Morphogénèse larvaire du Spiruride *Mastophorus muris* (Gmelin, 1790).

par Jean-Claude 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 expérimentale du cycle biologique du Nématode *Spiruridae*, *Mastophorus muris* (Gmelin, 1790). Les trois premiers stades larvaires du parasite sont obtenus et étudiés par l'infestation d'Orthoptère, de Dermaptère et de Dictyoptère. Son évolution chez l'hôte définitif est suivie chez deux Rongeurs *Muridae* : *Apodemus sylvaticus* L. et *Mus musculus* L. et chez un *Cricetidae* : *Calomys callosus* (Rengger).

Au cours de l'évolution larvaire, les structures pharyngiennes, dentaires et labiales se transforment.

— Elles rappellent à la fin du second stade celles des *Gongylonematinae*.

— Elles sont, au troisième stade, comparables à celles des larves infestantes de *Spirocercinae* et d'*Ascaropsinae*.

— Au quatrième stade, elles ressemblent à celles des adultes de certains *Ascaropsinae* : *Pygarginema* et *Physocephalus*.

L'adulte de *Mastophorus muris* aux lobes labiaux indépendants et différenciés est une forme évoluée.

— La famille des *Spiruridae* est remaniée après l'analyse de ces formes larvaires et des spectres d'hôtes des différentes sous-familles.

La nouvelle sous-famille des *Mastophorinae* n. subfam. est détachée des *Spirurinae* car elle dérive des *Ascaropsinae* ; celle des *Hartertiinae* n. subfam. (genre *Hartertia* Seurat, 1914 et *Alainchaudaudia* Mawson, 1968) est isolée des autres sous-familles de *Spiruridae* en raison d'une ontogénèse céphalique différente.

Summary

Experimental life-cycle of the *Nematoda Spiruridae, Mastophorus muris* (Gmelin, 1790).

The parasites first three larval stages could be obtained and studied by the infestation of Orthoptera, Dermaptera and Dictyoptera. Its evolution in the definitive host has been observed in two Rodents *Muridae*: *Apodemus sylvaticus* L. and *Mus musculus* L. and in a *Cricetidae*: *Calomys callosus* (Rengger). During the larval development, the pharyngeal structures as well as the teeth and lips are altered.

At the end of the second larval stage they recall those of the *Gongylonematinae*.

At the third stage they are comparable to those of the infesting larvae of *Spirocercinae* and *Ascaropsinae*.

At the fourth stage they are similar to those of the adults of some *Ascaropsinae*: *Pygarginema* and *Physocephalus*.

The adult of *Mastophorus muris* which possesses separated and differentiated labial lobes is an evolutive form.

The family *Spiruridae* is reclassified according to the analysis of its larval forms and the host lists of its different subfamilies.

The new subfamily *Mastophorinae* n. subfam. is retrieved from the *Spirurinae* on account of its being derived from the *Ascaropsinae*; the new subfamily *Hartertiinae* n. subfam. (including the genus *Hartertia*, Seurat, 1914 and *Alainchabaudia* Mawson, 1968) is separated from the other *Spiruridae* subfamilies on the grounds of having a different cephalic morphogenesis.

PLAN DU TRAVAIL

- I. OBJET DU TRAVAIL.
- II. CYCLE BIOLOGIQUE.
 - A. Evolution chez l'hôte intermédiaire,
 - B. Evolution chez le Rongeur.
- III. ONTOGÉNÈSE DES STRUCTURES CÉPHALIQUES.
 - A. Description,
 - B. Valeur évolutive des caractères pharyngiens, dentaires et labiaux.
- IV. SYSTÉMATIQUE ET SPECTRES D'HÔTES DES SPIRURIDAE.
 - A. *Gongylonematinae*,
 - B. *Spirurinae*,
 - C. *Spirocercinae*,
 - D. *Ascaropsinae*,
 - E. *Mastophorinae* n. subfam.,
 - F. *Hartertiinae* n. subfam.
- V. HYPOTHÈSE SUR LES ÉPOQUES GÉOLOGIQUES D'APPARITION DES DIFFÉRENTES LIGNÉES DE SPIRURIDAE.
- CONCLUSION.

I. OBJET DU TRAVAIL

Les structures céphaliques des larves du Spiruride, *Mastophorus muris* (Gmelin, 1790), diffèrent profondément de celles de l'adulte correspondant. Au cours des trois derniers stades larvaires, le pharynx, les dents péri-buccales, les formations labiales se transforment et s'identifient successivement aux caractères adultes connus chez d'autres *Spiruridae*.

L'objet de ce travail est de préciser, en fonction de la morphogenèse larvaire et de l'ontogenèse des structures apicales, la place zoologique qu'occupe ce Nématode dans la famille des *Spiruridae*.

