cycles de *Seuratum* et de Rictulaires.

V — SYSTÉMATIQUE DE LA SUPERFAMILLE DES *Seuratoidea* Chabaud, Campana et Brygoo, 1959.

- A. Conception phylogénique de Chabaud et coll., 1959.
- B. Biologie des genres *Seuratum* Hall, 1916 et *Cucullanus* Mueller, 1777. Création de la sous-famille des *Campanarougetinae*.
- C. Conceptions systématiques actuellement admises.
- D. Modification proposée.

VI — SPECTRE D'HÔTES DE LA FAMILLE DES *Seuratidae*. CONCLUSION.

I. — OBJET DU TRAVAIL.

Nous étudions le cycle évolutif de *Seuratum cadarachense* afin de le comparer à ceux des Nématodes *Subuluridae* (*Ascaridida*) et *Spiruridae* (*Spirurida*) réalisés dans des conditions expérimentales identiques.

Nous constaterons ainsi le parallélisme évolutif entre les *Seuratidae* et les *Subuluridae*, et les étroites affinités biologiques et morphogénétiques qui lient les *Seuratidae* aux *Rictulariidae*.

Nous préciserons les positions zoologiques respectives des *Seuratidae* et des *Rictulariidae* par l'analyse des caractères larvaires. Leur place phylogénique sera définie après l'étude des différentes conceptions systématiques de la superfamille des *Seuratoidea*.

II. — CYCLE BIOLOGIQUE.

A. Recherche du parasite.

L'espèce *Seuratum cadarachense* Desportes, 1947 n'a été récoltée que 3 fois. Desportes l'a découverte au mois de septembre 1946 au niveau de l'intestin grêle de 2 Lérots à Cadarache (Bouches-du-Rhône) ; une femelle immature a été observée en juillet 1969 chez un Lérot de Sardaigne (com. or. de O. Bain) et la femelle gravide (fig. 1) à partir de laquelle nous réalisons ce cycle a été recueillie dans l'intestin d'un des 5 Lérots adultes capturés en novembre 1969 dans les Alpilles (1).

Les dissections d'*Eliomys quercinus* L. dans l'Hérault (13 autopsies), dans la région parisienne (4 autopsies), n'ont pas permis avec les examens coprologiques effectués sur d'autres Lérots piégés dans les mêmes localités d'y détecter jusqu'à présent le parasite.

(1) Nous remercions vivement M. J. Blondel de la station biologique de la Tour du Valat (Bouches-du-Rhône) qui nous a aimablement indiqué les emplacements de ses nichoirs pour Oiseaux, occupés par des Lérots.

B. Evolution chez l'hôte intermédiaire.

1) INFESTATION :

Les œufs embryonnés sont placés directement entre les pièces buccales de 8 *Locusta migratoria* L. d'élevage maintenus à une température de 27-28 °C et disséqués 6 jours, 9 jours, 11 jours, 14 jours, 18 jours et 20 jours après l'infestation.

FIG. 1. — A. vue apicale d'une femelle adulte de *Seuratium cadarachense*, Desportes, 1947 ; B. extrémité caudale de cette femelle ; C. naissance d'une des files d'épines cuticulaires sur la paroi du corps ; D. détail de l'insertion de ces épines
A. et C. éch. 100 µ ; B. éch. 500 µ ; D, éch. 50 µ

2) ALLURE DU DÉVELOPPEMENT :

— 6 jours : de nombreuses larves que nous situons à la fin du premier stade, en raison de la présence du crochet céphalique apical sont récoltées dans la lumière de l'intestin moyen et le début de l'intestin postérieur. Ces larves mesurent 396 à 438 μ de long sur 36 μ de large.

— 9 jours : 2 Criquets sont disséqués. L'un présente 2 larves, au second stade, libres entre les tubes de Malpighi. Le second est parasité par 30 larves au même stade près de l'insertion des tubes. Les plus petites mesurent 546 μ de long sur 41 μ de large, les plus longues 676 μ sur 41 μ .

— 11 jours : 15 larves toutes au second stade ont la répartition suivante : 2 sont situées dans la paroi de l'iléon. 13 sont libres dans l'hémocoel entre les tubes de Malpighi.

Ces larves, dont les parois de l'intestin sont chargées de réserves (1), mesurent 830 à 845 $\mu \times 50 \mu$.

14 jours : 5 larves libres à la fin du second stade, longues de 1.100 μ , larges de 65 μ , sont récoltées dans la région des tubes de Malpighi.

Une capsule à parois minces, localisée au même endroit, renferme une larve du 3^e stade active dans l'exuvie du second stade dilatée autour d'elle.

— 18 jours : 1 seule larve du 3^e stade est récoltée libre entre les tubes de Malpighi.

— 20 jours : 1 des 2 Criquets disséqués est négatif, le second est parasité par 12 larves infestantes. 3 sont encapsulées dans la paroi de l'iléon. 9 sont libres entre ces tubes. 1 se trouve à leur périphérie.

Ces larves fortement contractées sur leur région dorsale mesurent 800 μ de long sur 72 μ de large.

3) MORPHOLOGIE DES STADES LARVAIRES :

L'évolution des structures céphaliques des larves est détaillée dans un chapitre particulier. Nous ne précisons ici que la morphologie générale et la croissance.

Premier stade (fig. 2). Les œufs qui renferment les larves du 1^{er} stade mesurent 82-89 μ de long sur 52 à 58 μ de large ; ils sont déformables en raison de la minceur de leur coque. Deux très fines ailes latérales parcourent la larve sur sa longueur. Aucune râpe n'est observée, le crochet cuticulaire est en retrait par rapport à l'apex et paraît dorsal à la bouche où aboutissent 2 glandes céphaliques (fig. 2 A-B).

Les dimensions des larves repliées dans l'œuf sont : longueur 193-215 μ ; largeur 17 μ ; glandes céphaliques longues de 40 μ ; cellules excrétrices situées à 50 μ de l'apex ; longueurs respectives de l'œsophage, de l'intestin et de la queue : 92 μ , 90 μ et 36 μ .

(2) Le rôle de la paroi intestinale dans le métabolisme chez les Nématodes semble correspondre à celui que tient chez d'autres Invertébrés les cellules du corps adipeux ou celles du tubes de Malpighi. On observe en effet à différentes phases du cycle biologique des Nématodes, une modification des cellules intestinales qui s'enrichissent en réserves.

