Cycle Evolutif de l'*Heterakidae* *Strongyluris brevicaudata* (Nematoda).

Mise en évidence de deux mues dans l'œuf.

par Odile BAIN

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

Il est actuellement admis que les larves des *Heterakidae*, comme celles des *Ascaridoidea*, éclosent au 2^e stade qui constitue le stade infestant.

L'étude du cycle de l'*Heterakidae*, *Strongyluris brevicaudata* Mueller, 1849, parasite d'un Reptile, montre que deux mues sont effectuées dans l'œuf. L'analyse des cycles d'*Heterakidae* connus permet, à notre avis, de conclure que dans cette famille les larves éclosent au 3^e stade. Le passage chez l'hôte intermédiaire est facultatif. La biologie des *Heterakidae* présente des affinités avec celle des *Kathlaniidae*.

Summary

Life-cycle of *Strongyluris brevicaudata* (Nematoda, *Heterakidae*), evidence of two ecdyses inside the egg.

It is assumed by now that the larvae of *Heterakidae* like those of the *Ascaridoidea* are hatching during the second stage which is considered as the infective stage.

The study of the life cycle of the *Heterakidae* *Strongyluris brevicaudata* Mueller, 1849, parasite of a reptile, has demonstrated that two ecdyses are taking place inside the egg. A close analysis of the previously studied *Heterakidae* life cycles enabled the author to state that the larvae are hatching at the third stage in this family. The transfer to the intermediate host is facultative. The biology of the *Heterakidae* displays some affinities with this of the *Kathlaniidae*.

Introduction.

Une mue a été fréquemment observée dans l'œuf de divers *Heterakoidea* ; il est donc admis que les larves de cette superfamille, comme celles des *Ascaridoidea*, éclosent au 2^e stade.

L'étude du cycle de *Strongyluris brevicaudata* Mueller, 1849, parasite de Reptile, montre que, chez cette espèce, deux mues sont effectuées dans l'œuf et deux chez le Reptile hôte. Ce phénomène a pu être généralisé à toute la famille des Heterakidae car l'analyse des cycles actuellement connus révèle régulièrement une imprécision au sujet des 3 mues que les auteurs croient observer chez l'hôte Vertébré (1).

ORIGINE DU MATÉRIEL.

Hôte : *Agama agama*.

Localité : Bobodioulasso (Haute-Volta).

Nous avons récolté de nombreux agames et des séries d'autres spécimens nous sont parvenues grâce à l'obligeance de MM. Philippon et Hamon (O.R.S.T.O.M., Centre Muraz, Bobodioulasso).

Tous les agames de taille adulte renferment dans la dilatation antérieure du rectum de très nombreux *Heterakidae* ♂ et ♀, appartenant à l'espèce *Strongyluris brevicaudata* (2) Mueller, 1894.

I. Les mues dans l'œuf.

Après dissection, les utérus des femelles sont placés dans l'eau du robinet à 23°.

Vers le 12^e jour, la larve est formée et immobile ; elle est longue de 250 à 270 μ et large de 12 μ ; la tête est arrondie et plus étroite que le reste du corps ; l'œsophage n'est pas très distinct mais le bulbe non valvulé est reconnaissable ; l'intestin est chargé de réserves et se termine par un rectum court ; la plupart des larves sont en mue et sur certains spécimens 2 exuvies emboîtées sont nettement visibles (fig. 1 A).

Vers le 21^e jour, la larve est mobile dans l'œuf (fig. 1 B) ; ce jeune 3^e stade mesure 250 à 315 μ de long et 14 à 17 μ de large. Il reste généralement dans l'œuf. Cette larve est fine et transparente ; la région moyenne du corps renferme des réserves.

(1) Il semble également que les *Ascaridiidae* effectuent seulement deux mues chez l'hôte vertébré.

(2) L'observation des spécimens permet d'apporter une rectification à la description des papilles caudales du ♂ ; la 3^e paire de papilles postcloacales submédianes est dédoublée ; il existe donc dix paires de papilles caudales plus une paire de phasmides pédonculées situées près de la paire n° 8 (fig. 5 H) (les papilles sont numérotées selon le plan établi par Chabaud et Petter en 1961). En outre, la lèvre ventrale du cloaque a un bord denticulé. La description de la région buccale est précisée : les 3 lèvres sont très charnues, à face externe fortement bombée ; leur bord interne est formé par une lame cuticulaire triangulaire ; à la base de la lame se trouvent 2 papilles du cycle interne (fig. 6, Vc) ; les 8 papilles du cycle externe et les amphides forment de faibles reliefs arrondis. Il existe à la base des lèvres un système d'accrochage qui assure leur cohésion ; il est constitué par 6 languettes labiales latérales se chevauchant 2 par 2 (fig. 6, V). La face interne de chaque lèvre est soutenue par une armature cuticulaire en forme de V renversé ; elle est denticulée ; à l'apex de chaque V, il existe une à 3 dents plus développées (fig. 6, Vb).