II. CYCLE BIOLOGIQUE

Les femelles gravides du parasite ont été récoltées dans l'estomac d'*Apodemus sylvaticus* L. piégés au mois d'octobre au lieu-dit la Borie-Nouvelle (Hérault). A cette époque 50 % des Mulots autopsiés sont parasités par le Spiruride.

A. Evolution chez l'Insecte.

1. INFESTATION : L'infestation expérimentale de l'hôte intermédiaire est réalisée en plaçant les œufs embryonnés sur les pièces buccales des Insectes suivants :

Orthoptère : *Locusta migratoria* L. ; Dermaptère : *Labidura riparia* Pallas (1) ; Dictyoptère : *Periplaneta americana* L.

Ces Insectes maintenus à une température de 27-28 °C sont disséqués 2 jours, 3 jours, 9 jours, 15 jours, 28 jours et 43 jours après l'infestation. Tous sont parasités : 40 capsules sont comptées chez une Forticule.

2. ALLURE DU DÉVELOPPEMENT : Chez l'Insecte, les deuxième et troisième jours, les larves du premier stade sont récoltées dans le mésentéron. Ces larves, munies d'un crochet et de râpes cuticulaires céphaliques mesurent 222 à 285 μ de long sur 14 μ de large.

Le neuvième jour, 7 larves sont récoltées chez un Criquet dans l'hémocoelée en arrière des tubes de Malpighi. Ces larves sont libres, légèrement mobiles, certaines sont encore dans l'exuvie du premier stade. Elles mesurent 390 μ de long sur 33 μ de large. A quinze jours, les larves sont toutes encapsulées dans l'hémocoelée ou le tissu adipeux. L'exuvie du second stade se décolle dans la région caudale. Ces larves mesurent 940 μ de long sur 48 μ de large.

(1) Nous remercions M. Caussanel, du laboratoire de Physiologie des Insectes, Faculté des Sciences, Paris, qui nous a aimablement donné des adultes de *Labidura riparia*.

Au vingt-huitième jour, toutes les larves sont infestantes et encapsulées dans le tissu adipeux. Elles mesurent 850 à 1.040 μ de long sur 50 μ de large.

3. MORPHOLOGIE DES STADES LARVAIRES CHEZ L'INSECTE : L'ontogenèse des structures céphaliques sera étudiée dans un chapitre particulier.

Premier stade (fig. 1 A-B-C). Les œufs qui renferment les larves du premier stade mesurent 61 μ $\times$ 35 μ et sont pourvus d'une coque épaisse de 2 μ . La région céphalique de la larve libérée dans la lumière intestinale de l'Insecte est ornée de râpes cuticulaires et d'un crochet orienté latéralement, son extrémité caudale arrondie est terminée par trois petites pointes et entourée d'une couronne de petites aspérités. Deux très fines ailes latérales parcourent le corps sur toute sa longueur.

Les dimensions d'une larve de 247 μ de long sont : largeur 13,5 μ ; filet nerveux et pore excréteur situés à 73 et 87 μ de l'apex ; longueurs de l'œsophage et de l'intestin 135 μ et 75 μ ; cellule génitale située à 128 μ de l'apex ; longueur de la queue 37 μ .

Deuxième stade (fig. 1 D-F). Le pharynx se différencie de l'œsophage. Il se transforme en un long tube chitinoïde (fig. 1 I) qui constituera à la fin du second stade et chez le stade infestant la partie pharyngienne de la larve. Le second stade est, en outre, caractérisé par l'absence d'ailes latérales, la différenciation des cellules nerveuses, du pore excréteur et de trois énormes cellules rectales. La pointe caudale est arrondie, terminée par un mucron.

Au début du second stade, les dimensions d'une larve âgée de neuf jours sont les suivantes :

Longueur 390 μ ; largeur 33 μ ; anneau nerveux et pore excréteur situés à 80 et 95 μ de l'apex ; longueurs de l'œsophage et de l'intestin 150 et 200 μ ; cellule génitale située à 250 μ de l'apex ; longueur de la queue 45 μ .

A la fin du second stade, l'organisation interne de la larve est déjà celle d'un troisième stade. Elle n'en diffère, en effet, que par la morphologie de l'apex et de la pointe caudale. La limite entre les parties musculaire et glandulaire de l'œsophage n'est pas discernable. Les dimensions de cette larve sont :

Longueur 940 μ ; largeur 48 μ ; longueurs respectives du pharynx, de l'œsophage et de l'intestin 60 μ , 350 μ et 500 μ . Cellule génitale située à 600 μ de l'apex ; longueur de la queue 75 μ .