FIG. 2. — 1^{er} stade larvaire : A. œuf embryonné renfermant une larve du 1^{er} stade ornée de 2 ailes latérales ; B. *idem*, détail de l'organisation interne de cette larve ; C. et D, larves du 1^{er} stade libérées de leur enveloppe coquillière ; E. larve fin du 1^{er} stade, 6 jours après l'infestation active dans la lumière du tube digestif de l'Insecte.

A., B., C., D. et E. éch. 50 μ

Cette larve libérée dans de l'eau physiologique par une légère pression sur son enveloppe coquillière s'étire (fig. 2 C-D). Son œsophage est renflé dans ses régions moyenne et postérieure. La queue est trapue et arrondie à son extrémité.

La longueur de 288 μ est atteinte rapidement, les autres dimensions sont : largeur 22 μ ; longueurs des glandes céphaliques et de leurs canalicules 52 et 65 μ ; anneau nerveux et pore excréteur situés respectivement à 77 et 87 μ de l'apex ; longueurs de l'œsophage et de l'intestin 120 et 132 μ ; ébauche génitale à 200 μ de l'apex ; longueur de la queue 40 μ .

Chez cette larve âgée de 6 jours, les glandes céphaliques ont disparu, l'œsophage s'est épaissi (fig. 2 E).

Les dimensions relevées sur une larve longue de 422 μ sont : largeur 36 μ ; anneau nerveux et pore excréteur respectivement situés à 83 μ et 100 μ de l'apex ; longueurs respectives de l'œsophage et de l'intestin 95 et 270 μ ; longueur de la queue 57 μ ; l'ébauche génitale apparaît à 267 μ de l'apex.

Deuxième stade (fig. 3).

Les larves âgées de 9 jours sont toutes au second stade ; leurs longueurs sont comprises entre 546 μ et 676 μ . Les deux ailes latérales ont disparu. Ces larves sont caractérisées par la formation d'un vestibule buccal constitué d'une capsule circulaire prolongée d'un tube triangulaire dans la lumière œsophagienne, par le développement de la cellule excrétrice et des cellules rectales. La pointe caudale est effilée. Les cellules de l'ébauche génitale sont au nombre de 4 à 6 (fig. 3 A-B).

La plus petite des larves du second stade a les dimensions suivantes : longueur 546 μ ; largeur 41 μ ; anneau nerveux, pore excréteur situés à 46 et 66 μ de l'apex ; vestibule buccal long de 15 μ ; longueurs respectives de l'œsophage, de l'intestin et de la queue : 110 μ , 382 μ et 58 μ ; cellules génitales situées à 330 μ de l'apex.

La plus grande larve mesure 676 μ de long. Ses autres dimensions sont : largeur 41 μ ; anneau nerveux et pore excréteur situés à 75 et 96 μ de l'apex ; vestibule buccal profond de 15,5 μ ; longueurs respectives de l'œsophage, de l'intestin et de la queue : 119 μ , 491 μ et 76 μ ; ébauche génitale située à 400 μ de l'apex.

Au onzième jour de l'évolution chez l'Insecte, l'appareil valvulaire est ébauché en arrière de l'œsophage. La paroi intestinale devient sombre et granuleuse (fig. 3 C-D).

Les dimensions des larves sont : longueur 830-845 μ ; largeur 50 μ ; anneau nerveux et pore excréteur situés respectivement à 72 et 116 μ de l'apex ; vestibule buccal profond de 17,5 μ ; longueurs respectives de l'œsophage, de l'intestin et de la queue 125 μ , 600 μ et 84 μ ; ébauche génitale située à 525 μ de l'apex.

Au quatorzième jour, les larves sont à la fin du 2^e stade ou au début du 3^e stade.

Les dimensions des seconds stades larvaires sont : longueur 1.100-1.150 μ ; largeur 65 μ ; anneau nerveux et pore excréteur situés à 80 et 120 μ de l'apex ; longueurs respectives de l'œsophage, de l'intestin et de la queue, 140, 865 et 95 μ ; ébauche génitale située à 675 μ de l'apex.

FIG. 3. — 2^e stade larvaire : A. et B. détail des larves du second stade 9 jours après l'infestation, vue latérale ; C. et D. extrémités antérieure et caudale d'une larve à 11 jours de développement. Les parois de l'intestin sont chargées de réserves ; E. détail de la cellule excrétrice, vue ventrale.

A., B., C., D. et E. éch. 100 μ

Troisième stade larvaire (fig. 4).

Les larves infestantes sont plus courtes que celles du second stade. Elles sont en outre caractérisées par leur contraction dorsale, l'apparition des deirides et de 2 ailes latérales striées. L'extrémité caudale est pointue.

FIG. 4. — 3^e stade larvaire : Larve infestante en position de repos, contractée dans la région dorsale. La vue latérale droite montre une des deux ailes latérales striées.

Leurs dimensions sont : longueur 800 μ ; largeur 72 μ ; deirides, anneau nerveux, pore excréteur respectivement situés à 57, 62 et 70 μ de l'apex ; profondeur de la cavité buccale 5 μ ; longueurs respectives de l'œsophage, de l'intestin et de la queue, 140 μ , 580 μ et 88 μ ; ébauche génitale longue de 55 μ , située à 675 μ de l'apex.

C. Evolution chez le Rongeur.

12 larves infestantes provenant de la dernière dissection sont réparties 3 par 3 et données par voie buccale à 4 jeunes *Eliomys quercinus*. Ces Rongeurs sont originaires de l'Hérault, région où nous n'avons jamais trouvé le parasite, et ont été maintenus plusieurs mois au laboratoire avant l'infestation.

3 d'entre eux, autopsiés respectivement 2 jours, 4 jours et 6 jours après l'infestation sont parasités par de jeunes stades de *Seuratium*. Le 4^e est négatif.

3^e mue et 4^e stade larvaire.

La 3^e mue est extrêmement précoce chez l'hôte définitif puisque après 48 h d'évolution, une larve du 4^e stade est retrouvée dans l'épithélium de la première moitié de l'intestin grêle (fig. 5).

Sa surface est ornée de nombreuses files longitudinales d'épines cuticulaires dont les pointes sont à la fois orientées vers la face dorsale et dirigées vers la région caudale (fig. 5 F). A la moitié du corps, le nombre de ces files (36) sur une larve femelle du 4^e stade correspond déjà à celui observé par Desportes (30-36) sur ses jeunes spécimens mâles. L'œsophage est surmonté d'une capsule buccale. L'ébauche génitale s'est allongée et le vagin est différencié chez cette larve femelle.