FIG. 1. — A : larve extraite d'un œuf, le 12^e jour, avec mues I et II visibles dans la région caudale. B : œuf renfermant une larve mûre. C : larve infestante à l'éclosion. D : larve enkystée dans le thorax de *Culex. sp.*, 17 jours après l'infestation (éch. 50 μ)

ves lipidiques. La tête porte une forte pointe cuticulaire ventrale ; la cuticule céphalique forme une dizaine de replis transversaux ; l'œsophage débute par un pharynx ; le bulbe n'a pas de clapets ; l'isthme est bien visible ; le corpus présente 2 renflements de part et d'autre de l'anneau nerveux ; le pore excréteur est en avant du bulbe ; l'intestin est mince et contient de petites goutettes lipidiques espacées ; la queue est effilée et présente un rétrécissement subterminal (fig. 1 C).

Dimensions d'un 3^e stade larvaire à l'éclosion (spécimen figuré) : larve longue de 312 μ et large de 17 μ ; anneau nerveux, pore excréteur et ébauche génitale respectivement à 65 μ , 85 μ et 190 μ de l'apex ; œsophage long de 112 μ et bulbe haut de 17 μ ; queue longue de 53 μ .

II. Résultats des infestations expérimentales de divers animaux et des autopsies de jeunes Agames naturellement infestés.

Des Invertébrés (Moustiques et Blattes) et des Vertébrés (Lézards de France et Agames) ont été infestés expérimentalement par voie buccale avec les cultures d'œufs 38 NN, 61 JJ, 1 016 JJ, 738 JA.

A. INVERTÉBRÉS :

Trois Blattes africaines, non déterminées (11 JJ et 160 JJ) : une est disséquée le 1^{er} jour ; des œufs sont retrouvés dans le tube digestif ; une autre est disséquée au bout de 8 jours ; 4 larves mobiles sont trouvées dans la cavité générale ; ces larves ont la taille et l'aspect des larves à l'éclosion ; chez la troisième disséquée le 30^e jour aucune larve n'est retrouvée.

11 *Blatta germanica* (réparties dans les n^{os} 5 JJ, 140 JJ, 190 JJ, 250 JJ) : sur 2 spécimens disséqués au bout de 8 jours, un seul présente des larves mobiles dans la cavité générale ; chez les autres Blattes disséquées à 14 jours, 22 jours et 25 jours, aucune larve n'a été trouvée.

Plusieurs *Culex* sp. (246 JJ et 251 JJ) sont placés un jour dans une culture d'œufs ; par suite d'une forte mortalité 2 spécimens seulement sont disséqués. Le 1^{er}, disséqué au bout de 8 jours, présente une dizaine de larves très mobiles dans la cavité générale ; le 2^e spécimen, devenu adulte, est disséqué le 17^e jour ; il présente 5 larves saines mais presque immobiles et lovées sur elles-mêmes, situées dans le thorax (fig. 1 D) ; elles sont emprisonnées dans un kyste à paroi mince, rempli de globules graisseux ; elles sont identiques aux larves III fraîchement écloses et n'ont pas grandi (le spécimen figuré mesure 293 μ de long).

B. VERTÉBRÉS :

Lacerta muralis : le spécimen 1 094 JJ est infesté par voie orale avec des œufs ; il est autopsié le 22^e jour ; il présente un très grand nombre de larves dans l'estomac, l'intestin et la cavité générale et 2 larves dans les poumons ; toutes les larves sont au 3^e stade ; elles se sont allongées mais très inégalement quelque soit l'organe infesté ; les larves les plus grandes mesurent 1,9 mm (dans les poumons, la plus grande larve mesure 1,32 mm), après la dissection, les larves les plus petites sont ingérées à

nouveau par un deuxième lézard (1 096 JJ) qui est disséqué 32 jours plus tard ; 6 stades III sont récoltés dans les poumons, 7 dans la cavité générale et 1 dans l'estomac ; ces larves ont à peine grandi et mesurent 480 à 540 μ .