FIG. 1. — Premiers et deuxième stades larvaires. — A : larve du premier stade repliée sur elle-même à l'intérieur de l'œuf. — B et C : larves du premier stade libres dans la lumière intestinale. — D : larve libre dans l'hémocoel, fin du premier stade, l'exuvie est décollée dans les régions céphalique et caudale. — E : première mue, détail de l'ornementation caudale de L1. — F : larve du second stade. — G : larve L2 à l'intérieur de sa capsule. — H : détail du système excréteur, vue ventrale. — I : détail de la région céphalique. — J : deuxième mue, décollement de l'exuvie dans la région caudale.

A, B, C, D, H, I, J : éch. 50 μ . — E, F : éch. 100 μ . — G : 150 μ .

Troisième stade (fig. 2). La larve longue d'environ 1 mm, présente deux ailes latérales. Le pharynx est prolongé au niveau de la bouche par un cadre buccal constitué de deux pointes ventrale et dorsale. La queue est terminée par une grappe de tubercules.

FIG. 2. — Larve du troisième stade extraite de sa capsule

Une larve longue de 915 μ présente les dimensions suivantes (2) : largeur 45 à 50 μ ; anneau nerveux, deirides, pore excréteur situés respectivement à 94 μ , 100 μ et 120 μ de l'apex ; longueurs respectives du pharynx, de l'œsophage et de l'intestin 58 μ , 358 μ , 440 μ , ébauche génitale située à 535 μ de l'apex ; longueur de la queue 60 μ .

B. Evolution chez le Rongeur.

Elle est obtenue par l'infestation expérimentale d'*Apodemus sylvaticus* maintenus depuis plusieurs mois au laboratoire afin d'éviter toute infestation spontanée avec de

(2) La taille des larves du 3^e stade de *Mastophorus muris* paraît bloquée chez l'hôte intermédiaire après la seconde mue. 43 jours après l'infestation certaines larves ont en effet une taille inférieure (850 μ) à celle des troisièmes stades âgés de 28 jours. Ces longueurs différentes sont vraisemblablement dues à des variations individuelles car Beaucournu et Chabaud, 1963, ont mesuré une larve longue de 640 μ résultant d'une infestation spontanée de Pucès du genre *Ctenophthalmus*. Les stades infestants de *Mastophorus muris* diffèrent en cela de ceux de *Spirura* qui poursuivent une croissance importante chez l'Insecte (Chabaud, 1954) et celles de *Protospirura* où les dimensions des larves obtenues expérimentalement après la deuxième mue sont toujours inférieures à celles résultant d'infestations spontanées.

	3 ^e stade		3 ^e mue	4 ^e stade				4 ^e mue	Adultes M.m.
	C.c.	A.s.		C.c.	A.s.	C.c.	C.c.		
Durée du développement en jours	6	8		10	13	16	19	25	28
Nombre de larves infestantes	5	5		5	5	5	5	5	5
Nombre de larves retrouvées	4	1		1 ♀	1 ♂	4 ♀	3 ♀	2 ♀	2 ♀
Longueur	2,8	3,34		5,25	5,7	7,26	14	17,5	27,5
Largeur	120	110		125	125	185	330	430	570
Distance apex-deirides	130	180		190	195	240	325	300	350
Distance apex-anneau nerveux ...	140	175		190	230	240	310	350	410
Distance apex-pore-excréteur	130	215		210	275	290	410	380	475
Profondeur et largeur du pharynx ..	90 ×	105 ×		100 ×	112 ×	140 ×	160 ×	150 ×	140 ×
Longueur de l'oesophage	570	600		860	970	1.500	1.980	2.250	2.600
Distance apex-ébauche génitale ou vulve	1,5	1,8		2,75		4,4	5,3	7,8	6,2
Longueur de la queue	125	120		165	170	200	250	240	210

CROISSANCE DES STADES LARVAIRES PUIS DES ADULTES DE *Mastophorus muris* CHEZ L'HÔTE DÉFINITIF
A.s. : *Apodemus sylvaticus*. — *C.c.* : *Calomys callosus*. — *M.m.* : *Mus musculus*

jeunes stades larvaires, par celle de *Mus musculus* et de Rongeurs *Cricetidae* : *Calomys callosus* nés en laboratoire.

La croissance du Nématode chez l'hôte définitif est résumée dans le tableau ci-contre. La longueur du corps est en millimètres ainsi que la distance séparant l'apex de l'ébauche génitale, toutes les autres dimensions sont en μ .

Allure du développement : La larve du troisième stade poursuit sa croissance chez l'hôte définitif jusqu'au huitième jour qui suit l'infestation. La taille entre le sixième et le huitième jour est trois fois plus grande que celle du stade infestant.