Ses dimensions sont les suivantes : longueur 1.330 μ ; largeur 67 μ ; anneau nerveux, deirides et pore excréteur respectivement situés à 80, 100 et 110 μ de l'apex ; capsule buccale profonde de 3,2 μ ; longueurs respectives de l'œsophage, de l'intestin et de la queue : 180 μ , 1.025 μ et 115 μ ; longueur de l'ébauche génitale 80 μ ; ovéjecteur situé à 400 μ de l'apex.

3 larves femelles sont recueillies après 4 jours d'évolution chez le Lérot, elles ont la même localisation intestinale. La vulve différenciée en profondeur n'est pas encore percée.

Leurs dimensions sont les suivantes : longueur 1.625 μ ; largeur 85 μ ; anneau nerveux, deirides, pore excréteur situés respectivement à 90, 110 et 143 μ de l'apex ; capsule buccale profonde de 3,5 μ ; longueurs respectives de l'œsophage, de l'intestin et de la queue, 200 μ , 1.300 μ et 113 μ ; longueur de l'ébauche génitale femelle 225 μ .

Une larve mâle (3) est récoltée après 6 jours d'évolution chez le Lérot (fig. 5).

Ses dimensions sont : longueur 1.800 μ ; largeur 75 μ ; anneau nerveux, pore excréteur et deirides situés respectivement à 165 μ , 165 μ et 173 μ de l'apex ; capsule buccale (ou cheilostome) profonde 4 μ ; longueurs respectives de l'œsophage, de l'intestin et de la queue, 210 μ , 1.525 μ et 120 μ ; l'ébauche génitale débute à 1.030 μ de l'apex.

(3) La légère hypothermie des Lérots (29° C) durant une partie de la journée peut avoir ralenti la croissance de ce dernier stade larvaire par rapport à l'évolution normale du cycle en conditions estivales.

FIG. 5. — 4^e stade larvaire : A. larve ♀ du 4^e stade après 48 h d'évolution chez le Lérot, vue latérale ; B. détail des files d'épines cuticulaires à l'extrémité antérieure de cette larve, vue latérale droite ; C. ornementation cuticulaire au niveau vulvaire, vue latérale gauche ; D. extrémité caudale, vue latérale droite ; E. extrémité caudale d'une larve mâle (6 jours d'évolution chez l'hôte définitif), vue ventrale ; F. coupe transversale du corps au niveau vulvaire d'une larve de 4 jours. Les épines sont orientées vers la région dorsale du corps
A. éch. 100 μ. B., C., D., E. et F. éch. 50 μ

D. Ontogénèse des structures céphaliques.

— *Premier stade* (fig. 6 I). Le crochet subapical maintenu à sa base par un épaississement en forme de trident, rappelle par son développement celui observé sur les premiers stades de *Subulure*. Il paraît dorsal à la bouche et orienté vers la face

ventrale du corps. Il est entouré de 4 petites cupules qui sont peut-être les orifices de glandes céphaliques.

Les râpes cuticulaires présentes au niveau de la tête des larves du 1^{er} stade chez les Spirurides, sont absentes chez *Seuratium* et le sont également chez les premiers stades larvaires de *Subulure* et de *Rictulaire*.

— *Deuxième stade* (fig. 6 II). 9 jours d'évolution chez l'Insecte : l'ouverture et la cavité buccale sont arrondies (la bouche est subtriangulaire chez les seconds stades de *Subulures*, et ovale chez ceux de *Rictulaires*). La section devient triangulaire au niveau où le vestibule s'enfonce dans la lumière œsophagienne.

La bouche est entourée d'un cycle interne de 6 terminaisons, de 2 amphides et d'un cycle externe de 4 papilles doubles (fig. 6 II a).

— 14 jours : l'extrémité céphalique arrondie épaissit ses structures buccales. Les papilles du cycle labial interne sont plus marquées et les 4 labiales externes deviennent distinctes des 4 céphaliques (fig. 6 II b).

— *Troisième stade* (fig. 6 III). La cavité buccale est obturée par des formations labiales transitoires où aboutissent 6 terminaisons du cycle interne. Le fond de la cavité buccale est garni de 3 minuscules dents œsophagiennes.

L'apex porte 4 papilles labiales externes accolées aux 4 céphaliques et deux amphides.

— *Quatrième stade* (fig. 6 IV). Après 2 jours de développement chez le Rongeur, l'ouverture buccale est subtriangulaire. Elle se prolonge en profondeur par une capsule ou cheilostome aux parois internes ornées de fins replis verticaux et dont le fond est constitué de 3 dents œsophagiennes en pointe (fig. 6 IV a).

Les terminaisons nerveuses céphaliques ne se sont pas déplacées par rapport à celles du 3^e stade. Les quatre papilles labiales externes sont toutefois plus isolées des 4 céphaliques.

A ce stade d'évolution, cette vue apicale rappelle avec les files d'épines qui naissent en-dessous d'elles la physionomie céphalique des adultes d'*Echinonema cinctum* von Linstow, 1898 (cf. Inglis, 1967).

Les stades de 4 jours sont comparables ; par contre, celui âgé de 6 jours (fig. 6 IV c) présente des structures apicales plus différenciées. Le bord du cheilostome

FIG. 6. — *Ontogénèse des structures céphaliques de Seuratium cadaracyense*, Desportes, 1947 : I. Tête de larve du 1^{er} stade avec crochet cuticulaire, vues latérale et apicale. II. têtes de larves du 2^e stade : a) vues latérale et apicale d'une larve âgée de 9 jours ; b) vue apicale d'un second stade de 14 jours. III. tête d'une larve du 3^e stade successivement représentée en vues latérale, apicale au niveau de l'apex, au niveau des 3 dents œsophagiennes. IV. tête de larves du 4^e stade : a) vues latérale et apicale d'une larve après 2 jours d'évolution chez le Rongeur ; b) vues latérale et apicale après 4 jours d'évolution chez le Rongeur ; c) vues latérale, ventrale et apicale d'une larve âgée de 6 jours. V. détail de l'ouverture buccale du cheilostome d'une femelle gravide ; les 6 papilles du cycle labial interne sont réunies par des fins cordons d'ornementation cuticulaire I., II., III. et IV. éch. 20 μ . V. éch. 30 μ

est en effet denticulé. Il préfigure celui de l'adulte de *Seuratum* et évoque ceux des 4^e stades et des adultes de *Rictulariidae*. Le triangle de l'ouverture orale est incurvé sur chacun de ses côtés et donne à la bouche la forme d'un hexagone aplati.

L'ornementation péribucale de l'adulte est déjà discernable mais les 2 bourrelets latéraux ne sont pas encore marqués.