Agama agama : 6 jeunes agames récoltés à Bobodioulasso reçoivent par voie buccale de nombreux œufs.

237 JA est autopsié le 24^e jour ; l'estomac et l'intestin renferment une dizaine de stades III, atteignant au maximum 1 500 μ ; la cavité générale renferme un grand nombre (60 environ) de stades III, longs de 1 500 μ ; quelques stades III de même taille sont trouvés dans les poumons. En outre, une larve en mue IV est trouvée dans la cavité générale ; elle ne peut provenir que d'une infestation naturelle.

721 JA est autopsié le 53^e jour ; l'estomac et l'intestin renferment un stade IV long de 5 900 μ et 4 stades III longs de 2 100 μ à 2 300 μ (un de ces spécimens est en mue III) ; la cavité générale renferme 10 stades IV, dont le plus grand mesure 8 600 μ de long, et 32 stades III ; les poumons renferment 1 stade IV ♀ long de 8 300 μ .

740 JA est autopsié le 64^e jour ; un seul stade IV en mue IV est trouvé dans la cavité générale.

741 JA est autopsié le 64^e jour ; 1 stade III et un stade IV sont trouvés dans la cavité générale.

739 JA et 742 JA autopsiés à la même date sont négatifs.

En outre, 2 très jeunes Agames sont disséqués juste après leur capture sans avoir reçu d'œufs de la culture.

Chez 262 JJ, une larve au stade III longue de 1 200 μ est trouvée dans la cavité générale. Chez 261 JJ, une larve ♂ en mue IV longue de 8,85 mm est récoltée dans l'estomac.

III. Etude morphologique des larves.

Nous avons décrit ci-dessus la larve dans l'œuf (stade I, mues I et II et stade III). Nous décrivons maintenant les larves au cours de leur développement chez l'hôte vertébré.

Stade III. Durant ce stade, la larve grandit 6 à 7 fois pour atteindre 2 200 μ à 2 400 μ de long à la mue III ; l'appareil excréteur devient volumineux et glandulaire.

Description d'un stade III long de 1 400 μ [récolté le 22^e jour chez 1 094 JJ (fig. 2 A à D)] : larve bien mobile, avec région moyenne du corps assez sombre car l'intestin est chargé de réserves ; 2 ailes latérales commencent au niveau de l'anneau nerveux et se terminent au rectum ; deirides non visibles. La tête porte une dent ventrale épaisse dont la base s'élargit pour former un épais repli cuticulaire buccal en forme de croissant (dorsalement ce rebord buccal est mince) ; la bouche est hexagonale ; les papilles au nombre de 4 sont saillantes, arrondies, avec un filet nerveux central ; l'écartement des papilles dorsales est plus grand que celui des papilles ventrales (fig. 6, III). L'œsophage comprend un bulbe non valvulé, un isthme

et un corpus qui présente encore les deux renflements observés chez la larve à l'éclosion et une portion pharyngée. Le pore excréteur a une position assez variable dans la région du bulbe ou au début de l'intestin ; l'appareil excréteur est volumineux et glandulaire ; le noyau de la cellule excrétrice est vésiculeux ; le conduit excréteur est long, bordé d'une ou deux petites cellules ; les canaux collecteurs latéraux sont entourés dans la région proximale par un épais cytoplasme grenu (fig. 2 B et D). Dans la région de la jonction œsophage-intestin, il existe 2 très gros noyaux pariétaux, latéraux, symétriques, souvent entourés par un cytoplasme finement ponctué, dont le rôle n'est pas élucidé. L'intestin est comprimé à sa base par la cellule excrétrice. Les 3 grosses cellules rectales sont bien visibles et la région distale du rectum est constituée par un cytoplasme plurinucléé. L'ébauche génitale est située au début de la deuxième moitié de l'intestin et formée par un massif cellulaire ovoïde. La queue est effilée avec un rétrécissement subterminal comme chez la larve à l'éclosion, les phasmides ne sont pas visibles.

Dimensions : corps long de 1.400 μ , large de 72 μ ; ailes latérales débutant à 230 μ de l'apex et se terminant à la hauteur de l'anus ; anneau nerveux et pore excréteur situés respectivement à 152 μ et 250 μ de l'apex ; canal excréteur long de 86 μ ; œsophage long de 310 μ avec portion pharyngée longue de 50 μ et bulbe long de 24 μ ; rectum long de 60 μ ; queue longue de 115 μ ; ébauche génitale longue de 30 μ située à 1.050 μ de l'extrémité antérieure.