Quatrième stade. La troisième mue est observée le huitième jour. La larve âgée de dix jours est un quatrième stade caractérisé par deux ailes latérales bien développées jusqu'au vagin chez la femelle par une extrémité caudale ornée d'un bourgeon de tubercules et par la différenciation des organes génitaux. Ce quatrième stade se prolonge jusqu'au vingt-cinquième jour qui suit l'infestation.

Adultes. Les spécimens recueillis après 28 jours d'évolution chez le Rongeur sont des adultes femelles. L'orifice vaginal est percé ; les structures pharyngiennes et labiales sont définitives.

III. ONTOGENESE DES STRUCTURES CEPHALIQUES

A. Description.

— **PREMIER STADE** (fig. 3 I). La larve est caractérisée par un crochet latéral et de fines râpes cuticulaires. Les glandes céphaliques ne sont pas observées.

— **DEUXIÈME STADE** (fig. 3 II). Le pharynx tubulaire est allongé. La bouche est étirée dorso-ventralement. Les terminaisons sensorielles comprennent un cycle labial interne de 6 petites papilles, de 2 amphides et un cycle externe de 4 papilles. Les 4 papilles labiales externes ne deviennent discernables des 4 céphaliques qu'à la fin du second stade, c'est alors que l'épaississement dorsal et ventral des larves du troisième stade est ébauché. Cette vue apicale rappelle celle des adultes de *Gongylonema*.

— **TROISIÈME STADE** (fig. 3 III). A partir du stade infestant, l'évolution céphalique se réalise à 3 niveaux : pharynx, dents péri-buccales, formations labiales.

FIG. 3. — Ontogénèse des structures céphaliques de *Mastophorus muris* (Gmelin, 1790)
 I. : tête de la larve du premier stade avec épine et râpes cuticulaires en vues latérale et apicale (éch. 10 μ). — II. : tête des larves du deuxième stade ; vue dorsale (éch. 20 μ) et vues apicales (éch. 10 μ). a) d'une larve âgée de 15 jours aux niveaux des papilles, du vestibule buccal. b) d'une larve âgée de 28 jours (fin du deuxième stade) aux niveaux des papilles, du vestibule buccal. — III. : têtes des larves du troisième stade, vue dorsale, vue ventrale (éch. 20 μ) et vues apicales (éch. 10 μ). a) chez l'Insecte aux niveaux des papilles, des dents pharyngées, du pharynx. b) chez le Rongeur (6 jours d'évolution) aux niveaux des papilles, des dents pharyngées, du pharynx. c) chez le Rongeur (8 jours d'évolution) aux niveaux des papilles, des dents pharyngées, du pharynx. IV. : tête de larve du quatrième stade, vues dorsales, ventrale (éch. 30 μ) et vues apicales (éch. 20 μ) successivement représentées aux niveaux des lobes labiaux, des dents pharyngées et du pharynx. a) vue interne des lobes labiaux, b) coupe d'un lobe labial. — V. : adulte, vues dorsale, apicale et latérale (éch. 50 μ)

Larve du troisième stade chez l'Insecte (fig. 3 III a). Le pharynx est constitué par un tube chitinoïde de $58\ \mu$ de long sur $5\ \mu$ de large.

L'apex présente deux épaississements dorsaux et ventraux et 6 dents péri-buccales visibles aussi chez les troisièmes stades de *Spirura* (*Spirurinae*), de *Physocephalus sexalatus* (*Ascaropsinae*) et de *Spirocerca lupi* (*Spirocercinae*) (d'après Chitwood et Wehr, 1934).

— Chez *Mastophorus muris*, les deux dents latérales sont déjà recouvertes par deux petits lobes labiaux. Les quatre papilles labiales externes sont au troisième stade discernables des quatre céphaliques.

Larve du troisième stade chez l'hôte définitif (fig. 3 III b-c) : le pharynx atteint progressivement $105\ \mu$ de long sur $10\ \mu$ de large, mais sa forme ne se modifie pas ; les dents péri-buccales s'épaississent ; les formations labiales évoluent. A six jours, la première poussée labiale latérale s'accroît et déborde intérieurement les deux dents latérales (fig. 3 III b).

A la fin du troisième stade (8 jours) ces deux poussées latérales sont relayées par quatre poussées submédianes qui recouvrent les quatre dents correspondantes.

Les six dents du pourtour buccal subsistent chez les adultes de *Streptopharagus kutassi* (*Ascaropsinae*) et de *Spirocerca lupi* (*Spirocercinae*). Il n'y a chez ces espèces contrairement à *Mastophorus muris* aucune évolution des dents et des formations labiales entre le troisième stade et l'adulte.