— *Adulte* (fig. 6 V). 23 denticules simples ou bispécies ornent la bordure orale du cheilostome. La bouche ovale est entourée d'un cycle labial interne de 6 papilles réunies entre elles par de minces cordons cuticulaires dont le dessin et la disposition rappellent ceux de certains *Rictulaires* holarctiques.

III. — COMPARAISON AVEC LE CYCLE DE *SEURATUM NGUYENVANII* Le Van Hoa, 1964.

Le cycle de *Seuratum cadarachense* Desportes, 1947 est comparable à celui de *S. nguyenvanii* Le Van Hoa, 1964 par sa rapidité d'évolution chez l'hôte intermédiaire et l'apparition précoce du 4^e stade chez l'hôte définitif.

Le séjour des larves du premier stade se prolonge dans la lumière intestinale de l'Insecte.

La croissance du second stade est importante puisque les larves doublent de taille chez *S. cadarachense* entre le 9^e et le 14^e jour du développement et Le Van Hoa, 1964-1966 note chez les seconds stades de *S. nguyenvanii* des dimensions allant de 470 à 1.370 μ .

Le cycle de *S. cadarachense* diffère de celui de *S. nguyenvanii* car l'encapsulation des larves dans la cavité générale est rare. Les larves au second et au troisième stades sont en effet surtout récoltées soit dans la paroi de l'intestin postérieur en arrière des tubes de Malpighi, soit libres entre ces tubes.

2 semaines à 27 °C sont nécessaires chez le Criquet à l'obtention des formes infestantes alors que chez *S. nguyenvanii* les larves sont au 3^e stade dès le 9^e jour. Il est possible toutefois que chez cette espèce le cycle ait été réalisé à une température supérieure à 27 °C.

IV. — AFFINITÉS AVEC LES CYCLES DE SUBULURES ET DE RICTULAIRES.

Nous comparons le cycle évolutif de *Seuratum cadarachense* à celui des Nématodes Subulures (*Ascaridida*) et Rictulaires (*Spirurida*) réalisé dans des conditions expérimentales identiques (température et hôte intermédiaire) sous le triple aspect :

- 1) de l'allure du développement (croissance larvaire et chronologie des mues).
- 2) de la localisation des larves (migration et territoires d'évolution des larves chez les 2 hôtes).
- 3) de la morphogénèse larvaire.

A. Comparaison entre les cycles de *Seuratum* et de Subulures.

1) ALLURE DU DÉVELOPPEMENT.

Elle est comparable chez *Seuratum* et chez les différents genres de *Subuluridae*.

— Chez l'hôte intermédiaire, la croissance larvaire des Subulures s'effectue essentiellement au cours du 2^e stade. La larve infestante est aussi une forme de résistance ; elle est obtenue chez le Criquet après 2 semaines à 27 °C avec *Primasubulura distans* (Rud, 1809) (observation personnelle), après 12 jours à 25 °C chez la Blatte, avec *P. jacchi* (Marcel, 1857) (cf. Chabaud et Larivière, 1955).

— Chez l'hôte définitif, l'apparition du 4^e stade de Subulure est également rapide. *Subulura williaminglisi* parasite de Rongeurs *Muridae* africains réalise sa 3^e mue entre le 2^e et le 4^e jour (Quentin, 1969). Le 4^e stade de *Subulura otolicni* (Van Beneden, 1890) est également obtenu 4 jours après l'infestation expérimentale de souris de laboratoire (Quentin et Tchepprakoff, 1969).

2) LOCALISATION LARVAIRE.

— Hôte intermédiaire. Nous avons constaté chez l'Insecte que le territoire au niveau duquel s'effectue la migration ou la localisation des larves au cours d'un cycle hétéroxène est constant dans une superfamille et quelquefois au sein d'une même famille de Nématodes (Quentin et Seureau *in litt.*).

Chez les *Subuluroidea* Chabaud, 1954, Barus et coll., 1967 ont remarqué que les larves d'*Allodapa* sont incluses dans de grosses capsules appendues à la paroi intestinale de l'Insecte. La réalisation de différents cycles de *Subuluridae*, *S. elongata* (Seurat, 1914), *S. otolicni* (Van Beneden, 1890), *S. williaminglisi* Quentin, 1965, *Primasubulura distans* (Rud, 1809) nous permet de préciser le territoire intestinal au niveau duquel se constituent les capsules. Il s'agit de la région du mésentéron (ventricule) située en avant du pylore. Chez *P. distans* certaines larves sont libérées dans l'hémocoel en raison de la fragilité de l'enveloppe des capsules et de la richesse du parasitisme.

— Hôte définitif. Les larves de *S. williaminglisi* migrent dans le caecum au cours des 6 premières heures qui suivent l'infestation.

3) MORPHOGÉNÈSE LARVAIRE.

La morphologie est comparable entre les larves de Subulures et celles de *Seuratum* jusqu'au début du second stade larvaire, les volumineuses glandes céphaliques du premier stade, la forme du crochet apical, l'absence de râpes cuticulaires, l'aspect de l'œsophage et celui de l'extrémité caudale sont identiques. La morphogénèse diffère dès l'apparition du 3^e stade larvaire par la formation chez les Subulures d'un appareil valvulaire à l'intérieur du bulbe et par des structures buccales et pharyngiennes plus complexes.

4) CONCLUSION.

En conclusion les cycles biologiques des *Subuluridae* et de *Seuratidae* sont comparables par la croissance larvaire et la chronologie des mues. Les localisations de leurs larves sont très proches.

— Chez l'Insecte, les larves de Subulures pénètrent et se développent dans la paroi du mésentéron, celles de *Seuratum* migrent et évoluent en partie en arrière des tubes de Malpighi dans la paroi de l'iléon.

— Chez l'hôte définitif, les larves de Subulures migrent rapidement vers le caecum. Celles de *Seuratum* s'enfoncent entre les villosités de la première moitié de l'intestin grêle.

Il existe donc un étroit parallélisme de développement entre ces deux familles. Les parentés phylogéniques semblent par contre diverger très tôt, car les structures céphaliques et œsophagiennes diffèrent dès le stade L2.

B. Comparaison entre les cycles de *Seuratum* et de Nématodes Rictulaires.

C'est avec les cycles évolutifs réalisés chez les Nématodes Rictulaires que la biologie et la morphogénèse des stades larvaires de *Seuratum cadarachense* présentent le plus d'affinités.

1) ALLURE DU DÉVELOPPEMENT.