Mue III. Elle a été observée sur un spécimen long de 2 200 μ , le 53^e jour (chez 721 JA).

Description d'une larve en mue III (fig. 6, III, à droite) : l'intestin est très riche en réserves et apparaît noir. L'ébauche génitale est déjà bien développée ; elle comprend un massif impair suivi de 2 cordons pleins divergeants, l'ensemble mesurant 77 μ de long (fig. 2 E).

Dimensions d'une larve en mue III : corps long de 2 200 μ , œsophage long de 560 μ ; queue longue de 160 μ .

Stade IV. Durant ce stade, la longueur de la larve augmente environ 4 fois pour atteindre 8 à 9 mm à la mue IV ; les ébauches génitales se développent ; les sexes se différencient.

Description d'une larve de 3 225 μ (récoltée le 53^e jour chez 721 JA (fig. III, A à E). La tête a une surface plane, rehaussée seulement dans les angles par 4 grosses papilles saillantes, présentant un épais filet nerveux ; les amphides sont un peu moins grandes que les papilles ; la bouche est hexagonale ; elle est suivie par une

FIG. 2. — A à E : larve au 3^e stade chez le Lézard, 22 jours après l'infestation. A : région antérieure, vue latérale. B : région de la cellule excrétrice et des 2 grosses cellules pariétales particulières, vue ventrale. C : région caudale, vue latérale. D : appareil excréteur, vue ventrale. E : ébauche génitale. F et G : région caudale de la larve IV juste après la mue III, chez un Agame, 53 jours après l'infestation

(A, B, C, F : éch. 100 μ . — D, E, G : éch. 50 μ)

FIG. 3. — Larves au 4^e stade, chez un Agame 53 jours après l'infestation. A : région antérieure d'une larve ♀ longue de 3.225 μ , vue latérale. B : *idem*, vue médiane montrant les déirides. C : *idem*, ébauche génitale. D : *idem*, région caudale, vue ventrale. E et F : région caudale d'une larve longue de 2.700 μ . G, H, I : larve longue de 5.900 μ . G : bulbe, vue dorsale. H : ornementation cuticulaire. I : extrémité caudale

(A et C : éch. 150 μ . — B, D, E et H : éch. 100 μ . — G, F et I : éch. 20 μ)

très courte cavité buccale triangulaire qui est fermée à la base par 3 faibles dents pharyngiennes (fig. 6, IV, en haut). La cuticule du corps est lisse. Les deux ailes latérales commencent à la hauteur de l'anneau nerveux et finissent au niveau de l'anus. Les deirides sont formées par deux fortes pointes cuticulaires situées à la hauteur du bulbe (fig. 3 B). L'œsophage comprend une portion pharyngée bien distincte, une portion cylindrique et un bulbe piriforme; celui-ci présente deux axes cuticulaires dans la partie proximale et une ébauche de musculature rayonnante à sa base. La structure glandulaire de l'appareil excréteur reste bien visible, le pore excréteur est généralement un peu en avant du bulbe; les gros noyaux pariétaux observés chez la larve III ne sont pas visibles. L'intestin est mince dans la région antérieure; la paroi du rectum est épaisse. La queue se termine par une pointe ornée de replis cuticulaires transversaux; les phasmides sont bien développées et sont formées chacune d'une glande unicellulaire terminée à la surface par une pointe cuticulaire (fig. III D). L'appareil génital, observé chez une larve ♀, comprend la vulve, visible sous la cuticule, un vagin court et deux branches utérines coudées (l'une antérieure et l'autre postérieure) (fig. III C).

Chez les stades IV âgés, la région céphalique n'est pas modifiée mais les 6 papilles du cycle interne sont bien visibles (fig. 6, IV en bas); le sillon transversal qui sépare chez l'adulte les lèvres du reste du corps apparaît sous la cuticule du stade IV; les deirides ont tendance à disparaître; le bulbe se structure plus précisément (fig. 3 G); les replis cuticulaires de la pointe caudale s'accroissent (fig. 3 I); le corps est orné de stries transversales et de bâtonnets longitudinaux (fig. 3 H). Les sexes sont maintenant bien distincts: la queue de la ♀ est régulièrement effilée tandis qu'elle se développe ventralement chez le ♂, formant une bosse au-dessus de l'anus (fig. 5 A).

Description des 2 stades IV ♂, longs respectivement de 8,85 mm et 7,8 mm.