— QUATRIÈME STADE (fig. 3 IV). Le pharynx allongé ($100-160\ \mu \times 22\ \mu$), orné de rugosités n'a pas l'aspect de celui de l'adulte de *Mastophorus muris* mais celui des Nématodes *Ascaropsinae*.

Les six dents du pourtour buccal sont totalement recouvertes par six formations labiales accolées les unes aux autres. Chacune d'elles présente sur sa face interne une papille du cycle labial interne et cinq denticules (fig. 3 IV a).

Ce quatrième stade de *Mastophorus* a une morphologie pharyngienne et labiale, une répartition de ces papilles céphaliques semblables à celles des adultes de certains *Ascaropsinae* : *Physocephalus* et *Pygarginema*.

— ADULTE (fig. 3 V). Chez *Physocephalus sexalatus*, la conformation de la cavité buccale du quatrième stade est déjà celle de l'adulte (cf. Seurat, 1913). Chez *Mastophorus muris*, le pharynx de l'adulte devient court, trapu, à paroi épaisse :

- les dents péri-buccales ont disparu ;
- les lobes labiaux sont séparés. Chacun d'eux est épaissi et orné sur sa face interne de neuf à onze denticules ;
- les quatre lobes labiaux submédians portent à leur base une papille labiale externe et sur leur face interne une papille labiale interne ; les deux lobes latéraux ont chacun une amphide et une papille labiale interne.

Il existe en outre quatre papilles céphaliques.

B. Valeur évolutive des caractères pharyngiens dentaires et labiaux.

Les structures céphaliques de *Mastophorus muris* évoluent donc selon différentes étapes morphogénétiques.

— *Gongylonematinae*.

A la fin du deuxième stade, elles rappellent celles des adultes des *Gongylonematinae*. Dans cette sous-famille, la morphogenèse apicale est pratiquement stoppée chez l'hôte définitif. Nous avons, en effet, observé (1969) que le pharynx et le cadre buccal de l'adulte de *G. dupuisi* sont en fait un pharynx et une ouverture buccale épaissis d'un second stade larvaire.

Les Gongylonèmes adultes conservent donc des structures qui par arrêt d'évolution restent très primitives.

L'évolution céphalique représentant le critère essentiel sur lequel est fondée la systématique des *Spiruridae* situe donc l'origine zoologique des Gongylonèmes à la base de cette famille.

Ces Nématodes sont cependant particulièrement bien adaptés au parasitisme et leur biologie tissulaire dont résulte la réduction de leurs structures céphaliques, les isole des autres *Spiruridae* qui ont une biologie stomacale.

Les six dents péribuccales et les épaississements médians des larves du troisième stade de *Mastophorus muris* caractérisent également les larves infestantes de *Spirura* (*Spirurinae*), de *Spirocerc* (*Spirocercinae*), d'*Ascarops* et de *Physocephalus* (*Ascaropsinae*).

— *Spirurinae*.

Dans la sous-famille des *Spirurinae*, les structures pharyngiennes et labiales du genre *Spirura* ne se modifient pas du troisième stade larvaire à l'adulte. Celles des larves infestantes de *Protospirura* rappellent les structures de l'adulte de *Spirura*, mais elles diffèrent chez l'adulte par l'épaississement des pseudolèvres.

Le genre *Spirura* apparaît donc primitif et le genre *Protospirura* qui en dérive est un rameau évolué de la sous-famille des *Spirurinae*.

— *Spirocercinae* *Ascaropsinae*.

Le pharynx tubulaire et allongé de *Mastophorus muris*, à la fin du deuxième stade et au troisième stade, acquiert au quatrième stade une morphologie d'*Ascaropsinae*. Cet aspect est transitoire car il devient court, épais, et sans dents chez l'adulte. L'hypothèse de Chabaud (1959) d'une disparition des dents chez les espèces les plus évoluées de *Spirocercinae* et d'*Ascaropsinae* est ainsi vérifiée.

Certains *Ascaropsinae* (*Streptopharagus*) ne subissent aucune modification des dents, ni aucune différenciation labiale du troisième stade à l'adulte (cf. Chabaud, 1954, p. 63) et doivent donc dans cette sous-famille être considérés comme primitifs.

L'évolution labiale du troisième stade à l'adulte de *Mastophorus muris* débute par deux poussées latérales, suivies par quatre poussées submédianes. Elle aboutit au quatrième stade à six lobes labiaux qui ressemblent aux formations labiales des adul-

tes de *Physocephalus* et de *Pygarginema*. Ces genres présentent donc chez les *Ascaropsinae* les structures les plus évoluées.