Selon Chabaud, 1970 l'adaptation des Nématodes de Vertébrés à l'hôte intermédiaire est une acquisition progressive et il importe de distinguer chez l'hôte intermédiaire hébergeant les larves préinfestantes (L1, L2, début de L3) 3 types de développement :

a) un tronc commun où l'on trouve en montant l'échelle zoologique des *Cosmocercoidea* ; des larves libres saprophages ; des larves libres vivant sur leurs réserves nutritives ; des larves libres mais L3 pénètre chez un hôte intermédiaire qui assure la dissémination du stade infestant.

b) une lignée de type Ascaride où la première mue s'effectue dans l'œuf et où le second stade se spécialise en stade de transport.

c) une lignée de type Spiruride. La larve ne mue pas dans l'œuf, L2 est un stade de croissance. Dans cette lignée l'adaptation à l'hôte intermédiaire se fait progressivement. Au départ, la première mue a lieu encore dans l'œuf chez les Gnathostomes.

La première mue se réalise chez l'hôte intermédiaire mais L1 n'est pas franchement parasite et vit 7 à 10 jours dans le tube digestif de l'Insecte chez les formes primitives : *Oxyspirura* et *Seuratum*.

Le séjour prolongé des larves L1 de *Seuratum cadarachense* dans le milieu intestinal de l'Insecte (6 jours) et celui plus bref des larves L1 de Rictulaire (24 h) représentent donc dans la lignée Spiruride 2 phases successives de l'adaptation à l'hôte intermédiaire.

A la température de 25-27 °C, l'obtention rapide du stade infestant chez *Seuratum* l'est également chez les *Rictulariidae* :

— *Pterygodermatites coloradensis* (Hall, 1916) ; Oswald, 1958 observe la seconde mue entre le 12^e et le 13^e jours qui suivent l'infestation.

— *P. zygodontomis* (Quentin, 1967) ; la seconde mue débute le 12^e jour. A 14 jours, la larve est au 3^e stade.

— *P. taterilli* (Baylis, 1928) ; les larves infestantes sont obtenues chez l'Insecte maintenu à 11 jours à 28° C (Quentin, sous presse).

— *Rictularia proni* Seurat, 1915 ; le décollement de l'exuvie du 2^e stade s'ébauche le 11^e jour. Au 15^e jour, toutes les larves sont infestantes (Quentin sous presse).

Chez le Rongeur, nous avons mis en évidence au cours des différents cycles de Nématodes Rictulaires la brusque apparition du 4^e stade entre le 2^e et le 3^e jours qui suivent l'infestation. Cette mue extrêmement précoce est un phénomène remarquable car elle infléchit l'allure du développement. Celle-ci devient en effet différente de l'évolution des autres Spirurides de Rongeurs où le 3^e stade larvaire poursuit sa croissance chez l'hôte définitif jusqu'au 8^e jour chez *Mastophorus*, et au 10^e jour chez *Protospirura* ; elle s'identifie par contre à celle des espèces du genre *Seuratum* où le 4^e stade est observé 48 h après l'infestation.

2) LOCALISATION DES LARVES ET DES ADULTES.

— Hôte intermédiaire. Le territoire affecté par les migrations des larves des deux groupes est le même et correspond à la paroi de l'iléon. Les larves peuvent s'y encapsuler jusqu'au stade infestant comme *Pterygodermatites zygodontomis*, *P. desportesi*, *Rictularia proni* chez des Dermaptères et des Orthoptères, ou bien évoluer jusqu'au 3^e stade à la fois dans la paroi du proctodeum, ou libres dans l'hémocoel comme *Seuratum cadarachense* et *P. coloradensis*, Rictulaire parasite de Rongeurs néarctiques.

— Hôte définitif. Le développement des larves se poursuit dans l'épaisseur des villosités intestinales, dans les deux familles. Les adultes de *Rictulariidae* sont récoltés généralement au niveau du duodénum, les larves et les adultes de *Seuratum* se situent en arrière dans la première moitié de l'intestin grêle.

3) MORPHOGÉNÈSE LARVAIRE.

Au premier stade, la larve de *Seuratum cadarachense* est légèrement plus large que celle d'un Rictulaire, mais la longueur, la morphologie générale et l'organisation interne sont semblables. Au second et au 3^e stades, les larves sont difficiles à distinguer d'un groupe à l'autre.

Les larves infestantes chez chacun d'eux ont en commun une taille inférieure à 1 mm et sont au repos également contractées dans leur région dorsale. L'extrémité de la queue est pointue, sans bourgeon caudal et deux ailes latérales striées, incurvées vers la face dorsale parcourent le corps sur toute sa longueur.

Les valvules post-œsophagiennes sont visibles sur les larves de chaque groupe. De minuscules dents œsophagiennes sont plus marquées chez les Rictulaires que chez les *Seuratum*.

— A partir du 4^e stade l'ornementation cuticulaire diffère entre le genre *Seuratum* et les Rictulaires. Toutefois en coupe transversale, l'orientation ventro-dorsale des épines cuticulaires de *Seuratum* et des éléments pectinés des *Rictulariidae* est la même, l'ontogénèse des structures céphaliques est comparable. Plus discrète dans le genre *Seuratum* elle aboutit à la différenciation d'un cheilostome orné de denticules péribuccaux et entouré d'un cycle labial interne de 6 papilles toutes reliées entre elles chez *Seuratum cadarachense* par des cordons cuticulaires. Cette physionomie évoque la tête de certaines espèces de *Rictulariidae* néarctiques ou celle du 3^e stade de Rictulaires africains.

L'ontogénèse du cheilostome chez les Nématodes Rictulaires relaie ainsi celle du genre *Seuratum* vers une élaboration de structures céphaliques de plus en plus complexes.

4) CONCLUSION.

En conclusion l'analyse des divers éléments biologiques et morphogénétiques des cycles évolutifs de *Seuratum* et de *Rictulariidae* met en évidence une telle identité de caractères que celle-ci nous paraît résulter d'une étroite parenté phylogénique entre ces deux groupes taxinomiques.

— La chronologie des mues est en effet identique dans les deux groupes chez l'hôte intermédiaire et chez l'hôte définitif où la 3^e mue est extrêmement précoce. La croissance des larves est comparable au cours des différents stades.

— Chez l'Insecte, les larves de *Seuratum* et de *Rictulaire* migrent dans la paroi de l'iléon. Chez l'hôte définitif, elles poursuivent leur développement dans l'épaisseur des villosités intestinales.

— Au cours du développement, la morphologie et l'organisation interne des larves sont semblables jusqu'au 4^e stade. A partir du 4^e stade l'orientation ventro-dorsale des éléments cuticulaires est conservée.