Le bulbe est encore piriforme mais les axes internes et la musculature radiaire sont très marqués. Dans la région caudale, l'ébauche de la ventouse précloacale est visible; chez un spécimen les 2 ébauches des spicules sont formées par 5 cellules volumineuses (fig. 5 A); chez l'autre, 2 petits spicules longs de 125 et 200 μ sont déjà formés (fig. 5 C).

Mue IV. Elle a été observée chez un spécimen ♂ long de 10,5 mm; l'exuvie s'est naturellement détachée du corps dans la région antérieure et au cours des manipulations dans la région postérieure.

La tête a la configuration de celle de l'adulte; l'œsophage, comme chez l'adulte, comprend un pharynx très nettement distinct (sa jonction avec le reste de l'œsophage est marquée par un coude de la paroi cuticulaire), une portion assez régulièrement cylindrique et un bulbe devenu très large et valvulé. Le pore excréteur est en avant du bulbe. La région caudale, saillante ventralement, présente 2 ballonnets cuticulaires latéraux qui sont l'ébauche de la future bourse caudale. La ventouse est formée; les spicules ont leur taille définitive. Le nombre des papilles caudales est le même que chez l'adulte mais les papilles les plus postérieures (n° s 8, 9, 10 et phasmides)

sont encore très réduites et n'ont été vues qu'après l'exuviation complète du spécimen (fig. 5, E, F, G). La lèvre ventrale du cloaque est finement denticulée. La cuticule de la queue est gonflée et festonnée (fig. 5 D et G).

Après la mue IV, la région caudale du δ ne présente donc pas encore de bourse caudale; celle-ci apparaît durant une période de maturation.

FIG. 4. — Larves σ au stade IV âgé. A: région antérieure. B: région bulbaire de la larve en mue IV. C: larve en mue IV, région caudale, vue latérale (A et B: éch. 200 μ)

FIG. 5. — A à C : larves ♂ âgées, au stade IV. A : région caudale montrant une ébauche spiculaire et l'apparition de la ventouse. B et C : idem, chez une autre larve, respectivement en vue latérale et vue dorsale ; les spicules sont encore très réduits. D à G : larve ♂ en mue IV. D : vue d'ensemble de la région caudale en vue ventrale. E et F : détail des papilles terminales et des phasmides, respectivement en vues latérale gauche et latérale droite, après exuviation. G : région postcloacale, en vue ventrale après exuviation. H : région postcloacale d'un ♂ adulte (en G et H, les ornements cuticulaires de la bourse caudale ne sont pas entièrement représentés)
(A, B, C, D et H : éch. 150 μ . — E et F : éch. 100 μ . — G : éch. 50 μ)

Conclusions

Le cycle de *S. brevicaudata* apporte des précisions sur trois aspects de la biologie des *Heterakidae* : les mues, la signification de l'hôte intermédiaire, les migrations larvaires. Nous les envisagerons successivement.

I. LES MUES.

Chez *S. brevicaudata*, nous avons observé deux mues dans l'œuf, aux alentours du 12^e jour ; le stade III, qui est ingéré par l'hôte, se caractérise par la présence d'une protubérance cuticulaire ventrale qui persiste pendant toute la durée de ce stade ; un stade III âgé ♀ a une ébauche génitale assez évoluée (2 cordons se rejoignant en une portion impaire) mais la vulve n'est pas visible ; aucune larve ne possède de papilles caudales ni de spicules. A la mue III, la « dent » apicale disparaît. Le stade IV se caractérise par une tête plate avec une bouche hexagonale ; durant ce stade le dimorphisme sexuel s'accroît ; chez les larves ♀ la vulve se dessine, la queue reste régulièrement effilée ; chez les larves ♂, la queue se raccourcit et s'épaissit en avant de l'anus ; la ventouse prélocale, les spicules et les papilles caudales apparaissent ; mais ces transformations s'effectuent sous la cuticule du stade IV, qu'elles peuvent déformer (ainsi les 2 ballonnets se forment sous la poussée des papilles 4 et 6) ; en outre, durant le stade IV, les lèvres et le sillon postcéphalique de l'adulte apparaissent, les valvules bulbaires se construisent peu à peu.

A la mue IV (nos expériences ne permettent pas d'en préciser la date, mais elle n'a pas lieu avant le 64^e jour), les lèvres et le bulbe de l'adulte sont formés ; mais la queue du ♂ n'a pas sa forme définitive : les ballonnets caudaux vont disparaître, étant finalement englobés dans la poussée de la croissance générale de la cuticule caudale.