Les six lobes labiaux de l'adulte de *Mastophorus muris* sont très saillants et séparés les uns des autres. Ce sont des néoformations qui dérivent au cours de l'évolution céphalique de structures connues chez les *Ascaropsinae* et qui, par conséquent, ne correspondent pas aux six lèvres primitives des *Spirurinae*. Le genre *Mastophorus* doit donc être retiré des *Spirurinae* pour être classé dans une nouvelle sous-famille, celle des *Mastophorinae* n. subfam.

IV. SYSTEMATIQUE ET SPECTRES D'HOTES DES *SPIRURIDAE*

Chabaud (1965) classe dans la famille des *Spiruridae* (Oerley, 1885) quatre sous-familles : les *Rictulariinae*, les *Spirurinae* (= *Protospirurinae* Seurat, 1916 = *Spirocercinae* Chitwood et Wehr, 1932), les *Gongylonematinae* et les *Ascaropsinae*.

Nous avons retiré les *Rictulariinae* des *Spiruridae* car ils constituent une lignée autonome, celle des *Rictulariidae* Railliet, 1916, totalement indépendante des autres *Spiruridae*, dérivant par la morphogenèse larvaire des *Seuratidae* (*Seuratoidea*) plus primitifs (Quentin, 1969-1970).

La famille des *Spiruridae* comprend donc cinq sous-familles : celle des *Spirurinae*, des *Gongylonematinae*, des *Spirocercinae* que nous considérons comme une sous-famille autonome, des *Ascaropsinae* et des *Mastophorinae*.

A. *Gongylonematinae* Hall, 1916.

Un seul genre *Gongylonema* Molin, 1857 (= *Gongylonemoides* Lent et Freitas, 1937), aux structures buccales réduites, regroupe des espèces réparties chez des Oiseaux (3), des Marsupiaux, des Insectivores, des Primates, des Ongulés et des Rongeurs.

B. *Spirurinae* Railliet, 1915.

Trois genres : *Paraspirura* (Sandground, 1936) parasite de Reptiles, *Spirura* Blanchard, 1849 (= *Travassospirura* Monnig, 1938 = *Spiruracera* Erickson, 1938) parasite d'Insectivores, de Carnivores, de Lémuriens et de Rongeurs *Sciuridae* et *Protospirura* Seurat, 1914 parasite de Rongeurs *Cricetidae* et *Muridae* constituent un rameau bien individualisé car leurs caractères céphaliques concordent : le pharynx est aplati latéralement, il existe une ouverture buccale allongée dorso-ventralement ou six lèvres primitives.

(3) Les Oiseaux ne paraissent pas représenter des hôtes fondamentaux dans l'évolution de cette lignée. En effet, les Gongylonèmes sont essentiellement répartis chez des Oiseaux domestiques et toutes les espèces ont un spicule gauche particulièrement long dont les dimensions correspondent à peu près à celles du spicule du *G. pulchrum*, parasite de nombreux Mammifères. Il paraît donc vraisemblable de penser que les Oiseaux seraient des hôtes secondaires de capture, et leurs Gongylonèmes dériveraient de formes parasites d'Ongulés.

Les structures céphaliques des trois genres diffèrent.

— Le genre *Didelphonema* Wolfgang 1953 parasite d'un Marsupial sud-américain a des structures céphaliques voisines de celles du genre *Simondsia* (*Ascaropsinae*) parasite d'Édentés mais son pharynx n'est pas orné.

— Le genre *Mazzia* Khalil et Vogelsang, 1932 parasite d'Édenté a un pharynx allongé ; sa morphologie apicale reste inconnue.

— Le genre *Hartertia* Seurat, 1914 doit être retiré des *Spirurinae* car les structures labiales de l'adulte sont néoformées au cours de l'ontogénèse et les structures larvaires ne correspondent pas à celles des autres *Spirurinae*.

C. *Spirocercinae* Chitwood et Wehr, 1932.

Les genres *Spirocerca* Railliet et Henry, 1911, *Viginospirura* Petrow et Potekhina, 1953, *Cyatospirura* Baylis, 1934, *Cylicospirura* Vevers, 1922, constituent un ensemble homogène ; tous, en effet, ont un pharynx court non rugueux et sont parasites de Carnivores.

D. *Ascaropsinae* Alicata et Mc Intosh, 1933.

L'évolution céphalique du genre *Ascarops* au genre *Physocephalus* retracée au cours des derniers stades larvaires de *Mastophorus* atteste de la parenté phylogénique de ce Spiruride avec la sous-famille des *Ascaropsinae*. Celle-ci regroupe les genres : *Simondsia* Cobbold, 1864 ; *Paraleiuris* Vaz et Pereira, 1929 ; *Leiuris* Leuckart, 1850 ; *Ascarops* Van Beneden, 1873 ; *Streptopharagus* Blanc 1912 ; *Physocephalus* Diesing, 1861 et *Pygarginema* Kadenatsy, 1948 répartis chez des Édentés, des Ongulés, des Primates catarrhiniens et des Rongeurs.