Ces cycles évolutifs diffèrent cependant car le séjour des larves L1 dans la lumière intestinale de l'Insecte est prolongé chez *Seuratum* (6 jours), alors qu'il est plus bref (24 h) chez les Rictulaires. Ces biologies représentent dans la lignée Spiruride deux phases successives de l'adaptation à l'hôte intermédiaire et témoignent ainsi d'une succession phylogénique. Les positions zoologiques respectives des *Seuratidae* (plus primitifs) et des *Rictulariidae* (plus récents) sont en outre précisées par les différen-

ciations graduelles d'une famille à l'autre de l'œsophage et de la tête : l'ontogénèse du cheilostome de *Seuratum* est en effet complétée par celle des Nématodes Rictulaires dans l'élaboration des structures céphaliques de plus en plus complexes.

V. — SYSTEMATIQUE DE LA SUPERFAMILLE DES *SEURATOIDEA*.

A. Conception phylogénique de Chabaud & coll. 1959

En 1959, Chabaud, Campana et Brygoo, 1959 proposent de rassembler dans une nouvelle superfamille d'*Ascaridina* : les *Seuratoidea*, un certain nombre de genres dispersés dans des familles variées et qui ont pour point commun une morphologie intermédiaire entre celle des *Cosmoceroidea* et celle des *Spirurida*.

Dans cette superfamille des *Seuratoidea* Chabaud et coll., 1960 divisent la famille des *Seuratidae* Hall, 1916, en 7 sous-familles :

a) *Seuratinae* Hall, 1916 : genres *Seuratum* Hall, 1916, *Skrjabinura* Gnédina, 1933 (= *Seuratinema* Johnston & Mawson, 1941), (?) *Denticulospirura* Johnston & Mawson, 1941 et (?), *Rictularina* Johnston & Mawson, 1941.

b) *Schneidernematinae* Freitas, 1956 : genres *Schneidernema* Travassos, 1927 et *Morgascaridia* Inglis, 1958.

c) *Skrjabinelaziinae* Chabaud, Campana & Brygoo, 1959 : genre *Skjabinelazia* Sypliaxova, 1930.

d) *Gendriinae* Chabaud, Campana & Brygoo, 1959 : genres *Gendria* Baylis, 1930, *Paragendria* Baylis, 1939 et *Buckleynema* Ali & Singh, 1954.

e) *Pinginae* (Hsü, 1933 fam.) (= *Haplonematidae* Sudarikov & Ryjikov, 1952) : genres *Pingus* Hsü, 1933, *Cottocomephoronema* Layman, 1933 et *Haplonema* Ward & Magath, 1916.

f) *Quimperinae* Gendre, 1928 : genres *Quimperia* Gendre 1926, *Paraquimperia* Baylis, 1934, *Ichtyobronema* Gnédina & Savina, 1930, et (?) *Paraseuratum* Johnston & Mawson, 1948.

g) *Omeiinae* Sobolev, 1949 : genre *Omeia* Hsü, 1933.

Les *Seuratoidea* forment ainsi un groupe de transition entre les *Ascaridina* et les *Spirurida* les plus primitifs.

La famille des *Cucullanidae* Cobbold, 1864 dans la conception de Chabaud et coll. 1959 appartient aux *Spirurida*, mais elle est placée à la limite extrême entre les *Spirurida* et les *Ascaridina*.

Elle est d'ailleurs incorporée presque simultanément dans les *Seuratoidea* à la fois par Inglis, 1967, Le Van Hoa et Pham Ngoc Khue, 1967 (b) (4).

B. Biologie des genres *Seuratum* Hall, 1916 et *Cucullanus* Mueller, 1777.

Création de la sous-famille des *Campanarouetinae*.

La biologie essentielle à la compréhension phylogénique du groupe est élucidée dans les genres *Seuratum* et *Cucullanus*.

Le Van Hoa, 1964 décrit une nouvelle espèce *Seuratum nguyenvanaii* parasite de la Musaraigne du Sud Viet-Nam. Il démontre l'hétéroxénie du cycle qu'il précise en 1966 par la description des trois premiers stades larvaires chez la Blatte et l'obtention rapide du 4^e stade chez l'hôte définitif.

Le Van Hoa et Pham Ngoc Khue, 1967 (a) réalisent le cycle monoxène de *Cucullanus chabaudi*.

Les mêmes auteurs, 1967 (b) décrivent un nouveau Nématode « *Campanarouetia campanarouetae* n. g., n. sp. » dont la morphologie est tout à fait intermédiaire entre celle des *Seuratidae* et celle des *Cucullanidae*. Ils créent pour cette nouvelle espèce la sous-famille des *Campanarouetinae*.

C. Conceptions systématiques actuellement admises.

Deux conceptions systématiques sont actuellement admises.

1) Inglis, 1967 considère que les *Seuratoidea* forment un groupe systématique valide. Il mentionne toutefois une objection : les structures céphaliques de certains *Seuratidae* présentent une ouverture buccale avec deux lèvres montrant ainsi des affinités marquées avec les *Spirurides* ; les espèces du genre *Seuratum* en particulier possèdent, selon Inglis, deux formations labiales latérales.

Inglis adopte néanmoins la conception de Chabaud et coll., 1959 et rattache l'ensemble du groupe aux *Ascaridida* en raison de la morphologie de l'œsophage simple non divisé en deux portions musculaire et glandulaire, de la disposition des papilles caudales chez le mâle, de la forme de la larve. En outre la localisation intestinale de l'adulte est caractéristique des *Ascaridida*, elle est en effet habituellement stomacale chez les *Spirurida*.

(4) Le Van Hoa et Pham Ngoc Khue, 1967 (b) ont à juste raison, selon les règles de la nomenclature internationale, donné à la superfamille la nouvelle appellation de *Cucullanoidea* (Le taxon supragénérique *Cucullanidae* Cobbold, 1864, est en effet plus ancien que *Seuratinae* Hall, 1916).

Inglis, 1967, utilise le terme initial de *Seuratoidea* pour désigner la superfamille créée par Chabaud et coll.

Nous préférons conserver l'appellation *Seuratoidea* telle qu'elle est utilisée par Inglis, afin d'éviter toute confusion dans l'interprétation de la superfamille conçue par Chabaud et coll.

Comme dans d'autres groupes de Nématodes l'application trop stricte des règles de la nomenclature pourrait conduire à des confusions ; l'appellation *Cucullanoidea* est en effet utilisée par Ivashkin, 1962, pour désigner une superfamille réduite aux *Cucullanidae*.