Trois cycles d'*Heterakidae* sont déjà connus. Clapham en 1933 étudie le cycle d'*Heterakis gallinae* (Gmelin, 1790) ; le développement est très rapide et comprend une mue dans l'œuf, une mue à 96 h et une le 10^e jour ; dans le résumé l'auteur signale en plus une mue à 48 h qui nous paraît donc mal établie (il pourrait s'agir en fait de l'exuviation tardive d'une mue effectuée dans l'œuf puisque chez cette espèce, les larves semblent éclore dans leur mue).

Smith, en 1953, étudie le cycle d'*Heterakis spumosa* (Schneider, 1866) ; il observe, outre la mue dans l'œuf, une mue entre le 6^e et le 9^e jour et une mue entre le 15^e et le 19^e jour ; il recherche mais ne peut découvrir la « 3^e mue ».

FIG. 6. — Rang supérieur (III) : tête d'un stade III (larve de la fig. 2 A), en vue apicale, avec deux coupes optiques du repli cuticulaire péri-buccal, en vue ventrale et en vue dorsale ; à droite, tête d'une larve en mue III ; rang médian (IV) : a : st. IV long de 5 900 μ , tête en vue apicale superficielle et au niveau des dents pharyngiennes, puis en vues médianes superficielle et profonde. b : stade IV long de 7,8 mm, vues apicales de la tête à 3 profondeurs différentes, puis 2 vues médianes superficielles et profondes ; rang inférieur (V) : a : tête d'adulte en vue apicale à 4 niveaux différents ; b : lèvres ouvertes ; c : une lèvre latéro-ventrale en vue externe (éch. 50 μ)

Petter, en 1968, étudie le cycle de *Spinicauda (Moaciria) freitasi* Chabaud et Brygoo, 1960 ; ce cycle est lent ; elle observe une mue chez le Vertébré vers le 20^e jour et une mue vers le 30^e jour.

Ces analyses montrent que 2 mues seulement ont été régulièrement observées chez l'hôte vertébré.

L'homologie entre ces mues et les mues III et IV de *S. brevicaudata* peut être effectuée en comparant les morphologies des larves.

Clapham donne une description de l'évolution des larves ♂ entre le 4^e et le 10^e jour (c'est-à-dire entre la 1^{re} et la 2^e mue chez l'hôte) qui correspond parfaitement à un 4^e stade de *S. brevicaudata* : le 4^e jour, les ébauches spiculaires sont visibles, le 8^e jour les spicules sont formés, les papilles caudales et la ventouse précloacale apparaissent. Avant le 4^e jour, les larves sont donc, à notre avis, au stade III ; la fig. 13 représente un de ces stades qui correspond bien à un stade III de *S. brevicaudata* ; la légère pointe apicale dessinée par l'auteur semble correspondre à la « dent » observée chez la larve de notre espèce à l'éclosion et prouverait ainsi qu'il n'y a pas encore eu de mue chez l'hôte.

Les excellentes photographies de Smith permettent d'homologuer la larve munie d'une « dent » de la photo 5 (stade II de l'auteur) au stade III à l'éclosion de *S. brevicaudata* ; la mue de la photo 6 (2^e mue selon l'auteur) à la mue III ; la larve ♂ de la photo 7 (« 3^e stade ») à un 4^e stade âgé déjà différencié, avec ventouse préloacale et spicules ; le spécimen de la photo 9 (« 4^e stade ») à un véritable adulte ; il est encore très petit mais on voit nettement que la ventouse précloacale n'est plus enfermée sous une exuvie ; ce jeune adulte va se modifier légèrement en acquérant 2 ailes caudales ; une évolution analogue s'observe chez les jeunes ♂ de *S. brevicaudata*.

Les descriptions très précises de Petter permettent d'identifier le type A au stade III, caractérisé par un éperon apical ventral, déjà présent chez la larve à l'éclosion ; et le type B, chez lequel les appareils génitaux ♂ et ♀ sont bien formés, au stade IV.

L'existence d'ornementations cuticulaires au stade IV, observées par Petter, Smith et nous-mêmes augmente encore les analogies entre toutes ces espèces.

La famille des Heterakidae, parasites de Reptiles, d'Oiseaux et de Mammifères paraît donc être très homogène ; la vie larvaire se déroule de la façon suivante : la larve mue 2 fois dans l'œuf ; le stade infestant ou stade III porte une protubérance apicale ventrale qui persiste pendant toute la durée de ce stade ; le stade IV se caractérise par les appareils génitaux développés ; les très jeunes ♂ sont généralement différents des ♂ plus âgés et doivent subir une maturation.