E. *Mastophorinae* n. subfam.

Définition : *Spiruridae*, six lobes labiaux saillants indépendants et denticulés résultant de néoformations apparues au cours de l'ontogénèse céphalique. Huit papilles sur le cycle externe, cycle interne présent sur la face interne des lèvres. Stoma cylindrique dépourvu de dents. Papilles cloacales pédonculées chez le mâle, vulve antérieure au milieu du corps chez la femelle.

Genre type : *Mastophorus* Diesing, 1853.

Hôtes fondamentaux : *Muridae* et *Microtidae*.

Hôtes accidentels : Carnivores, Marsupiaux et Lémuriens.

F. *Hartertiinae* n. subfam.

Les formations labiales de l'adulte d'*Hartertia* sont évoluées. Ce sont comme chez *Mastophorus* des néoformations apparues au cours de l'ontogénèse mais les structures céphaliques des troisième et quatrième stades sont particulières à ce genre

et très différentes des structures larvaires connues chez les autres sous-familles de *Spiruridae*.

Les structures céphaliques de la larve du troisième stade d'*Hartertia* sont, en effet, du type *Thelaziide* primitif (cf. Chabaud, 1954), les lèvres saillantes apparaissent au quatrième stade scindées en deux masses latérales distinctes du corps. Elles sont chez l'adulte subdivisées en six lobes labiaux.

L'absence de formes ancestrales communes entre le genre *Hartertia* et les autres *Spiruridae* isole par conséquent ce genre des *Spirurinae* où il se trouvait précédemment. Nous proposons donc de le classer dans une nouvelle sous-famille de *Spiruridae* : celle des *Hartertiinae* n. subfam.

Définition : *Spiruridae*, lèvres saillantes néoformées scindées en deux masses distinctes du corps, stoma court plus ou moins cylindrique ; huit papilles sur le cycle externe ; cycle interne présent sur la face interne des lèvres ; spicules allongés et inégaux ; papilles cloacales pédonculées, les dernières paires étant regroupées ; vulve dans le milieu du corps.

Genre type : *Hartertia* Seurat, 1914.

Autre genre : *Alainchabaudia* Mawson, 1968.

Parasites d'Oiseaux.

Le genre *Hartertia* ressemble par ses structures labiales au genre *Spiroxys* (*Spiroxysinae* Baylis et Lane, 1920 *Gnathostomatidae*). Les structures apicales du troisième stade larvaire de *Spiroxys* restant inconnues, il est impossible actuellement de concevoir une relation éventuelle entre la sous-famille des *Spiroxysiinae* et celle des *Hartertiinae*.

V. HYPOTHESES SUR LES EPOQUES GEOLOGIQUES D'APPARITION DES DIFFERENTES LIGNEES DE *SPIRURIDAE*

Les sous-familles des *Gongylonematinae*, des *Spirurinae*, des *Spirocercinae*, des *Ascaropsinae* et des *Mastophorinae* forment un ensemble cohérent car il est possible d'individualiser ces rameaux à partir de formes primitives communes en fonction de leur biologie et de leur évolution céphalique. Cette dernière paraît dépendre des époques géologiques d'apparition des groupes zoologiques parasités.

Les sous-familles les plus primitives ont toutes, en effet, dans leurs spectres d'hôtes des Mammifères dont l'apparition paléontologique remonte au Paléocène :

— Les formes les plus archaïques de *Gongylonematinae* aux spicules trapus et très courts sont parasites de Marsupiaux américains.

— Le genre *Spirura* (*Spirurinae*) est parasite de Carnivores et d'Insectivores ; il rappelle par ses structures céphaliques le genre *Pneumospirura*, parasite du tissu pulmonaire de Carnivores, appartenant à la famille primitive des *Thelaziidae*.

— Les *Spirocercinae* sont tous inféodés aux Carnivores.

— Dans la sous-famille des *Ascaropsinae*, les genres : *Paraleiuris*, *Leiuris*, *Simondsia*, *Pygarginema* et *Physocephalus* sont parasites d'Edentés Xenarthres, d'Artiodactyles et de Périssodactyles. L'apparition paléontologique des Edentés est située

FIG. 4. — Schéma hypothétique sur la phylogénie des *Gongylonematinae*, des *Spirurinae*, des *Ascaropsinae* et des *Mastophorinae*, et époques d'apparition des groupes zoologiques parasités

au Paléocène, celle des Ongulés à l'Eocène inférieur (cf. Simpson, 1969). Le genre *Physocephalus* est également parasite de Rongeurs *Cricetidae* (*Sigmodon* et *Mesocricetus*) dont les premiers représentants existaient en Europe à l'Oligocène. Quelques espèces des genres *Streptopharagus* et *Ascarops* ont pour hôtes des Ongulés mais la plupart en région holarctique sont réparties chez des Rongeurs *Sciuridae* (*Marmota*, *Citellus*, *Spermophilopsis*) et *Cricetidae*; en région éthiopienne, ces genres parasitent des Primates catarhiniens, des *Sciuridae*, des *Gerbillidae* et de rares *Muridae*.