La superfamille des *Seuratoidea* comprend donc selon Inglis, 1967 les familles suivantes :

- a) famille des *Seuratidae* Hall, 1916 (*Seuratinae* et *Skrjabinelaziinae*) ;
- b) famille des *Schneidernematidae* Freitas, 1956 (*Schneidernematinae* et *Echinoneminae* Inglis, 1967) ;
- c) famille des *Quimperiidae* Gendre, 1928 (*Quimperiinae* Gendre, 1928 (5) *Gendriinae* et *Omeiinae*) ;
- d) famille des *Cucullanidae*.

Les transitions des *Seuratoidea* avec les autres groupes systématiques sont conçues par Inglis entre les *Seuratidae* et les *Spiruroidea*, entre les *Schneidernematidae* et l'ensemble *Subuluroidea*, *Heterakoidea*, *Ascaridoidea*, entre les *Omeiinae* et l'ensemble *Cosmocercoidea* et *Heterakoidea*, enfin entre les *Cucullanidae* et les *Physalopteroidea*.

2) Cette conception n'est pas partagée par Skrjabin et Ivashkin, 1968 qui invalident la superfamille des *Seuratoidea* telle qu'elle est conçue par Chabaud et coll., 1959. L'éclatement de ce groupe entraîne les répartitions taxinomiques suivantes :

- a) Les familles des *Cucullanidae*, des *Quimperiidae* sont avec celle des *Campanarougetidae* (*Campanarougetinae* Le Van Hoa et Pham-Ngoc-Khue, 1967 élevée au rang de famille) transférées dans le sous-ordre des *Cucullanata* Skrjabin & Ivashkin, 1968 ;
- b) celle des *Seuratidae* (*Seuratinae* plus *Skrjabinelaziinae*) est incorporée aux *Thelazioidea* à l'intérieur des *Spirurata* ;
- c) la famille des *Schneidernematinae* est transférée dans les *Ascaridoidea* *Ascaridata* ;
- d) enfin la sous-famille des *Echinoneminae* et celle des *Inglisonematinæ* Mawson, 1968 sont classées dans les *Oxyurata*.

La transition entre les *Ascaridata* et les *Spirurata* n'est admise par Skrjabin et Ivashkin qu'au niveau des *Cucullanata*.

D. Modification proposée.

Cette dernière conception nuit à la compréhension phylogénique des Nématodes *Ascaridida* et *Spirurida* car elle répartit dans différents sous-ordres les éléments de la superfamille des *Seuratoidea* selon les tendances évolutives indiquées par Inglis, 1967.

Ce cloisonnement détruit par conséquent l'intérêt zoologique de cet ensemble où chaque cycle biologique a une importance évolutive.

Il conduit au transfert de sous-familles à l'intérieur de sous-ordres où elles sont étrangères. Ainsi les *Echinoneminae* classés parmi les *Oxyurata* appartiennent déjà selon nous à la lignée *Spiruride*.

(5) La sous-famille des *Quimperiinae* sensu Inglis, 1967, incorpore les genres *Pingus*, *Cottocomephoronema*, *Haploneuma* réunis par Chabaud et coll. dans les *Pinginae* (Hsü, 1933 fam.).

● C'est pourquoi nous préférons conserver l'intégrité de la superfamille des *Seuratoidea* telle qu'elle est conçue par Inglis en apportant toutefois une modification dans la classification.

— La sous-famille des *Echinoneminae* Inglis, 1967 (genre *Echinonema* Linstow, 1898) est retirée de la famille des *Schneideriidae* Freitas, 1956 pour être transférée dans celle des *Seuratidae* Hall, 1916.

Nous rapprochons en effet les *Echinoneminae* des *Seuratinae* en raison de la recapitulation ontogénique apparue au cours du cycle de *Seuratum* et parce que les genres *Echinonema* et *Seuratum* ont en commun certains caractères génitaux (absence de ventouse précloacale chez le mâle, œufs embryonnés *in utero* chez la femelle) et cuticulaires (files d'épines longitudinales), absents chez les genres *Schneideriema* et *Morgascaridia* (*Schneideriidae*).

● Nous précisons la transition suggérée par Inglis entre la famille des *Seuratidae* et la superfamille des *Spiruroidea* par la continuité phylogénique directe qui unit la famille des *Seuratidae* (*Seuratoidea Ascaridina*) à celle des *Rictulariidae* (*Spirurida*).

VI. — SPECTRE D'HÔTES DE LA FAMILLE DES SEURATIDAE. CONCLUSION.

La famille des *Seuratidae* est représentée actuellement par 5 genres :

Skrjabinelazia. Deux espèces *S. taurica* Sypliakova, 1930 et *S. hoffmani* Li, 1934 sont parasites de Reptiles de Crimée et de Chine.

Skrjabinura. Une espèce *S. spiralis* Gniedina, 1933 est parasite d'Oiseau de Russie.

Trois espèces, *S. brevicaudatum* Johnston et Mawson, 1941 ; *S. magnum* Johnston et Mawson, 1941 ; *S. pomatostomi* Johnston et Mawson, 1941 sont parasites d'Oiseaux d'Australie. Une espèce, *S. petterae* Vassiliadès, 1970 est parasite d'Oiseaux Malgaches.

Rictularina. *R. spinosa* Johnston et Mawson, 1941 est parasite d'Oiseaux d'Australie.

Echinonema. L'espèce *E. cinctum* von Linstow, 1898 est parasite de Marsupiaux australiens.

Seuratum. Ce genre compte actuellement 6 espèces. Trois sont parasites de Cheiroptères paléarctiques, néarctiques et éthiopiens. Ce sont respectivement : *S. mucronatum* (Rud, 1809), *S. cancellatum* Chitwood, 1938 et *S. congolense* Sandground, 1937. Deux sont parasites de Rongeurs archaïques paléarctiques. Ce sont : *S. tacapense* (Seurat, 1915) parasite d'un Sciuromorphe *Ctenodactylidae* d'Afrique du Nord et *S. cadarachense* Desportes, 1947 parasite de Myomorphe *Gliridae*. Une, *S. nguyen-vanaii*, est parasite d'un Insectivore du genre *Suncus* du Sud Viet-Nam.

Les apparitions paléontologiques des hôtes se sont échelonnées au Secondaire (Reptiles, Oiseaux), au Paléocène (Marsupiaux) et à l'Eocène (Rongeurs *Gliridae* et *Ctenodactylidae*). Les rangées d'épines cuticulaires apparues avec le genre *Rictularina* sont conservées dans les genres *Echinonema* et *Seuratum*.