La durée des stades larvaires est longue chez les *Heterakidae* parasites de Reptiles, et principalement chez *S. brevicaudata* ; la vie larvaire s'accélère chez les parasites d'Oiseaux et de Mammifères entraînant la formation de jeunes adultes de petite taille.

L'analyse des cycles d'Ascaridiidae souligne les grandes ressemblances morphologique larvaires avec les Heterakidae : présence d'un éperon apical chez la larve à la sortie de l'œuf (Wehr et Hwang, 1964 ; Roberts, 1937), dimorphisme sexuel

larvaire précoce, apparition progressive des spicules et des papilles cloacales chez les larves ♂. Pour les 2 cycles étudiés en détail, *Ascaridia galli* (Schrank, 1788) et *A. columbae* (Gmelin, 1790), 3 mues sont décrites chez l'hôte (Ackert, 1931 ; Wehr et Hwang, 1964). Mais comme chez les Heterakidae, il semble bien qu'une mue supplémentaire ait été introduite par erreur chez le très jeune stade IV, qui n'est pas encore identique à l'adulte mûr. Par analogie avec ce que nous observons chez les Heterakidae, nous pensons que les larves d'Ascaridiidae effectuent aussi très probablement 2 mues dans l'œuf et 2 mues chez l'hôte Vertébré.

II. SIGNIFICATION DE L'HÔTE INTERMÉDIAIRE.

Le cycle de *S. brevicaudata* est monoxène, mais les larves infestantes peuvent aussi survivre sans croissance et s'enkyster chez les Insectes.

Aucune infestation d'agame par ingestion d'Insectes renfermant des larves n'a été tentée ; mais Scott, en 1913, a montré que les larves à l'éclosion d'*Heterakis perspicillum* absorbées par des vers de terre restent vivants et peuvent infester ensuite un poulet.

Le cycle de *S. brevicaudata* peut donc très probablement se réaliser de façon hétéroxène. Il est possible que l'Invertébré constitue un chaînon indispensable écologiquement pour réaliser le cycle dans les conditions naturelles, et qu'il joue le rôle d'hôte de transport ; mais il n'est pas indispensable au déroulement de la vie larvaire du parasite.

III. LES MIGRATIONS LARVAIRES.

L'existence de migrations larvaires chez *Ascaris lumbricoides* ont incité les auteurs à rechercher des migrations semblables chez les Heterakoidea. Les résultats varient avec les espèces.

Chez *S. brevicaudata*, une partie des larves se développe entièrement dans l'estomac et l'intestin antérieur, une autre partie passe dans la cavité générale et les poumons ; ces larves s'accroissent à la même vitesse que les larves restées dans l'intestin et peuvent atteindre la mue IV.

Chez *S. radaodyi* Chabaud et Brygoo, 1960, les migrations doivent être importantes puisque des 4^e stades et des jeunes adultes ont été trouvées fréquemment dans les poumons des Caméléons infestés naturellement (Chabaud et Brigoo, 1960).

Chez *S. (M.) freitasi*, le développement s'effectue dans l'intestin antérieur puis les jeunes émigrent vers le rectum (Petter, 1968).

Chez *H. spumosa*, les larves se développent dans la partie antérieure du côlon ; une certaine proportion pénètre quelques jours dans la muqueuse (Smith, 1953).

Chez *H. gallinae*, le développement s'effectue entièrement dans le caecum (Clapham, 1933).

Chez *A. columbae*, des larves ont été trouvées dans le foie mais elles ne peuvent évoluer (Wehr et Hwang, 1964).

Chez *A. galli*, les larves s'enfoncent un certain temps dans la muqueuse intestinale, parfois dans la sous-muqueuse ; exceptionnellement des larves sont rencon-

trées dans le foie, les poumons ou la trachée (Ackert, 1931 ; Roberts, 1937 ; Gubert, 1924).

La vie larvaire des *Heterakoidea* comprend donc une phase migratoire ; elle est importante chez les espèces de Reptiles les plus primitives (genre *Strongyluris*) mais tend à se réduire à de courtes migrations dans la muqueuse intestinale (*Ascaridia*, *H. spumosa*) ou même disparaît (*H. gallinae*).

Affinités des Heterakoidea avec les Cosmocercidae. Chabaud (in Grassé, 1965) admet que les *Heterakoidea* sont particulièrement proches des *Cosmocercidae*. Le cycle de *S. brevicaudata* apporte des preuves à cette hypothèse : il montre en premier lieu les divergences importantes avec les *Ascaroides* ; dans cette superfamille une seule mue s'effectue dans l'œuf et c'est le 2^e stade qui doit être ingéré par un hôte Vertébré ou Invertébré pour se développer ; il met en évidence des analogies avec les cycles de *Cosmocercidae*.