Il existe donc une continuité de cette dernière lignée parasitaire chez différents vertébrés apparus au cours de l'époque tertiaire et une adaptation des *Ascaropsinae* aux Rongeurs dès l'Oligocène en région paléarctique.

Les modifications pharyngiennes et labiales survenues au quatrième stade à l'adulte de *Mastophorus muris* marquent une étape morphogénétique supplémentaire. Celle-ci nous paraît correspondre à l'adaptation d'une forme dérivée des *Ascaropsinae* à des hôtes *Muridae* et *Microtidae* nouvellement apparus au cours du Pontien et du Pleistocène et qui représentent les hôtes fondamentaux de ce Spiruride.

CONCLUSION

En conclusion les genres *Protospirura* et *Mastophorus*, parasites de Rongeurs *Cricetidae*, *Muridae* et *Microtidae*, quelquefois confondus en raison de leur ressemblance labiale, représentent l'aboutissement de deux rameaux qui ont évolué indépendamment.

— Le genre *Protospirura* (*Spirurinae*) est issu du genre *Spirura*, les structures céphaliques de ses larves rappelant celles des adultes de *Spirura*.

— Le genre *Mastophorus* (*Mastophorinae*) dérive au cours de l'ontogenèse céphalique des *Ascaropsinae* et marque une nouvelle étape dans l'évolution morphologique de cette lignée au cours de l'époque tertiaire.

Bibliographie

- BEAUCOURNU (J.-C.) et CHABAUD (A.-G.), 1963. — Infestation spontanée de Puces par le Spiruridé *Mastophorus muris* (Gmelin). *Ann. Parasit. Hum. et Comp.*, 38 (6), 931-933, fig. A-B.
- 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. et Comp.*, 29 (1-2), 42-88, fig. 1-20; (3), 206-249, fig. 21-46; (4), 358-425, fig. 47-52.
- , 1957. — Nématodes parasites d'Oiseaux en Tunisie. *Arch. Inst. Pasteur Tunis*, 34 (1), 155-166, fig. 1-5.
- , 1959. — Phénomène d'évolution régressive des structures céphaliques et classification des Nématodes *Spiruroidea*. *Parassitologia*, 1 (1), 11-20.

- , 1965. — Famille des *Spiruridae* Oerley, 1885 in Grassé Némathelminthes, 4 (3), 1050-1063, fig. 883-898.
- CHITWOOD (B. G.) et WEHR (E. E.), 1934. — The value of cephalic structures as characters in Nematode classification, with special reference to the superfamily *Spiruroidea*. *Ztschr. Parasitkde*, 7 (3), 273-335, fig. 1-20.
- MAWSON (P. M.), 1968. — A new genus, *Alainchabaudia* (Nematoda : *Spirurinae*) from coraciiform birds in Australia. *Parasitology*, 58 (4), 741-744, fig. 1-8.
- QUENTIN (J.-C.), 1969. — Cycle biologique de *Gongylonema dupuisi* Quentin, 1965, *Nematoda Spiruridae*. *Ann. Parasit. Hum. et Comp.*, 44 (1), 59-68, fig. 1-5.
- , 1969. — Essai de classification des Nématodes Rictulaires. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat.*, nouv. sér., sér. A. Zool., 54 (2), 55-115, fig. 1-27.
- , 1970. — Cycle du Nématode *Seuratium cadarachense* Desportes, 1947. Affinités entre les cycles évolutifs des *Seuratidae* et des *Rictulariidae*. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 270, 2311-2314.
- SEURAT (L.-G.), 1913. — Sur l'évolution du *Physocephalus sexalatus* (Molin). *C.R. Séanc. Soc. Biol.*, 517-520, fig. 1-44.
- , 1914. — Sur un nouveau Spiroptère du Chat ganté. *C.R. Séanc. Soc. Biol.*, 77, 344-347, fig. 1-5.
- , 1915. — Expédition de MM. Walter Rotschild, E. Hartert et C. Hilgert dans le sud-algérien (mars-mai 1914). Nématodes parasites. *Novit. Zool.*, 22, 1-25, fig. 1-27.
- SIMPSON (G.-G.), 1969. — *La géographie de l'évolution*. Masson et C^{ie} Edit., 203 p., 45 fig.
-