Les éléments pectinés des *Rictulariidae* sont regroupés en 2 files subventrales. Ils peuvent être interprétés comme une mutation dans la morphologie de l'adulte car les caractères biologiques larvaires et l'ontogénèse du cheilostome établissent en effet une étroite parenté entre *Seuratum* et *Rictulariidae*. Dans cette dernière famille les formes les plus primitives parasitent des Rongeurs holarctiques dont la plus lointaine apparition paléontologique remonte à l'oligocène.

L'existence d'une continuité phylogénique *Seuratidae-Rictulariidae* est donc compatible avec la notion d'une seule lignée parasitaire évoluant chez des Vertébrés terrestres aux différentes époques géologiques.

Bibliographie

Nous renvoyons à la publication d'Inglis, 1967 pour le détail des références concernant la systématique des *Seuratoidea*.

- BARUS (V.), BUSA (V.), RYSAVY (B.) & LORENZO-HERNANDEZ (N.), 1967. — Distribución del Nematodo *Subulura suctorica* (Molin, 1860) en Cuba y observaciones de su ciclo evolutivo. *Poeyana. Inst. Biol.*, sér. A, 48, pp. 1-11, fig. 1-2, tab. 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), pp. 42-88, fig. 1-120 ; (3), pp. 206-249, fig. 21-46 ; (4), pp. 358-425, fig. 47-52.
- , 1970. — Adaptation hôte-parasite chez les Nématodes de Vertébrés. Evolution du phénomène. 2^e Congrès International de Parasitologie. Washington.
- , CAMPANA-ROUGET (Y.) & BRYGOO (E.-R.), 1959. — « Les Nématodes *Seuratoidea* nov. sup. fam. et l'origine des *Spirurida* ». *C.R. Acad. Sc. Paris*, 248, pp. 1449-1451.
- , —, —, 1960. — Les Nématodes *Seuratoidea*. *Ann. Parasit. Hum. & Comp.*, 35 (3), pp. 316-346, fig. 1-17.
- DESPORTES (C.), 1947. — Sur les caractères spécifiques d'une nouvelle espèce de *Cucullanidae*, *Seuratum cadarachense* n. sp., de l'intestin du Lérot (*Eliomys quercinus* L.). *Ann. Parasit. Hum. & Comp.*, 22 (1-2), pp. 42-52, fig. 1-2.
- INGLIS (W. G.), 1967. — The relationships of the Nematode Superfamily *Seuratoidea*. *J. Helminth.*, 41 (2-3), pp. 115-136, fig. 1-12.
- LE VAN HOA, 1964. — Etude d'une nouvelle espèce de *Seuratidae*, *Seuratum nguyenvanaii* n. sp., dans l'intestin de la Musaraigne (*Suncus murinus*) au Sud Viet-Nam. *Bull. Soc. Path. Exot.*, 57 (1), pp. 138-150, fig. 1-4.
- , 1966. — Cycle évolutif de *Seuratum nguyenvanaii* Le Van Hoa, 1964, parasite de la Musaraigne, *Suncus murinus* (L.) au Viet-Nam. (Note préliminaire). *Ibid.*, 59 (1), pp. 124-128, fig. A-J.
- , PHAM NGOC KHUE, 1967 (a). — Morphologie et cycle évolutif de *Cucullanus chabaui* n. sp., parasite de Poissons, *Pangasius pangasius* H. B. (P. Buchanani) du Sud Viet-Nam. Note préliminaire. *Ibid.*, 60 (3), pp. 315-318, fig. A-H.

- , —, 1967 (b). — Relation entre les *Seuratoidea* et les *Cucullanidae* par l'intermédiaire d'un nouveau Nématode, *Campanarougetia campanarougetae* n. g., n. sp., parasite des Anguilles du Sud Viet-Nam. *Ibid.*, 60 (4), pp. 393-398.
- MAWSON (P. M.), 1968. — *Inglisonema typos* gen. nov., sp. nov., (*Nematoda: Seuratoidea Inglisonematinae*, subfam. nov.) from an Australian bird. *Parasitology*, 58 (1), pp. 71-73, fig. 1-8.
- OSWALD (V. H.), 1958. — Studies on *Rictularia coloradensis* Hall, 1916 (*Nematoda: Thelaziidae* I. Larval development in the intermediate host. *Trans. Amer. Micros. Soc.*, 77 (3), pp. 229-240, fig. 1-13.
- QUENTIN (J. C.), 1969. — Essai de classification des Nématodes Rictulaires. *Mem. Mus. Nat. Hist. Nat.*, nlle sér., sér. A. Zool., 54 (2), pp. 55-115, fig. 1-27.
- , 1969. — Cycle biologique de *Pterygodermatites desportesii* (Chabaud et Rousselot, 1956) *Nematoda Rictulariidae*. *Ann. Parasit. Hum. & Comp.*, 44 (1), pp. 47-58, fig. 1-6.
- , 1969. — Cycle biologique de *Subulura williaminglii* Quentin, 1965. Ontogénèse des structures céphaliques. Valeur phylogénétique de ce caractère dans la classification des Nématodes *Subuluridae*. *Ibid.*, 44 (4), pp. 451-484, fig. 1-7.
- , 1969. — Cycle biologique de *Protopirura muricola* Geddes, 1916 *Nematoda Spiruridae*. *Ibid.*, 44 (4), pp. 485-504, fig. 1-8.
- , 1970. — Cycle biologique de *Rictularia pruni* Seurat, 1915, *Nematoda Rictulariidae*. Ontogénèse des structures céphaliques. *Ibid.*, 45 (1), pp. 89-103, 2 photos, 5 fig.
- , — Cycle biologique de *Pterygodermatites (Mesopectines) taterilli* (Baylis 1928) *Nematoda Rictulariidae*. *Ibid.*, 45 (5), pp. 629-635, fig. 1-2.
- , & TCHEPRAKOFF (R.), 1969. — Cycle biologique de *Subulura otolicni* (Van Beneden, 1890). *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 41 (2), pp. 571-578, fig. 1-4.
- SKRJABIN (K. I.) & IVASHKIN (V. M.), 1968. — Evolution des Nématodes de la sous-classe des *Secernentea* dans leurs aspects écologiques. *Trud. Gel'm. Lab. Acad. Sc. URSS.*, 19, pp. 169-185, fig. 1-3.
- , —, 1968. — Retrait de la superfamille des *Seuratoidea* Chabaud, Campana-Rouget & Brygoo, 1959, de la classification des Nématodes. *Bull. Acad. Sc. URSS, sér. biol.*, 6, pp. 789-792 (en Russe. Résumé en Anglais, p. 792).
- VASSILIADIS (G.). — Nématodes parasites d'Oiseaux Malgaches. *Ann. Parasit. Hum. Comp.* (Sous presse).
-