Chez les *Cosmocercidae* (*Cosmocerca duka*, cf. Anderson, 1960, *Oxysomatium macintoshi*, cf. Yuen, 1965 ; *Aplectana courdurieri*, cf. Chabaud et Brygoo, 1958) et chez les *Kathlaniidae* (*Megalobatrachonema campanae*, cf. Petter et Chabaud, sous presse), les larves éclosent au 1^{er} stade ; les 2 premières mues s'effectuent rapidement dans le milieu extérieur et la croissance des larves est faible ou nulle. Chez les *Heterakoidea* on assiste à une condensation encore plus accentuée des premières phases larvaires qui s'effectuent entièrement dans l'œuf.

S. brevicaudata montre des ressemblances biologiques particulièrement frappantes avec le Kathlanide *M. campanae* : les larves effectuent des migrations tissulaires chez l'hôte Vertébré et les stades ingérés par un Invertébré restent infestants. Toutefois les migrations larvaires sont obligatoires pour toutes les larves de *M. campanae* tandis qu'elles ne se manifestent que chez une fraction de la population larvaire de *S. brevicaudata*, préfigurant ainsi les développements simplifiés des *Heterakoidea* plus évolués. Le passage des stades infestants chez l'Invertébré est nécessaire à la réalisation du cycle de *M. campanae* (Petter et Chabaud, sous presse) tandis qu'il est facultatif pour *S. brevicaudata*.

Bibliographie

- ACKERT (J.-E.), 1931. — The morphology and life history of the Fowl Nematode *Ascaridia lineata* (Schneider). *Parasitology*, 23, 360-379.
- ANDERSON (R.-C.), 1960. — On the development and transmission of *Cosmocercoides duka* or Terrestrial molluscs in Ontario. *Can. J. Zool.*, 38, 801-825.
- CHABAUD (A.-G.), 1965. — In *Traité de Zoologie*, P.-P. Grassé, 4 (3), 1965, Masson et C^{ie}, éd.
- et BRYGOO (E.-R.), 1958. — Description et cycle évolutif d'*Aplectana courdurieri* n. sp. (Nematoda, Cosmocercidae). *Mém. Inst. Sc. Madagascar*, sér. A, 12, 159-176.
- et PETTER (A.-J.), 1961. — Remarques sur l'évolution des papilles cloacales chez les Nématodes phasmiens parasites de Vertébrés. *Parassitologia*, 3, 51-70.
- CLAPHAM (P. A.), 1933. — On the life history of *Heterakis gallinae*. *J. Helminth.*, 11, 67-86.

- GUBERLET (J.-E.), 1924. — Notes on the life history of *Ascaridia perspicillum*. *Trans. Amer. Micr. Soc.*, 44, 379-413.
- PETTER (A.-J.), 1968. — Cycle évolutif de deux espèces d'Heterakidae parasites de Caméléons malgaches. *Ann. Parasit.*, 43, 693-704.
- et CHABAUD (A.-G.) (sous presse). — Le cycle évolutif de *Megalobatrachonema campanae* Chabaud et Golvan (Nematoda, Kathlaniidae).
- ROBERTS (F. H. S.), 1923. — Studies on the biology and control of the large roundworm of fowls *Ascaridia galli* (Schränk, 1788), Freeborn, 1923. *Animal Health Sta. Yeerongpilly, Queensland*, bull. 2, 106.
- SCOTT (J.-W.), 1913. — A new means of transmitting the fowl Nematode, *Heterakis perspicillum*. *Science*, 38, 672-673.
- SMITH (P.-E.), 1953. — Life history and Host parasite relations of *Heterakis spumosa*, a nematode parasite in the colon of the rat. *Amer. J. Hyg.*, 57, 194-221.
- WEHR (E.-E.) et HWANG (J.-C.), 1964. — The life cycle and morphology of *Ascaridia columbae* (Gmelin, 1790), Travassos, 1913 (Nematoda: Ascaridiidae) in the domestic pigeon (*Columba livia domestica*). *J. Parasit.*, 50, 131-137.
- YUEN (P.-H.), 1965. — Some studies on the taxonomy and development of some rhabdisoid and cosmoceroid nematodes from Malayan amphibians. *Zool. Anz.*, 174, 275-298.
-